



HAL
open science

La dynamique des Maxima profonds de phytoplancton : une approche globale avec les flotteurs BGC-Argo

Marin Cornec

► **To cite this version:**

Marin Cornec. La dynamique des Maxima profonds de phytoplancton : une approche globale avec les flotteurs BGC-Argo. Géophysique [physics.geo-ph]. Sorbonne Université, 2020. Français. NNT : 2020SORUS383 . tel-03474181

HAL Id: tel-03474181

<https://theses.hal.science/tel-03474181v1>

Submitted on 10 Dec 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.

Sorbonne Université

Ecole doctorale des Sciences de l'Environnement

Institut de la mer de Villefranche – Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer /

Equipe Optique Marine et Télédétection Appliquées à la Biogéochimie

La dynamique des Maxima profonds de phytoplancton : une approche globale avec les flotteurs BGC-Argo

Par Marin Cornec

Thèse de doctorat d'Océanographie

Dirigée par Hervé CLAUSTRE & Sabrina SPEICH

Présentée et soutenue publiquement le 18 Décembre 2020

Devant un jury composé de :

Mme. Anne PETRENKO – Professeure Associée - Rapporteur

Mr. Emilio MARANON – Professeur - Rapporteur

Mr. Nathan BRIGGS – Docteur - Examineur

Mr. Rodolphe LEMEE – Professeur – Examineur

Mr. Oscar SCHOFIELD – Professeur – Examineur

Mr. Fei CHAI- Professeur – Examineur

Mme Sabrina SPEICH – Professeure - Examinatrice

Mr. Hervé CLAUSTRE – Directeur de Recherche - Examineur



Except where otherwise noted, this work is licensed under
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/>

Résumé

L'objectif majeur de cette thèse consiste à cartographier la distribution régionale et saisonnière des maxima profonds de chlorophylle *a* (« Deep Chlorophyll Maxima », DCM) dans l'océan global, à comprendre les paramètres environnementaux qui contrôlent leur formation et leur persistance, et à estimer leur contribution dans les bilans de production primaire à l'échelle globale. Cette approche se base sur les mesures des flotteurs profileurs Biogéochimique-Argo (BGC-Argo). Une méthode de détection des DCMs et de leur typologie (*i.e.* maxima de Biomasse : DBM ; maxima de photoAcclimatation : DAM) a été développée et appliquée sur ~60,000 profils de fluorescence de la chlorophylle *a* et du coefficient de rétrodiffusion particulaire (estimateurs respectifs de la concentration en chlorophylle *a* [Chl*a*], et du carbone organique particulaire). A partir de cette classification, l'occurrence spatiale et temporelle des DCMs a été décrite dans 28 régions de l'océan mondial, permettant de confirmer le caractère ubiquiste de ces structures, d'affiner la description de leurs principales caractéristiques (*i.e.* profondeur et intensité), et de grouper les régions en quatre types selon la similarité de leurs DCMs. L'estimation de profils verticaux de concentration en nitrates et d'éclairement descendant ont ensuite permis de décrire les principales configurations environnementales dans quatre grands types de régions. Dans un second temps, l'impact des tourbillons de mésoéchelle a été étudié sur la présence des DCMs et sur leurs propriétés. La mesure de cet impact a été réalisée par la co-localisation de la base de profils BGC-Argo avec un atlas de tourbillons de mésoéchelle détectés par altimétrie satellite. Enfin une estimation de la contribution des DCMs à la production primaire globale a été estimée, ainsi qu'une analyse de performance régionale de deux modèles d'estimation des profils verticaux de [Chl*a*] à partir des observations satellites, en comparaison avec les profils de [Chl*a*] de la base de donnée BGC-Argo.

Mots clés : [phytoplancton, chlorophylle *a*, coefficient de rétrodiffusion particulaire, flotteurs-profileurs BGC-Argo, tourbillons de mésoéchelle, production primaire, échelle globale]

Abstract

The main objective of this thesis is to map the regional and seasonal distribution of Deep Chlorophyll Maxima (DCM) in the global ocean, to understand the environmental parameters that control their formation and persistence, and to estimate their contribution to global primary production budgets. This approach is based on measurements from the Biogeochemical-Argo Profiling Floats (BGC-Argo). A method for the detection of DCMs and their typology (*i.e.* Biomass maxima : DBM; PhotoAcclimatation maxima : DAM) has been developed and applied to ~60,000 chlorophyll *a* fluorescence profiles and particle backscatter coefficient (respective proxies of chlorophyll *a* concentration [Chl*a*], and particulate organic carbon). From this classification, the spatial and temporal occurrence of DCMs was described in 28 regions of the world ocean, allowing to confirm the ubiquitous character of these structures, to refine the description of their main characteristics (*i.e.* depth and intensity), and to group the regions into four main types according to the similarity of their DCMs. The estimation of vertical profiles of nitrate concentration and downward irradiance then allowed to describe the main environmental configurations of the different types of regions. In a second step, the impact of mesoscale eddies was studied on the presence of DCMs and their properties. The measurement of this impact was carried out by co-locating the BGC-Argo profile database with an atlas of mesoscale eddies detected by satellite altimetry. Finally, an estimate of the contribution of DCMs to global primary production was estimated, as well as a regional performance analysis of two models for estimating the vertical profiles of [Chl*a*] from satellite observations, compared to the [Chl*a*] profiles of the BGC-Argo database.

Keywords: [phytoplankton, chlorophyll *a*, particle backscattering coefficient, BGC-Argo profiling floats, mesoscale eddies, primary production, global scale].

Merci aux membres du jury de thèse, Rodolphe, Anne, Emilio, Nathan, Fei et Oscar, pour avoir accepté d'évaluer ce travail, et d'y avoir consacré de leurs temps,

Un grand merci à Hervé d'avoir fait de ces cinq ans une véritable aventure, à la fois humaine et scientifique. Merci de m'avoir guidé au cours de cette thèse, et de m'avoir autant appris et transmis, avec patience et bienveillance. Merci de m'avoir fait vivre des expériences variées et enrichissantes, entre échanges scientifiques, collaborations, campagnes en mer, conférences, et médiation. Merci enfin pour ton accueil avec Carolyn, et ta confiance. Ces années sont riches en excellents souvenirs partagés (dont, en quelques mots clés : rétroplanning, Pint of science, ping-pong, panini, le « kilomètre » du midi, palette de couleur, pitalouga, jaja, excell, baobabs, et push-the-button), et marquent pour moi une véritable étape de vie, et je t'en remercie.

Merci à Sabrina pour son encadrement, ses encouragements, et sa formation,

Merci à Antoine Sciandra de m'avoir permis de réaliser mes stages et ma thèse au sein du Laboratoire de Villefranche,

Merci aux membres du comité de thèse, Daniele, Stéphane, et Hubert, pour leur écoute et leurs conseils dans les grandes étapes de cette thèse,

Merci à l'équipe d'enseignants des Masters de Paris et de Marseille pour m'avoir donné l'appétit pour l'océanographie, et avoir réussi à transmettre leur passion pour ce domaine bien fascinant,

Merci aux membres de la famille OMTAB pour leur accueil, leur gentillesse, tous ces échanges enrichissants, et pour m'avoir intégré dans cette équipe formidable,

Merci à Julia et Fabrizio pour leur implication en tant que chefs d'équipe, pour leur écoute, et leur disponibilité,

Merci à Emanuele et Lionel pour leur encadrement et leurs apports scientifiques pendant mes deux premiers stages au laboratoire,

Merci à Antoine et Catherine pour leurs aides et explications (et patience) pour parvenir à dompter la jungle de la base de données BGC-Argo,

Merci à Marine, Flavien, et Louis, la fine équipe de la Mezzateam, pour avoir installé une belle ambiance sur notre pont commun, et ces nombreux échanges bien sympas, força à vous pour la suite !

Merci à Rémi, pour sa collaboration, son accueil parisien, et sa disponibilité ; travailler ensemble a été un véritable plaisir,

Merci à Olivier pour ses dépannages et ses précieux conseils en informatique,

Merci à Linda, Isabelle, Corinne, et Anne, pour leurs aides et disponibilité face à toutes les démarches obscures du monde de l'administration et de la gestion,

Merci aux tatas et tontons, Marie, Léo, Nico, et Alexandre pour leur bienveillance, leur aide, et leurs conseils, pendant mes deux premiers stages, depuis le balcon sacré de la mezzanine,

Merci à Carolyn, Martina, Quentin, Hervé, Thomas et Jenna pour m'avoir embarqué dans l'aventure de la médiation scientifique : de belles rencontres, toujours riches en créativité !

Merci à Jean-Olivier et Bernard pour leurs conseils sur les mystiques statistiques et sur R,

Merci à Melek pour m'avoir guidé pendant mes premières péripéties en Mer Méditerranée,

Merci à Martine pour m'avoir sensibilisé aux belles planches des ouvrages de l'ancre de la bibliothèque, et déniché des articles bien caché dans les tréfonds de la littérature scientifique,

Merci Théo, mon co-pilote et frère d'aventures, depuis notre premier mégot dans les couloirs de fac, compère de comptoir, complice de marades, compagnon des périodes moins faciles, et relecteur de l'extrême. Merci pour ton amitié, tes encouragements, et ton humour qui réchauffe toujours, quel que soit le jet-lag ; le prochain round, c'est le tien mon Capitaine Bolet !

Merci sir Thomas, pour cette colloc explosive, ces sessions de surf à l'aurore, ces tablées à la baleine (et autre) toujours bien colorées, ces discussions au bout de la nuit, ton soutien chaleureux, et tout le reste,

Merci chère collègue Raphaëlle pour ta bonne humeur pétaradante, et pour ces moments de voisinage passés ensemble, des pauses café aux soirées trépidantes dans tous les bas-fonds villefranchois, et merci pour ton soutien moral dans les phases de rétro-pédalage,

Merci Emilie, pour cette belle amitié, ton soutien infaillible, ses longues minutes à parler en arpentant chacun nos côtés du Sud de la France, entre ces retrouvailles ponctuelles mais toujours bien intenses,

Merci aux amis villefranchois, Noémie et Steve, pour les moments précieux partagés autour des activités extra-laboratoires, et pour m'avoir fait explorer la région sous d'autres horizons,

Merci à Raffat, mon acolyte de chambrée et grand maître caviste banyulencien, un jour le Japon ensemble !

Merci Hélène pour ton soutien, ton aide, et ta gentillesse dans cette dernière année,

Merci à la tribu villefranco-niçoise pour toutes ces bonnes soirées : Anne-Sophie, Alex, Lolo, Ophélie, Amanda, Patricia, Florian, Mebarek, Laeti, Louis, Camille,

Merci aux autres copains, plus lointains mais toujours au rendez-vous, Louise, Camille, Ulysse, et Simon,

Merci aux Morues pour le meilleur vis-à-vis immobilier de tout villefranche, les blind-test inter-fenêtres, les Iowa intemporelles, et pour m'avoir laissé transformer le Serre en bureau provisoire,

Merci à la Trinquette et à la Baleine, deux stations incontournable du téléphérique de la soif villefranchois, cadres de rencontres et d'échanges indispensables à la vie

Enfin, un merci infini à ma famille pour leurs encouragements, leur soutien, et leur présence, malgré la distance. Merci d'être toujours là pour moi, et de me soutenir dans tous mes choix. Je suis heureux de pouvoir partager ces expériences avec vous, et d'en être arrivé jusqu'à cette étape grâce à vous.

Sommaire

Table des abréviations et acronymes.....	5
Table des acronymes des régions océaniques.....	7
CHAPITRE 1 : Introduction générale.....	5
1.1 Contexte général.....	9
1.1.1 Le phytoplancton : organismes ubiquistes de l'océan global.....	9
1.1.2 Importance du phytoplancton dans l'écosystème global.....	10
1.1.3 Des mesures <i>in situ</i> du phytoplancton aux applications de la mesure de la Chlorophylle <i>a</i>	13
1.1.4 Dynamiques phytoplanctoniques de subsurface.....	15
1.2 Définition et contexte environnemental des DCMs.....	19
1.2.1 Le DCM, près de 70 ans d'investigations océanographiques.....	19
1.2.2 De la stabilité physique de la colonne d'eau à un système biogéochimique en bicouche.....	21
1.2.3 A la confluence de la lumière et des nutriments : deux distributions opposées dans les systèmes stratifiés.....	24
1.3 Du la mesure de la [Chl <i>a</i>] à l'interprétation biologique.....	26
1.3.1 La place du DCM dans le système bicouche.....	26
1.3.2 DCMs : accumulation de biomasse (DBMs) ou processus de photoacclimatation (DAMs) ?.....	29
1.4 Flotteurs BGC-Argo, sentinelles autonomes de l'océan global.....	31
1.4.1 Concept et projets.....	32
1.4.2 Fonctionnement des flotteurs profileurs BGC-Argo.....	34
1.4.3 Estimateurs de la biomasse phytoplanctonique : Fluorescence de la chlorophylle et coefficient de rétrodiffusion particulière.....	36
1.4.4 Intérêt des mesures de FChl <i>a</i> et de b_{bp} dans l'étude des DCMs.....	38
1.5 Objectifs de l'étude.....	39
CHAPITRE 2 : Méthodologie générale.....	41
2.1 Introduction.....	41
2.2 Régionalisation de l'océan global.....	42
2.3 Préparation de la base de données BGC-Argo.....	46
2.3.1 Qualification de la base de données.....	47
2.3.2 Traitement des profils de Fchl <i>a</i>	49

2.3.3 Traitement des profils de b_{bp}	53
2.4 Estimation des profils de PAR	54
2.4.1 Adaptation d'une méthode d'estimation du $K_d(\text{PAR})$ à partir des profils de $[\text{Chl}a]$	54
2.4.2 Estimation d'un facteur de couverture nuageuse régional et latitudinal	56
2.5 Estimation des profils de nitrates et des variables associées.....	57
2.5.1 Calibration des capteurs d'oxygène de la base Coriolis.....	58
2.5.2 Estimation des nitrates à partir du réseau de neurone CANYON B	60
2.5.3 Calcul de la nitracline et de sa pente	61
2.6 Méthode de détection des DCMs et de caractérisation de leur typologie	64
2.7 Méthode de détection des tourbillons (atlas TOEddies)	67
2.8 Modèle de production primaire	69
CHAPITRE 3 : Dynamique de maxima profonds de chlorophylle a	71
3.1 Introduction	71
3.2 Résumé de l'étude	73
3.3 Article : Deep Chlorophyll Maxima in the global ocean: occurrences, drivers and characteristics (étude soumise à <i>Global Biogeochemical Cycles</i>)	74
3.3.1 Introduction	76
3.3.2 Materials and methods	79
3.3.3 Results	86
3.3.4 Discussion	100
Latitudinal and seasonal occurrence are driven by stratification	101
3.3.5 Summary and Conclusion	118
3.4 Conclusions et perspectives de l'étude.....	121
CHAPITRE 4 : Impact des tourbillons de mésoéchelle sur les maxima profonds de chlorophylle a	123
4.1 Introduction	123
4.2 Résumé de l'étude	126
4.3 Article : Impact of mesoscale eddies on Deep Chlorophyll Maxima (étude soumise à <i>Geophysical Research Letters</i>).....	127
4.3.1 Introduction	129
4.3.2 Materials and methods	131
4.3.3 Results and Discussion.....	134
4.3.4 Conclusion.....	140
4.4 Conclusion et perspectives de l'étude	141
CHAPITRE 5 : Impact des maxima profonds de Chlorophylle a sur la production primaire	143
5.1 Introduction	143
5.2 Résumé de l'étude	144

5.3 Article : On the impact of Deep Chlorophyll Maxima on net primary production and its modelling (étude en projet de soumission à <i>Geophysical Research Letters</i>).....	146
5.3.1 Introduction	148
5.3.2 Materials and methods	150
5.3.3 Results and Discussion.....	152
5.3.4 Conclusion and recommendations	160
5.4 Conclusion et perspectives	162
CHAPITRE 6 : Conclusion générale et perspectives.....	163
Bibliographie.....	169
Liste des figures.....	194
Annexe 1	197
Annexe 2.....	227
Annexe 3.....	243
Annexe 4.....	251
Annexe 5.....	275

Table des principaux acronymes et abréviations

Abréviations	Définitions	Unités
AC	Tourbillon Anticyclonique	
ADMT	<i>Argo Data Management Team</i>	
b_{bp}	Coefficient de rétrodiffusion particulaire	m^{-1}
BGC	Biogéochimique	
C	Tourbillon Cyclonique	
CDOM	Matière Organique Colorée Dissoute	
CTD	<i>Conductivity Temperature Density</i>	
CO ₂	Dioxyde de carbone	
[Chla]	Concentration en Chlorophylle <i>a</i>	mg chla m ⁻³
DAC	<i>Data Assembly Center</i>	
DAM	<i>Deep photoAcclimation Maximum</i>	
DAZ	<i>Deep photoAcclimation Zone</i>	
DBM	<i>Deep Biomass Maximum</i>	
DBZ	<i>Deep Biomass Zone</i>	
DCM	<i>Deep Chlorophyll Maximum</i>	
DM	<i>Deep Maximum</i>	
DOC	Carbone Organique Dissous	
EXT	Zone hors de l'influence des tourbillons de mésoéchelle	
Fchla	Fluorescence de la Chlorophylle <i>a</i>	Volts ou « digital units »
GDAC	<i>Global Data Assembly Center</i>	
GHOZ	<i>Ghost Zone</i>	
HPLC	<i>High Performance Liquid Chromatography</i>	
iPAR	<i>Photosynthetically Available Radiation</i> intégré à la journée	$E m^{-2} d^{-1}$
iPAR ₂₀	Isolume de iPAR de 20 $E m^{-2} d^{-1}$	m
\overline{iPAR}_{MLL}	iPAR moyen dans la couche de mélange	$E m^{-2} d^{-1}$

K_d	Coefficient d'atténuation de l'éclairement	m^{-1}
MLD	<i>Mixed Layer Depth</i>	m
m_{Nit}	Pente de la nitracline	$\mu\text{mol NO}_3 m^{-3} m^{-1}$
N2	Fréquence de Brunt-Vaisala	Hz
NPQ	Quenching Non Photochimique	
O_2	Dioxygène	
PAR	<i>Photosynthetically Available Radiation</i>	$E m^{-2} / \mu\text{mol photons } m^{-2}$
POC	Carbone Organique Particulaire	$mg C m^{-3}$
PP	Production Primaire	$g C m^{-3} s^{-1}$
SHAZ	<i>Shallow Zone</i>	
TSWS	<i>Typical Stable Water Structure</i>	
TSS	Situation Tropicale Typique	
$Z_{eu1.5}$	Profondeur euphotique * 1.5	m
Z_{eu}	Profondeur euphotique	m
Z_{nit}	Profondeur de la nitracline	m
Z_{pd}	Profondeur de première pénétration	m

Table des acronymes des régions océaniques

ABBREVIATION	REGION
BAFF	<i>Baffin Bay</i>
ARCT	<i>Arctic waters</i>
NASPG	<i>North Atlantic Subpolar Gyre</i>
NPSPG	<i>North Atlantic Subpolar Gyre</i>
NAC	<i>North Atlantic Current</i>
NS	<i>Northern Seas (Greenland, Barents and Norway seas)</i>
NASTG	<i>North Atlantic Subtropical Gyre</i>
NPSTG	<i>North Pacific Subtropical Gyre</i>
KURIO	<i>Kuroshio current</i>
ASEW	<i>Atlantic Subequatorial Waters</i>
PSEW	<i>Pacific Subequatorial Waters</i>
SPSTG	<i>South Pacific Subtropical Gyre</i>
SASTG	<i>South Atlantic Subtropical Gyre</i>
SISTG	<i>South Indian Subtropical Gyre</i>
IEQ	<i>Indian Equatorial waters</i>
IOMZ	<i>Indian Oxygen Minimum Zones (Arabian Sea and Bengal Bay)</i>
AUSW	<i>Australian waters</i>
ARCH	<i>Archipelagos waters</i>
MOONS	<i>Monsoon zone</i>
SCS	<i>South China Sea</i>
WMS & EMS	<i>Western & Eastern Mediterranean Sea</i>
BKS	<i>Black Sea</i>
RDS	<i>Red Sea</i>
STZ	<i>Subtropical Zone (in Southern Ocean)</i>
SAZ	<i>Subantarctic Zone</i>

PFZ *Polar Frontal Zone (in Southern Ocean)*
ASZ_SIZ *Antarctic Southern Zone and Seasonal Ice*

Introduction générale

1.1 Contexte général

1.1.1 Le phytoplancton : organismes ubiquistes de l'océan global

Le phytoplancton (du grec *phyton*, plante, et *planktos*, errant) regroupe l'ensemble des unicellulaires eucaryotes photosynthétiques en suspension dans les milieux aquatiques (**Fig.1**). Il est présent dans la quasi-globalité des écosystèmes aquatiques (marins, saumâtres, et dulçaquicoles) où l'exposition lumineuse est suffisante pour permettre la photosynthèse. Comme les autres espèces planctoniques, il est incapable de se déplacer contre les courants aquatiques, bien que des espèces de cellules phytoplanctoniques présentent certaines capacités de motilité. Appelés plus communément microalgues en raison de leur petite taille (quelques microns à quelques dizaines de microns pour la plupart), ces organismes génèrent la majorité de la production primaire autotrophe océanique grâce à leur capacité à fixer le carbone inorganique.

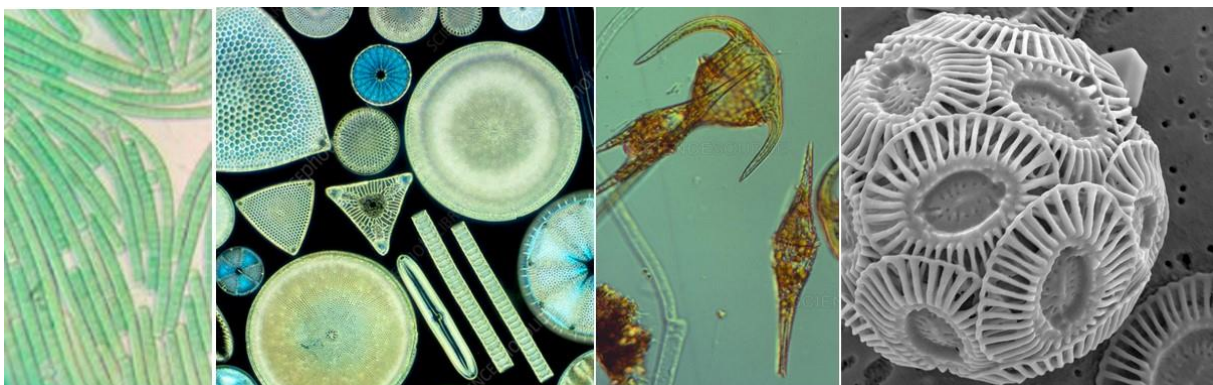


Figure 1. Photographies de différents organismes phytoplanctoniques (de gauche à droite, cyanobactéries, diatomées, dinoflagellés, et coccolithophoridés). *Source : Shiels et al (2019), John Clegg-SPL-COSMOS, Biophoto Associates / Science Source, Inna Benner.*

1.1.2 Importance du phytoplancton dans l'écosystème global

Le phytoplancton joue un rôle fondamental au sein de l'écosystème océanique, et, par conséquent, au sein de l'écosystème planétaire. Les cellules phytoplanctoniques constituent premièrement la base du réseau trophique océanique. A la manière d'une « prairie » marine, les cellules phytoplanctoniques permettent l'entrée du carbone inorganique dans la chaîne alimentaire grâce à sa fixation et à l'intégration du carbone organique dans les composants cellulaires. La croissance phytoplanctonique permet donc de supporter l'ensemble de la production hétérotrophique océanique. Outre son importance en tant que fondateur vivant d'un biome, le phytoplancton est un facteur déterminant dans l'appréhension et la gestion du stock halieutique mondial.

Au cours du processus de photosynthèse, les cellules phytoplanctoniques assimilent du dioxyde de carbone (CO_2) et rejettent du dioxygène (O_2). Une partie de l' O_2 généré est transféré passivement du compartiment océanique vers l'atmosphère par équilibre gazeux. Le phytoplancton contribue ainsi à l'oxygénation des océans et de l'atmosphère. A l'échelle globale (avec la considération du couvert végétal terrestre) il est responsable d'au moins 50 % de l' O_2 atmosphérique généré annuellement (Behrenfeld et al., 2001). L'oxygénation du compartiment océanique bénéficie, quant à elle, à la respiration des organismes hétérotrophes.

A l'inverse, le CO_2 assimilé en matière organique entraîne un flux diffusif de carbone depuis l'atmosphère (CO_2 gazeux) vers l'océan (CO_2 dissous) qui tend en permanence à rétablir un équilibre gazeux entre les deux milieux. Une partie du carbone fixé (Carbone Organique Particulaire, POC) peut ensuite être exporté vers les couches profondes de l'océan (voir encadré « les couches de l'océan ») lorsque les cellules mortes sédimentent. Il peut également être exporté après avoir été consommé par les producteurs secondaires (*i.e.* pelotes fécales produites par le zooplancton, Steinberg et al., 2000; Turner, 2002; Jónasdóttir et al., 2015). Entre les couches de surface où les cellules se développent, et jusque dans la zone mésopélagique (~ 1000 m de profondeur), une partie de cette matière organique (majoritairement sous forme dissoute, « Dissolved Organic Carbon », DOC) alimente différentes communautés bactériennes. Ces dernières dégradent et reminéralisent cette matière (respiration oxygène) et, ce faisant, la rendent à nouveau biodisponible pour les organismes autotrophes. Au-delà d'une certaine profondeur (pycnocline permanente), le carbone exporté restant (~1%) va rester piégé de telle sorte qu'il n'atteindra plus les couches de surface et ne participera plus aux échanges gazeux avec l'atmosphère. Ce processus d'export et de séquestration du carbone à long terme au travers des organismes vivants est appelé pompe biologique (**Fig. 2.**, Volk & Hoffert, 1985; Ducklow et

al., 2001). Le piégeage du carbone est parfois considéré comme définitif au regard des échelles de temps de la circulation générale (~ 1000 ans), ou s'il finit par être piégé dans les sédiments du plancher océanique. Le phytoplancton augmente donc la capacité d'absorption océanique du CO₂ atmosphérique, ce qui implique son rôle dans la gestion des émissions de CO₂ anthropique.

Couches de l'océan et profondeur euphotique

Différentes couches de l'océan peuvent-être délimitées verticalement en se basant sur disponibilité lumineuse dans chacune d'elles. La lumière détermine en partie la capacité et l'efficacité du phytoplancton à réaliser la photosynthèse, et donc sa capacité à croître et à supporter la production hétérotrophe.

La couche superficielle de l'océan est appelée **couche épipélagique** ou **couche euphotique**. Elle correspond à une section verticale allant de la surface jusqu'à une profondeur où l'éclairement est tout juste suffisant pour permettre la photosynthèse. La limite inférieure de cette couche est délimitée par la profondeur euphotique (Z_{eu}) à laquelle la respiration et la photosynthèse se compensent (Geider et al., 1986; Langdon, 1987).

En dessous se trouve la **couche mésopélagique**, ou **couche oligophotique/crépusculaire**, située en général entre 200 et 1000 m de profondeur. Elle est caractérisée par de très faibles niveaux d'éclairement qui ne sont pas suffisant pour supporter la croissance algale. Entre 1000 et 4000 m environ, se trouve la **couche bathypélagique** (ou **couche aphotique/couche de minuit**), où l'obscurité est totale. Au-delà de 4000 m et jusqu'aux fond océaniques se trouve la couche abyssopélagique. Finalement, les zones extrêmement profondes (entre 6000 et 11000 m de profondeur), comme les fosses océaniques, sont appelées couches hadopélagiques.

Z_{eu} est ainsi définie selon la profondeur à laquelle une certaine quantité de Rayonnement Actif pour la Photosynthèse intégré sur la journée (PAR journalier) est mesurée (en flux photonique journalier : $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{j}^{-1}$). Z_{eu} est aussi souvent assimilée à la profondeur où la valeur de PAR atteint 1% de sa valeur de surface. L'utilisation de cette dernière définition est cependant controversée puisqu'elle est basée sur un pourcentage (valeur triviale), et non sur une valeur absolue. Les profondeurs de la couche euphotique mesurées au midi solaire et la nuit (éclairage de la lune) peuvent donc être identiques (Banse, 2004), ce qui, bien évidemment, n'a que peu de sens vis-à-vis des processus de photosynthèse.

Le développement du phytoplancton requiert la réunion de différents facteurs physico-chimiques propre à chaque espèce. L'éventail de combinaisons de ces paramètres qui sont favorables à la croissance d'une espèce définissent la niche écologique de cette dernière. Le phytoplancton, incapable de migration à des grandes échelles spatiales, est particulièrement vulnérable aux changements survenant dans le milieu environnant. Pour survivre, les différents représentants de ce groupe d'organismes ont su se doter de capacités d'acclimatation rapide et diverses qui leur permettent de faire face à une certaine variété de modifications des conditions de croissance. L'efficacité de ces stratégies reste cependant limitée à une certaine amplitude de

changement, au-delà de laquelle les organismes subissent des dommages éventuellement irréversibles. Cette sensibilité fait du phytoplancton un indicateur de l'évolution des conditions environnementales, et notamment de l'impact extrême des activités anthropiques sur l'écosystème (Chellappa et al., 2009; Dutkiewicz et al., 2015). En outre, le suivi des populations phytoplanctoniques peut permettre d'identifier l'impact parfois nocifs qu'elles peuvent avoir sur le reste de l'environnement. Cela peut par exemple se traduire par d'importantes efflorescences d'algues toxiques (Hallegraeff, 1993; Anderson et al., 2002), ou par la désoxygénation des eaux dans des zones eutrophes (Rosenberg, 1985; Stramma et al., 2008).

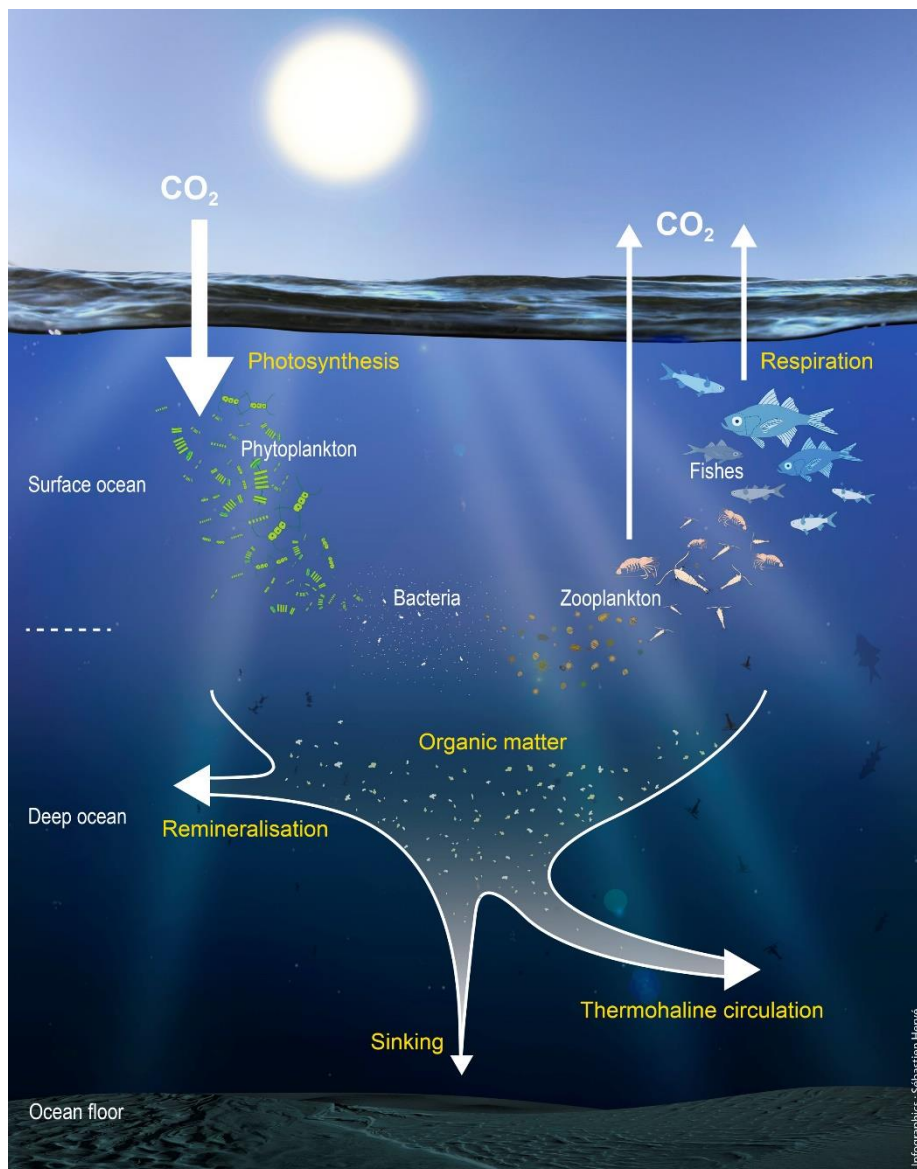


Figure 2. Schéma simplifié de la pompe biologique de carbone. *Source : Sébastien Hervé.*

1.1.3 Des mesures *in situ* du phytoplancton aux applications de la mesure de la Chlorophylle *a*

L'identification et la quantification des espèces phytoplanctoniques passent par l'analyse d'échantillons prélevés *in situ*. Ces prélèvements sont historiquement et encore couramment effectués avec des bouteilles de type Niskin, qui permettent de récupérer un volume d'eau à une profondeur choisie. Grâce à cette technique, un ensemble d'échantillons peuvent être acquis à différentes profondeurs de la colonne d'eau le long d'un profil vertical de mesures. L'identification des microalgues prélevées à des différentes profondeurs par microscopie (identification basée sur des critères morphologiques, Tomas, 1997) permet alors d'étudier la nature et la répartition des communautés phytoplanctoniques rencontrées au lieu d'échantillonnage. Cette approche, déjà utilisée aux débuts de l'océanographie, offre une haute résolution d'analyse. Elle reste cependant fastidieuse et exige une grande expertise. Le développement de nouvelles techniques d'identification et de quantification en partie automatisées permet aujourd'hui d'analyser de plus grands nombres d'échantillons plus rapidement. La Chromatographie en phase Liquide à Haute Performance (HPLC) est une technique aujourd'hui couramment utilisée pour scanner la composition pigmentaire d'un échantillon. Grâce au développement et à l'optimisation de différentes méthodes informatiques, ces résultats peuvent aujourd'hui être utilisés pour déduire l'identité et l'abondance relative des espèces phytoplanctoniques (caractérisées par des compositions pigmentaires spécifiques) prélevées dans un échantillon d'eau de mer (Claustre, 1994; Jeffrey et al., 1997; Vidussi et al., 2001, Roy et al., 2011). La cytométrie en flux, créée à l'origine pour des applications médicales, constitue une autre approche qualitative (en particulier selon les classes de taille) et quantitative du phytoplancton basée sur les propriétés optiques individuelles des cellules (Olson, 1993, Marie et al., 2000). Enfin, les technologies de biologie moléculaires, en plein essor depuis plusieurs dizaines d'années, offrent une autre alternative basée sur l'identification de séquences génétiques préalablement identifiées chez différentes espèces. **Ces méthodes basées sur le prélèvement des organismes *in situ*, bien que souvent coûteuses, chronophages, et associées à une approche localisée, permettent néanmoins de constituer des bases de données de référence quant à leur précision des analyses phytoplanctoniques.**

Une caractéristique des cellules phytoplanctoniques largement exploitée pour la détection et la quantification des microalgues est leur contenu chlorophyllien, en plus particulièrement la chlorophylle *a*, pigment photosynthétique qui entre dans la composition

pigmentaire toute espèce autotrophe (y compris celle des cyanobactéries, bactéries photosynthétiques à l'origine de l'histoire évolutive des eucaryotes photosynthétiques). La mesure de la concentration en chlorophylle *a* ([Chl*a*]) dans un volume d'eau est ainsi souvent utilisée comme proxy de la biomasse phytoplanctonique, bien que cette relation puisse varier avec la variabilité inter- et intra- spécifique, dépendamment des phases de croissance, ou avec le déclenchement de processus d'acclimatation à des conditions environnementales changeantes (Strickland, 1960; Eppley, 1972; Banse, 1977; Geider, 1987; Riemann et al., 1989; Cloern et al., 1995; Geider et al., 1997; MacIntyre et al., 2002). Les mesures de la [Chl*a*], basées sur ses propriétés optiques, présentent l'avantage d'être rapides, simples, et peuvent être utilisées dans un grand nombre d'applications. Les domaines du spectre lumineux visibles (400 à 700 nm) les plus efficacement absorbés par la Chl*a* sont les domaines du bleu (pic d'absorption vers ~ 430-440 nm) et du rouge (~ 670 nm). Le reste du spectre visible n'est que peu ou pas absorbé par la Chl*a*, conférant à la chlorophylle et aux organismes chlorophylliens une coloration à dominante verte. Lorsque les cellules phytoplanctoniques sont en concentration suffisante à la surface de l'océan, notamment en période d'efflorescence, elles donnent sa couleur à l'eau. Cette couleur est alors mesurable, par exemple depuis l'espace par les satellites (voir encadré « Télédétection de la [Chl*a*] »). **Outre les applications liées à la télédétection, les mesures de [Chl*a*] se sont aussi généralisées dans les acquisitions *in situ*, notamment avec l'utilisation de la fluorescence de la chlorophylle *a* (Fchl*a*) (Lorenzen, 1966).**

Télédétection de la [Chl_a]

Les méthodes de télédétection passive (captation de rayonnements naturellement émis par le milieu observé) se base sur les variations la lumière émise par l'océan (spectre et intensité). Cette lumière est en réalité la réémission de l'éclairement solaire reflété après son interaction (absorption et diffusion) avec les molécules d'eau et les autres composés potentiellement présents dans l'eau. Les satellites mesurent la réflectance de l'océan, c'est-à-dire le rapport entre l'éclairement émergeant de sous la surface de l'eau et l'éclairement y pénétrant. Les régions océaniques où le phytoplancton et ses produits dérivés (détritiques et matière dissoute) sont majoritairement à l'origine des changements de coloration de l'eau sont classées dans les eaux du cas I (Morel & Prieur, 1977; Morel, 1988), par opposition aux eaux du cas II dont la coloration est (au moins en partie) aussi significativement dépendante de matériel non phytoplanctonique (*e.g.* particules et matière inorganiques dans les régions côtières et de faible bathymétrie). Dans les eaux du cas I (~ 95 % de l'océan mondial), l'inversion de la réflectance mesurée par le satellite permet ensuite d'estimer les concentrations des différentes composantes de l'eau par des méthodes empiriques ou semi-analytiques (Gordon et al., 1975; Morel & Prieur, 1977; O'Reilly et al., 1998). **Les observations satellites permettent donc le suivi la dynamique spatiale et saisonnière de la production phytoplanctonique à l'échelle globale et de façon synoptique. Cependant les information fournies par les observation satellites sont restreintes à la couche superficielle de l'océan** (Gordon & McCluney, 1975) définie entre la surface et la première profondeur de pénétration (« First optical depth », Z_{pd}). Z_{pd} dépend de l'abondance et de la nature des éléments présents dans la colonne d'eau, et sa profondeur varie de quelques mètres dans les zones productives à une cinquantaine de mètres dans les eaux les plus claires (Gordon & McCluney, 1975). La capacité d'observation des satellites et en outre limitée par la couverture nuageuse (*e.g.* aux hautes latitudes, notamment en hiver).

1.1.4 Dynamiques phytoplanctoniques de subsurface

La connaissance et la compréhension de la dynamique de la production phytoplanctonique à l'échelle globale sont en constant progrès, notamment grâce à l'utilisation des satellites. Les estimations de [Chl_a] fournies par ses derniers permettent aujourd'hui d'étudier l'évolution de la distribution saisonnière et régionale des communautés phytoplanctoniques sur le long terme. Ainsi, de grands schémas de la dynamique de distribution de la biomasse phytoplanctonique à la surface des océans ont pu être identifiés. Par exemple, l'influence importante du continent sur le développement du phytoplancton sur les zones marines qui le bordent (zones côtières, pentes continentales) est généralement clairement

identifiée. Les apports nutritifs réguliers atteignant les eaux par différents biais (apports éoliens, déversements fluviaux, fertilisation anthropique) bénéficient en effet largement à la production phytoplanctonique. Les observations satellite permettent également d'identifier les efflorescences saisonnières observées aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord (*e.g.* Mer du Labrador, Longhurst 2007; Behrenfeld, 2010; Lacour et al., 2015), les phénomènes d'upwelling (*e.g.* aux larges des côtes du Benguela et du Pérou, Escribano; Pitcher et al., 1992; Thomas, 1999)), ou des déserts océaniques qui caractérisent les gyres subtropicaux en raison de la pauvreté de leurs eaux de surface (Claustre et al., 2008). Cependant, la couche accessible aux satellites est restreinte à une région superficielle de l'océan (voir encadré « Télédétection de la [Chl a] »), dont la profondeur dépend de l'abondance et de la nature des éléments optiquement actifs dans l'eau (Morel & Prieur, 1977; Morel, 1988). **Au-delà de la première profondeur de pénétration (Fig.3), les dynamiques phytoplanctoniques ne sont accessibles que par des mesures *in situ*.**

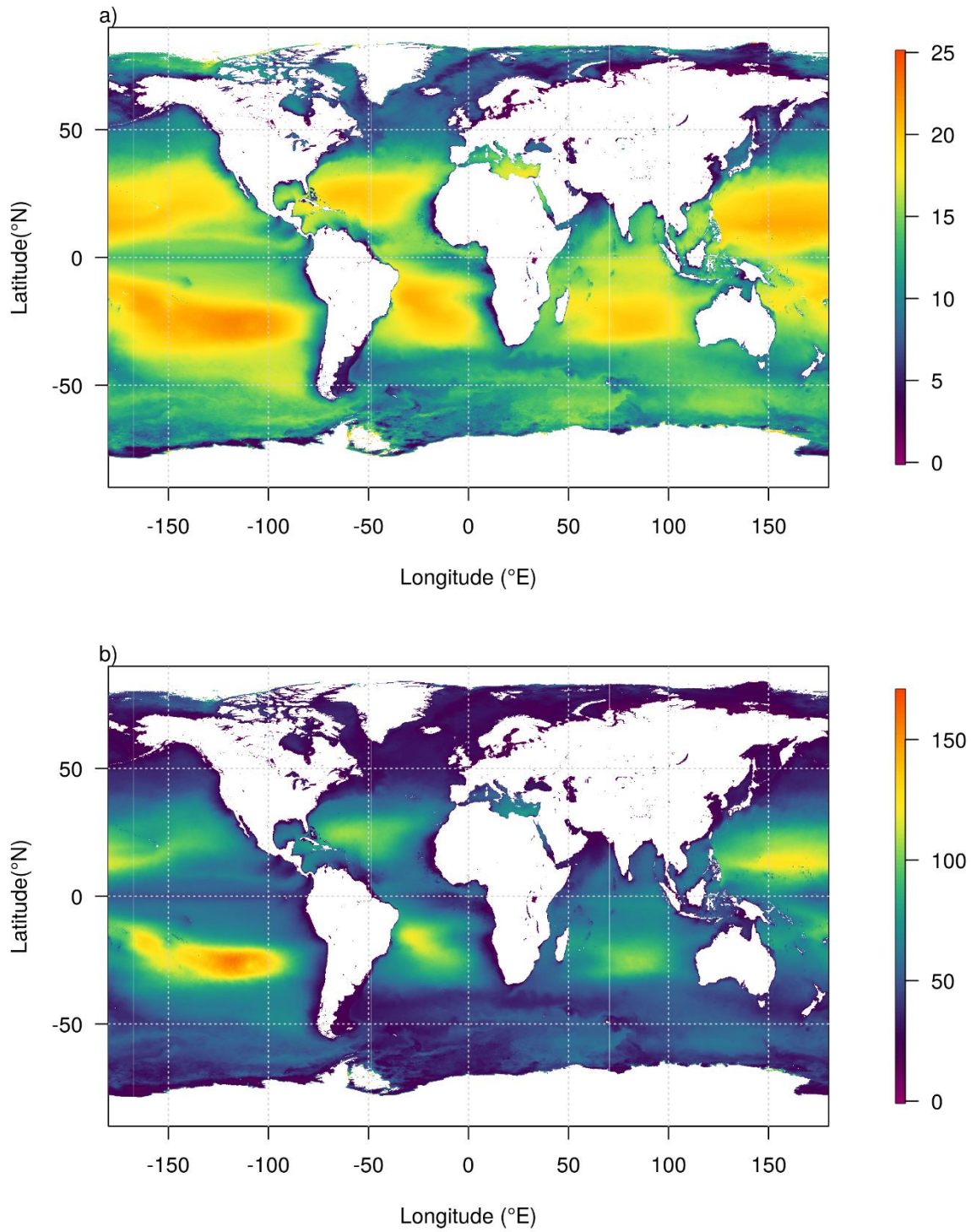


Figure 3. Cartes géographiques de la première profondeur de pénétration (Z_p , a), et de la profondeur des DCM (b, estimée d'après la relation semi-empirique de Mignot et al., 2011), calculées à partir d'une carte de $[Chl a]$ annuelle d'observations satellite. *Crédit : R.Sauzède.*

La majorité de la production primaire longtemps été associée à la couche euphotique. Cependant, cette vision simpliste d'une distribution de la biomasse phytoplanctonique physiologiquement actives qui diminuerait systématiquement avec la profondeur n'est en réalité pas représentative de nombreuses configurations verticales observables dans l'océan global. En effet, l'accumulation de cellules phytoplanctoniques actives parfois observée grâce à des mesures *in situ* à la base de la couche euphotique (et parfois même en dessous de celle-ci), témoigne de la présence de communautés phytoplanctoniques actives aux confins de la zone crépusculaire de l'océan (Letelier et al., 2004). Dans les régions océaniques concernées, les profils verticaux sont caractérisés par une signature particulière : on y distingue une augmentation locale et marquée de de [Chl a] en profondeur (parfois aux limites de la zone mésopélagique). Ces maxima locaux contrastent avec les profils typiques d'efflorescences phytoplanctoniques où la [Chl a] est plus importante dans la couche supérieure de la colonne d'eau. De telles structures biologiques ont été régulièrement observées dans diverses régions de l'océan mondial (Cullen, 1982, 2015), que ce soit dans les gyres subtropicaux (Mignot et al., 2014), ou aux latitudes polaires (Ardyna et al., 2013; Baldry et al., 2020), en passant par les Mers fermées et semi-fermées (Liu et al., 2002; Barbieux et al., 2019; Churilova et al., 2019). **Ces maxima de [Chl a] identifiés en subsurface sont communément appelés « Deep Chlorophyll Maxima » (DCMs), en raison de leur signature typique sur les profils verticaux [Chl a].**

L'existence des DCMs constitue encore un défi dans la compréhension de la dynamique phytoplanctonique. **Pourquoi et comment les organismes autotrophes phytoplanctoniques s'accumulent des profondeurs caractérisées par de faibles niveaux d'éclairement ?** Outre la compréhension des mécanismes biologiques et environnementaux permettant la formation de telles structures, une autre problématique consiste à estimer la hauteur à laquelle ces dernières participent à la production phytoplanctonique globale. **Contribuent-elles de manière significative à la production primaire régionale et mondiale ? Impactent-elles de manière significatives les écosystèmes locaux et comment ?** L'intérêt suscité par ces questions a conduit depuis les années 60 à la réalisation de nombreuses études des DCMs, qui sont venus enrichir la littérature aujourd'hui abondante (Cullen, 2015). La dynamique de la production phytoplanctonique est intrinsèquement liée à son environnement, et en particulier aux conditions lumineuses et nutritives. Une compréhension globale de la dynamique et de l'importance des DCMs implique donc l'étude concomitante des paramètres physiques et

biogéochimiques¹. Mis à part les modèles mis en place pour permettre une approche à l'échelle globale (Silsbe & Malkin, 2016), les études reportant la présence de DCMs jusqu'à aujourd'hui sont souvent restreintes à une ou plusieurs zones données de l'océan mondial et/ou à une fenêtre temporelle spécifique. Grâce aux efforts menés par la communauté de recherche océanographique pour multiplier les échantillonnages de la structure verticale de l'océan global, la quantité de données biogéochimiques, notamment acquises par les flotteurs-profilleurs Biogeochemical-Argo (BGC-Argo), donne aujourd'hui l'opportunité d'accroître la compréhension des DCMs.

1.2 Définition et contexte environnemental des DCMs

1.2.1 Le DCM, près de 70 ans d'investigations océanographiques

L'existence de variations dans la distribution verticale du phytoplancton est connue depuis près plus de cent ans (Herdman, 1923). En 1912, H.H. Gran mesure dans le détroit de Skagerak (entre la Norvège et le Danemark) deux populations de diatomées de composition et de concentration différentes, l'une dans la couche de surface, et l'autre dans une couche plus profonde (entre 40m et 100m). Il précise alors dans son rapport l'intérêt de pratiquer un échantillonnage à des profondeurs distinctes : « *It will be apparent already from the few investigations [...] that an exact quantitative investigation of the plankton at different depths will be able to give interesting informations [...]. Such an investigation, where the quantity of plankton at certain depths with certain biological conditions is determined, is in any case of much more value for many questions than vertical hauls or investigation of water-samples, which are taken to be representative of a whole column of water from the surface to a definite depth* ». La découverte de l'existence de pics de production phytoplanctonique, parfois bien en-deçà de la couche de surface de l'océan, allait ouvrir la voie à un nouveau champ d'investigation. Entre les années 1950 et le milieu des années 1960, les travaux de modélisation de Riley, Steele et Yentsch (Riley et al., 1949; Steele & Yentsch, 1960; Yentsch & Menzel, 1963; Steele, 1964) décrivent l'apparition possible d'un maximum local de biomasse phytoplanctonique en profondeur, entre une couche de surface où la disponibilité en nutriments est faible, et une couche où l'éclairement s'atténue avec la profondeur. D'abord défini sous les

¹ La biogéochimie se définit comme l'étude du processus cyclique de transfert des éléments chimiques de l'environnement à partir des milieux abiotiques vers les organismes qui, à leur tour, restituent les constituants chimiques l'environnement.

termes de « couche de chlorophylle maximum », ce type de structure, identifié par la suite de manière récurrente sur les profils verticaux de $[Chl a]$, s'est vu communément appelé DCM. La fin des années 1960 marque le début de la popularisation de l'usage de la mesure *in vivo* de fluorescence de la chlorophylle *a* (Fchl*a*) dans le domaine océanographique comme paramètre de mesure de la concentration phytoplanctonique (Lorenzen, 1966). Ces méthodes permettent notamment l'acquisition de mesures quasi-continues le long des profils verticaux (par opposition aux mesures discrètes : prélèvements d'échantillons d'eau à des profondeurs définies). En 1968, Strickland a ainsi montré que la résolution élevée des profils de Fchl*a* permettait aisément de repérer les DCMs qui échappaient parfois aux mesures discrètes.

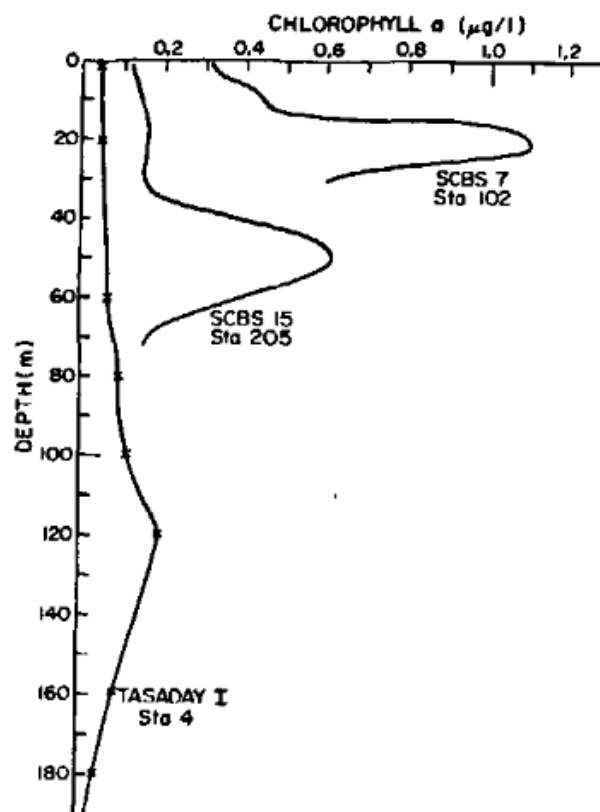


Figure 4. Exemples de trois profils de $[Chl a]$ présentant un DCM dans le gyre subtropical de l'océan Pacifique Nord (TASADAY I), au large de la baie de Californie (SCBS 15), et à proximité de la côte californienne (SCBS 7). *Source : Cullen (1982).*

Depuis, les études se sont multipliées dans le but de décrire ces structures profondes, et de comprendre les processus environnementaux et biologiques responsables de leur apparition et, dans certains cas, de leur persistance. Dans une revue de littérature publiée en 2015, Cullen définit les DCMs comme des « *maxima locaux de [Chla] qui se forment en couches et sont maintenus par des interactions écologiques qui s'opèrent sur des échelles de temps de l'ordre du jour ou plus ; il s'agit notamment de processus autoécologiques tels que la croissance, l'acclimatation photosynthétique, et la sédimentation ou la motilité du phytoplancton sur des échelles de mètres, ainsi que le contrôle par les organismes herbivores qui peut fortement moduler les concentrations de phytoplancton sur des jours ou des semaines.* ». Il apparaît donc que la présence de DCM n'illustre pas une réponse écologique qui dépend uniquement des conditions environnementales, mais qu'elle peut résulter d'un large éventail de processus, physiologiques et environnementaux, parfois en interaction.

Notre étude aborde les DCMs² en se basant sur l'approche proposée par Cullen, à savoir qu'ils sont considérés comme des structures qui présentent une certaine stabilité écologique pour se maintenir sur des période d'au moins un à plusieurs jours. Bien que la formation de certains DCMs soit attribuable à des processus d'advections et de subductions de masse d'eaux contenant des cellules physiologiquement (D. J. McGillicuddy et al., 2007) actives (configuration en deux dimensions), la compréhension du contexte environnemental des DCMs se focalisera sur les processus agissant verticalement sur la structuration de la colonne d'eau (processus 1D).

1.2.2 De la stabilité physique de la colonne d'eau à un système biogéochimique en bicouche

La formation de DCMs requiert une certaine stabilité de la structure verticale de la colonne d'eau, pour permettre l'apparition et le maintien d'interactions écologiques au moins à l'échelle de la journée. Cette stabilité dépend de la stratification de l'océan qui résulte de l'intensité des gradients de densité existants entre les différentes masses d'eau. La stratification induit une compartimentation physique de la colonne d'eau. De son intensité dépendent notamment les flux verticaux chimiques ainsi que la durabilité de la compartimentation. Dans

² Plusieurs études récentes préfèrent le terme Maximum Chlorophyllien de Subsurface (SCM) à la dénomination DCM. Le terme « deep » est en effet jugé inapproprié pour les cas de figure où les maxima de chlorophylle sont retrouvés à des profondeurs parfois inférieures à 50m. Nous préférons ici la dénomination « DCM » utilisée historiquement pour nommer ce type de structure dans la littérature.

une de leurs études des DCMs menée dans le dôme de Guinée (structure hydrologique de grande échelle aux larges des côtes ouest-africaines), Herbland et Voituriez (1979) montrent que la stratification est une condition nécessaire à l'établissement des DCMs. La stratification est engendrée par un fort gradient de densité (pycnocline) isolant une couche de surface dépourvue de nitrates d'une couche profonde où la concentration en nitrates augmente avec la profondeur. Herbland et Voituriez décrivent un DCM se positionnant sous la pycnocline, dans le gradient de réaugmentation de la concentration en nitrates. Les auteurs ont ainsi établi le cadre théorique de ce qu'ils dénomment **Situations Tropicales Typiques (TTS)** à partir de 25 profils biogéochimiques dans lesquels la structuration verticale des paramètres physiques et biogéochimiques est reliée à la production primaire en profondeur.

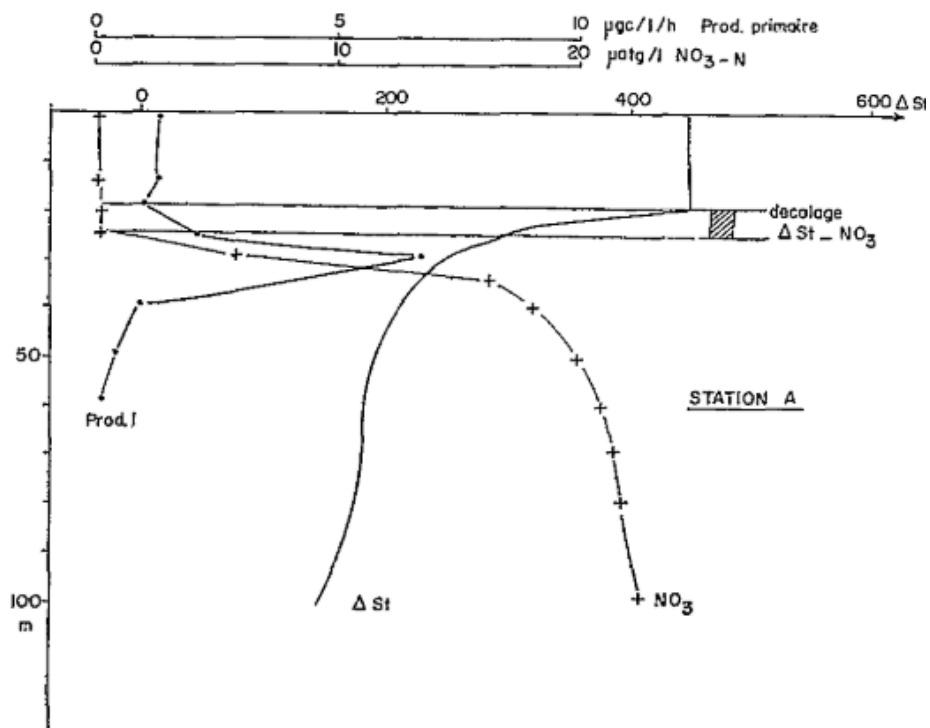


Figure 4. Exemple de configuration du système bicouche des STT avec les profils de production primaire (points), de concentrations en nitrates (croix), et de l'anomalie thermostérique (permettant d'identifier la pycnocline, trait plein) dans le dôme de Guinée. *Source : Herbland et Voituriez (1977).*

L'importance de la stratification dans la formation des DCMs est ensuite confirmée par l'observation systématique de DCMs dans les gyres subtropicaux (Venrick et al, 1973; Cullen & Eppley, 1981; Letelier et al., 1993;). Ces structures de circulation anticyclonique à grande échelle, centrées sur 25° de latitude et présentes dans les hémisphères Nord et Sud des océans Atlantique et Pacifique ainsi que dans l'océan Indien, sont caractérisées par une stratification

quasi-permanente. Pour cette raison, les eaux des basses et moyennes latitudes (eaux subéquatoriales et subtropicales) seront qualifiées de systèmes stratifiés dans la suite de cette étude. Cependant, suite à l'observation de DCMs en Méditerranée, Estrada et al. (1993) insiste sur le fait que les DCMs ne sont pas un phénomène restreint aux régions subtropicales et subéquatoriales de l'océan, mais peuvent être présents pour tous types d'eaux dont la stabilité perdure suffisamment longtemps pour permettre l'établissement et la persistance d'interactions écologiques au moins à l'échelle de la journée. Cette extension en partie théorique du domaine d'apparition potentielle des DCMs est confirmée par leur détection dans des régions soumises à de plus grandes fluctuations hydrographiques comme l'Arctique, les gyres subpolaires ou l'océan Austral (Kawamiya et al, 2000; Martin et al., 2010; Ardyna et al., 2013; Baldry et al., 2020). A ces latitudes, la stratification est renforcée de manière globale pendant la période estivale. Le réchauffement de la couche superficielle de l'océan intensifie le contraste de température avec les eaux plus profondes. Il est à noter que la stabilité de la stratification peut aussi résulter de la superposition de masses d'eau d'origine (et donc éventuellement de densité) différentes. Ce type de structures hydrologiques apparaît par exemple à la période de la fonte des glaces dans les eaux arctiques et sub-arctiques. La profondeur qui délimite la couche superficielle dépourvue de nutriments et une couche plus profonde est souvent associée à la profondeur de la couche de mélange (« Mixed Layer Depth »). Dans cette couche, les paramètres physicochimiques sont considérés homogènes à cause du mélange turbulent. Ce dernier est engendré par l'énergie solaire et modulée par l'action des vents. Une couche de mélange peut ainsi résulter d'un gradient de densité lié à des variations de températures et/ou de salinité.

En 2015, Cullen redéfinit ainsi le concept de TTS en « Typical Stable Water Structure » (TSWS) pour prendre en compte la diversité de régions où des conditions de stratification stable peuvent permettre l'installation de DCMs. Les DCMs sont ainsi considérés comme des structures ubiquitaires des systèmes stratifiés. Selon les régions océaniques et les saisons, cette configuration peut être permanente (systèmes subtropicaux et subéquatoriaux), ou plus ponctuelle (hautes latitudes).

1.2.3 A la confluence de la lumière et des nutriments : deux distributions opposées dans les systèmes stratifiés

Le système bicouche, cadre généralisé des TSWS, est caractérisé par l'orientation verticales opposée des gradients d'éclairement et de nutriments, deux ressources indispensables à la croissance phytoplanctonique. La couche superficielle est, dans cette configuration, appauvrie en nutriments tandis que dans la couche inférieure, la concentration en nutriments augmente avec la profondeur mais l'atténuation de la lumière limite la photosynthèse.

Pour déclencher la photosynthèse, le phytoplancton absorbe une partie du rayonnement solaire appelé « Photosynthetically Available Radiation » (PAR). Cette gamme spectrale, correspondant à la majeure partie de la région spectrale du domaine visible, s'étend de 380 à 700 nm. Le PAR est calculé par l'intégration de l'intensité à chaque longueur d'ondes entre ces deux valeurs. Dans l'océan, le PAR est premièrement atténué par l'interaction de la lumière avec les molécules d'eau. Cette atténuation se fait de manière exponentielle avec la profondeur. Le PAR peut également être modulé par la présence de composés absorbant ou diffusant la lumière dans la colonne d'eau (Morel & Prieur, 1977). Cette matière, composées de particules (organiques ou minérales) et de la matière dissoute colorée, accentuent donc (en fonction de leurs caractéristiques et de leur concentration) la diminution et l'altération de de l'éclairement (ainsi que le changement de couleur, Morel & Maritorena, 2001) en profondeur. Dans le cadre des eaux du cas I (voir encadré « Télédétection de la [Chl a] »), qui concernent les zones hors de l'influence côtière, le phytoplancton et ses produits dérivés (*e.g.* la matière organique dissoute ou les détritiques) sont les principaux responsables de l'atténuation de l'éclairement (Morel & Prieur, 1977; Morel, 1988). La couche océanique suffisamment éclairée pour permettre le développement de la production primaire est communément appelée couche euphotique (voir encadré « couches de l'océan »). Dans l'océan ouvert, la couche euphotique est donc plus épaisse dans les eaux oligotrophes, et plus fine dans les régions plus productives (Morel, Huot, et al., 2007). Outre l'influence de la production primaire, la profondeur de la couche euphotique est aussi dépendante de l'éclairement atteignant la surface de l'océan, qui fluctue avec la latitude et les saisons. Plus localement, elle est influencée par la composition et la concentration des éléments présents dans l'atmosphère et par les conditions météorologiques (*e.g.* couverture nuageuse ou épisodes de passages nuageux locaux et ponctuels par exemple). Ainsi les régions équatoriales bénéficient d'un éclairement presque constant tout au long de l'année avec une photopériode relativement stable et une durée jour/nuit équivalente. A

l'inverse, les hautes latitudes sont caractérisées par une cyclicité annuelle marquée à la fois dans l'intensité de l'éclairement et de la durée du jour. Pour intégrer cette double notion d'intensité d'éclairement et de durée du jour, on définit le PAR journalier (iPAR, $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ou $\text{E m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), qui correspond au PAR intégré sur la durée du jour à une profondeur donnée.

Pour synthétiser la matière organique, le phytoplancton puise des minéraux sous forme dissoute et assimilable dans son environnement. Dans la couche euphotique, les nutriments disponibles sont en général rapidement consommés par les cellules phytoplanctoniques. Lorsqu'une cellule meure et relargue son contenu dans la couche euphotique, la reminéralisation bactérienne remet rapidement cette matière à disposition des organismes autotrophes sous forme assimilable. Une partie de la production est donc générée grâce à la ré-assimilation des nutriments reminéralisés par les communautés bactériennes dans la couche euphotique. Cette production en circuit isolé dans la couche superficielle de l'océan est appelée production régénérée, par opposition à la production nouvelle qui repose sur un apport de nutriments extérieur (proximité de la côte, apports atmosphériques ou en provenance des couches profondes de l'océan grâce au mouvement des masses d'eau). En profondeur, la concentration en nutriments augmente à cause de l'accumulation et de la reminéralisation de la matière organique (en partie issue des cellules phytoplanctoniques) qui ne reste pas piégée dans la couche euphotique, mais qui est exportée en dehors de celle-ci.

Loin des régions côtières où les apports nutritifs sont abondants en raison de l'influence continentale, les nutriments des eaux de la couche supérieure de l'océan ouvert proviennent majoritairement des couches profondes. Aux hautes latitudes, l'approfondissement hivernal de la couche de mélange sous la couche euphotique permet l'érosion des stocks profonds de nutriments, et en entraîne ainsi la remontée et la redistribution jusqu'à la surface. Dans les régions stratifiées (*i.e.* latitudes subéquatoriales et subtropicales), l'approfondissement de la couche de mélange ne suffit généralement pas à atteindre une nutricline et assurer une injection de nutriments dans la couche euphotique (McGowan & Hayward, 1978; Letelier et al., 2004). Les principaux échanges entre le compartiment appauvri en surface et les stocks profonds sont dans ces cas-là assurés par les processus de diffusion verticale et de mélange turbulent (Lewis et al., 1983; Halpern et al., 1989; Huisman et al., 2006; Sharples et al., 2001).

La concentration en nitrate est souvent dans les eaux de surface est souvent la condition limitante de la production primaire dans les océans (Omand & Mahadevan, 2015). C'est pourquoi sa distribution verticale est la plus souvent utilisée pour déterminer la disponibilité

nutritive. D'une manière générale, et en particulier dans les systèmes stratifiés, les concentrations en nitrates présentent un minimum dans la couche superficielle de l'océan, et augmentent avec la profondeur. La zone de transition verticale entre la couche supérieure appauvrie et les couches profondes enrichies, et qui correspond à un gradient marqué la concentration en nitrates en fonction de la profondeur, est appelée nitracline (et nutricline dans le cas général des nutriments).

Dans une colonne d'eau stratifiée, la croissance phytoplanctonique est donc conditionnée par les niveaux d'éclairement en provenance de la surface et par les afflux nutritifs des couches profondes. Le défi écologique du phytoplancton réside dans sa capacité à se développer dans un environnement où les deux ressources indispensables à sa croissance peuvent constituer des facteurs limitants. Des variations dans l'interaction de ces deux champs en profondeur vont donc dépendre la réponse du phytoplancton au niveau du DCM, impliquant le développement de stratégies physiologiques adaptées.

1.3 Du la mesure de la [Chla] à l'interprétation biologique

1.3.1 La place du DCM dans le système bicouche

Dans les systèmes stratifiés, la convergence de conditions d'éclairement et de conditions nutritives adaptées en profondeur peut donc favoriser l'apparition d'un DCM. La possibilité d'un tel processus a d'abord été proposée par des travaux de modélisation de systèmes 1D de Riley (1949), Steele (1956), et Yench (1960). Ces travaux ont depuis été validés par les observations *in situ*. Dans les zones mésotrophes des latitudes subéquatoriales (Venrick et al., 1973; Herbland & Voituriez, 1977, 1979; Voituriez & Herbland, 1979, 1984; Herbland et al., 1987) des bassins Atlantique et Pacifique, ces observations ont confirmé la présence de maxima profonds de biomasse à la base de la nutricline, indépendamment des variations d'intensité lumineuse ou de densité. Dans cet « optimum » environnemental (Anderson, 1969; Klausmeier & Litchman, 2001; Hodges & Rudnick, 2004), le DCM serait associé à un pic de production, et agirait comme un piège à nutriments (Jamart et al., 1977; Taylor et al., 1986; Banse, 1987). Les apports nutritifs y sont maintenus par des processus d'upwelling locaux (Vinogradov, 1981) et/ou de mélanges turbulents (Herbland et al., 1987; Herbland & Voituriez, 1979; Kaiser & Postel, 1979). Cette configuration optimale est modulée par la profondeur de la nutricline, profondeur à laquelle la production au DCM et sa profondeur sont inversement corrélées. L'intensité du DCM est également dépendante de l'intensité du flux vertical diffusif ainsi que

de l'intensité des concentrations nutritives sous la nutricline (Yentsch, 1974, 1980; Herbrand & Voituriez, 1979; Beckmann & Hense, 2007).

Les variations de l'intensité du flux diffusif, des réserves nutritives, et de la profondeur de la nitracline par rapport au gradient d'éclairement vertical déterminent donc un continuum de configurations environnementales : d'un DCM productif dans une niche environnementale optimale vers un DCM moins intense avec un découplage vertical progressif des deux « niches » respectives d'éclairement et de nutriments. Ce continuum, observé à partir de mesures *in situ*, a ensuite été confirmé par plusieurs modèles (Klausmeier & Litchman, 2001; Fennel & Boss, 2003; Hodges & Rudnick, 2004; Beckmann & Hense, 2007; Gong et al., 2015, Fig. 5).

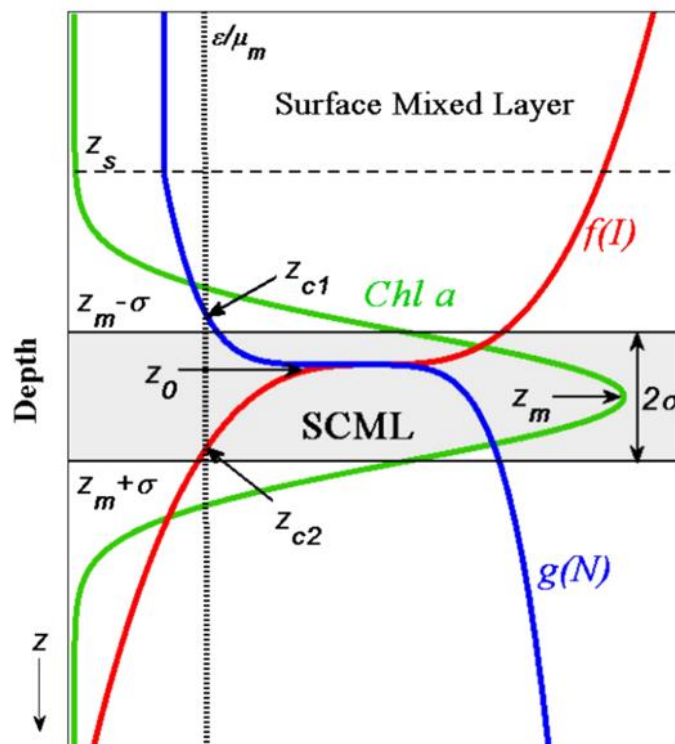


Figure 5. Modélisation d'un profil vertical de $[Chl\ a]$ (vert) dans la couche du DCM (SCML), suivant une loi gaussienne, avec la distribution verticale de la concentration en nitrates (bleu, $g(N)$, et de l'éclairement descendant (rouge, $f(I)$). Source : Gong et al. (2015).

L'implication de différents processus dépendant des espèces sont suspectés comme pouvant être impliqués dans la formation d'une accumulation de biomasse en profondeur. Outre la présence de populations statiques et adaptées à cet environnement (Eppley et al., 1988; Claustre et al., 1999; Parslow et al., 2001; Zhang et al., 2008; Bouman et al., 2011), on trouve parmi ces processus la migration verticale (Jerlov, 1958; Villareal et al., 1996 Richardson et al., 1998; White et al., 2006), de sédimentation différentielle le long des gradients de densité (Jerlov, 1958), ou encore une modulation de la flottabilité de certaines espèces phytoplanctoniques qui peuvent suivre les gradients nutritifs (Bienfang et al., 1983; Davey & Heaney, 1989; Richardson & Cullen, 1995). Ils peuvent tous, seuls ou en association, contribuer à la formation des couches de DCMs. Aux hautes latitudes, certains DCMs sont également suspectés résulter d'exports ponctuels importants de biomasse produite en surface (Briggs et al., 2011), ou du déplacement de celle-ci par la subduction des masses d'eau (Bathmann, et al., 1997; Wright & Van den Enden, 2000; Llorc et al., 2018). Finalement, certaines études montrent également que la forme typique du DCM peut résulter, non pas d'une production supérieure en profondeur, mais d'une plus grande activité des de broutage des organismes zooplanctoniques dans la couche supérieure de la colonne d'eau (Karl Banse, 1995, 2013; Lande 1989; Strom 2000).

Les postulats des TSWS où un DCM résulte de l'accumulation de biomasse, sont essentiellement basés sur des observations effectuées dans des environnements mésotrophes caractérisés par une convergence de la disponibilité des nutriments et de niveaux d'éclairement suffisant en profondeur. Au-delà de la diversité de mécanismes adaptatifs trouvés chez les communautés phytoplanctoniques, l'intensité du DCM y apparaît liée à la profondeur de la nitracline, et aux flux diffusifs de celle-ci. Cependant, les champs d'application du cadre semi-empirique des TSWS reste encore limité à des observations localisées régionalement et repose en grande partie sur les apports de la modélisation.

1.3.2 DCMs : accumulation de biomasse (DBMs) ou processus de photoacclimatation (DAMs) ?

Si certains DCMs sont associés à des accumulations de biomasse phytoplanctonique (notamment dans les milieux mésotrophes), d'autres DCM résultent en revanche de processus d'acclimatation des microalgues qui n'impliquent pas nécessairement l'augmentation du nombre de cellules ou de leur taille (et donc, de l'accumulation de POC). Lorsqu'un DCMs est détecté, élucider les cause de son apparition nécessite donc de prendre en considération les variations du ratio [Chl a]:POC qui le caractérise .

Une modulation du contenu pigmentaire des cellules phytoplanctonique peut être observée lors de nombreux types de variations des conditions de croissance. C'est par exemple le cas des faibles conditions de lumière rencontrées dans les couches de subsurface vis-à-vis de celles de la surface. Soumises à ces conditions, la majorité des espèces phytoplanctoniques augmentent leur contenu pigmentaire afin d'accroître leur potentiel d'absorption de la lumière, phénomène faisant partie des stratégies de photoacclimatation. En 1964, Steele montre déjà l'influence que peut avoir l'atténuation de la lumière avec la profondeur sur le ration C:[Chl a] des communautés phytoplanctoniques grâce à ses travaux de modélisation. Bien que ces variations puissent être induites par un changement de la composition des communautés phytoplanctoniques avec la profondeur, diverses observations *in situ* (Anderson, 1969; Eppley et al., 1972; Beers et al., 1975; Kiefer et al., 1976; Cullen & Eppley, 1981), effectuées en particulier dans les gyres subtropicaux, ont permis de confirmer l'implication de phénomènes de photoacclimatation dans la formation de DCMs. **En 1982, Cullen insiste sur la nécessité de combiner la mesure de la [Chl a] avec des mesures de POC ou d'autres estimateurs de biomasse pour différencier les maxima de biomasse des maxima de photo-acclimatation.** Grâce à une approche combinant mesures *in situ* et modélisation, Fennell et Boss en 2003 (à la suite de Taylor 1997) généralisent le fait que les DCMS de photoacclimatation (**Fig 6**) dominant lorsque les conditions de lumières et nutritives ne sont pas favorables à la croissance, et que le pic de biomasse n'est pas nécessairement localisé à la même profondeur que le pic de [Chl a]. Les DCMs liés à la photoacclimatation sont ainsi observés dans plusieurs systèmes oligotrophes (*e.g.* dans le bassin Est de la Méditerranée, Barbieux et al., 2019). A la différence des maxima de biomasse, leur contribution à la production primaire dans la colonne d'eau, et à l'échelle régionale, serait peu importante (Maranon et al., 2000; Pérez et al., 2006; Westberry et al., 2008).

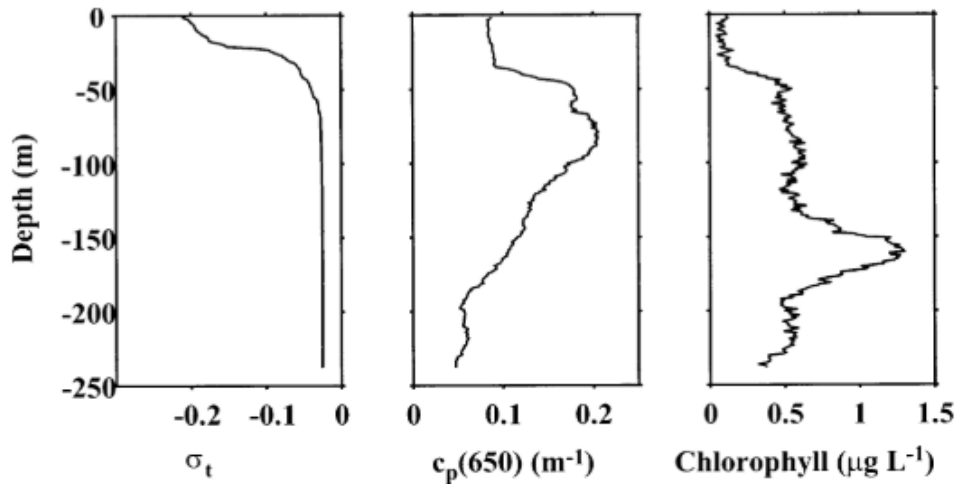


Figure 6. Exemple de profils présentant un cas de photoacclimation phytoplanctonique sur une station dans le lac Crater (Oregon), oligotrophique : (de gauche à droite) densité potentielle (σ_t), d'atténuation particulaire (c_p), et de [Chl a]. *Source : Fennell et Boss (2003).*

Les études environnementales de Letelier (2004) et Mignot (2014) ont permis d'étendre la compréhension de la dynamique saisonnière de ces maxima de photoacclimation, en particulier dans les gyres subtropicaux du Pacifique. Dans ces systèmes, le DCM est observé à de faibles niveaux de lumière proches de la nitracline où les algues bénéficient d'apports diffusifs. De plus, il se positionne à un horizon de lumière constant (*i.e.* isolume) tout au long de l'année, et ne suit pas la dynamique de la nitracline (contrairement aux observations de Herbland et Voituriez, 1979, et Venrick, 1973 dans les régions subéquatoriales). En hiver le DCM et les isolumes remontent vers la surface, suite à des processus de photoacclimation des communautés cellulaires de la couche superficielle. En été, l'approfondissement des isolumes peut entraîner l'apparition de maxima de biomasse en profondeur grâce à un rapprochement avec la nitracline. Dans ces régions, des apports nutritifs épisodiques et/ou localisés de différentes natures peuvent déclencher des épisodes de productivité primaire accrus. Ces apports peuvent provenir des stocks de nutriments qui s'accumulent en profondeur, mais également d'autres sources (*e.g.* advections latérales de masses d'eau (Yentsch, 1980; Jenkins & Doney, 2003). Ils peuvent aussi être liés à des structures hydrographiques induisant le déplacement vertical des masses d'eau. C'est notamment le cas de structures physiques de type mésoéchelle comme les tourbillons. Ces structures d'un diamètre d'une centaine de kilomètres sont présentes dans l'ensemble de l'océan global, et sont peut modifier la structuration des systèmes bicouches dans leur rayon d'influence (McGillicuddy et al., 2007; McGillicuddy, 2016).

Suite à la généralisation des observations sur les DCMs liés aux processus de photoacclimatation, Cullen (2015) intègre ces environnements et structures phytoplanktoniques particuliers dans sa définition des TSWS, et propose notamment d'utiliser le PAR journalier (iPAR) à la profondeur de la nitracline comme paramètre « diagnostic » de la productivité de des différents types de DCMs. **Les TSWS présenteraient donc un gradient à la fois environnemental et physiologique entre deux extrêmes, les environnements oligotrophes (caractérisé par une dissociation verticale des niveaux d'éclairement et de nitrates favorables à la croissance phytoplanktonique) et les environnements mésotrophes (caractérisés par l'association optimale pour la formation de DCMs de la distribution des nutriments avec celle de l'éclairement). Régionalement, ces gradients sont susceptibles d'être modifiés par des processus locaux (e.g. tourbillons de mésoéchelle) et/ou saisonniers (e.g. amplitude saisonnière des horizons d'éclairement).**

Il apparait fondamental de distinguer les maxima de biomasse (DBMs) des maxima de photoacclimatation (DAMs) à la fois car ils répondent à des contextes environnementaux différents, mais aussi dans la prise en compte de leur impact respectif dans les estimations de production primaire.

1.4 Flotteurs BGC-Argo, sentinelles autonomes de l'océan global

L'identification et la compréhension des DCMs ont aujourd'hui largement progressé grâce à la contribution de nombreuses études. Malgré cette richesse, les postulats des TSWS manquent d'une approche globale qui permettraient de les généraliser et de les valider (Cullen, 2015). Ceci nécessite l'acquisition d'un jeu de données *in situ* combinant les mesures des paramètres biologiques et abiotiques appropriés, ainsi qu'une couverture spatiale et temporelle la plus étendue possible (Cullen, 2015). Durant les trente dernières années, les avancées technologiques effectuées dans le développement et la miniaturisation de capteurs permettant de mesurer les variables d'intérêt, ainsi que la coordination de projets collaboratifs internationaux, ont permis le déploiement massif d'un nouveau type de plateformes automatisées et de leurs instruments embarqués : les flotteurs profileurs (BGC)-Argo (**Fig.7**).



Figure 7. Photographie d'un flotteur BGC-Argo équipé de six capteurs physiques et biogéochimiques (Température, Salinité et Pression : CTD ; Concentration en dioxygène : O₂ ; concentration en chlorophylle *a* : Chla ; coefficient de rétrodiffusion particulaire : b_{bp} ; concentration en nitrates : NO₃ ; et éclairage descendant : « radiometry ». *Source : Roemmich et al. (2019).*

1.4.1 Concept et projets

Dans les années 1990, le projet World Ocean Circulation Expedition (WOCE) a permis l'acquisition d'un grand nombre de profils (données abiotiques) dans le but de cartographier l'intérieur des océans et d'améliorer les modèles climatiques (Siedler, 2001). Parmi les outils utilisés, des plateformes lagrangiennes, initialement utilisées pour suivre les courants en profondeur, ont été équipées de capteurs de température et salinité (Profiling Autonomous Lagrangian Circulation Explorers, PALACE). Par la suite, le projet Argo (Roemmich, 1999) s'est développé avec pour objectif d'établir un réseau de 3000 plateformes autonomes mesurant des profils verticaux de paramètres physiques jusqu'à 2000 m dans l'océan global. Le projet

Argo (du mythe de Jason et les Argonautes), composante du « Global Ocean Observing System » (GOOS) et du « Global Climate Observing System » (GCOS), se voulait complémentaire des satellites altimétriques JASON, en intégrant le suivi des variations verticales dans les océans, inaccessibles aux satellites. Les deux jeux de données combinés seraient assimilés dans des modèles de prédiction du changement climatique (Global Ocean Data Assimilation Experiment « GODAE »). Le programme Argo a ainsi initié le déploiement des flotteurs profileurs à large échelle.

Par la suite, l'ajout de capteurs d'oxygène dissous (Körtzinger et al., 2004; Riser & Johnson, 2008), et de capteurs bio-optiques (Johnson et al., 2009; Claustre, 2010), ont constitué les prémices du programme Biogeochemical-Argo (BGC-Argo) qui est né dans les années 2000. Plusieurs projets pilotes, dont le déploiement d'escouades de flotteurs équipés de capteurs biogéochimiques dans certaines régions (remOcean dans le gyre subpolaire de l'océan Atlantique Nord et les gyres subtropicaux de l'Atlantique, NAOS en Mer Méditerranée, SOCCOM et SOCLIM dans l'océan Austral, (Johnson et al., 2017; Lacour et al., 2017; Rembauville et al., 2017; D'Ortenzio et al., 2020), ont prouvé l'intérêt d'un investissement de la part de la communauté d'océanographes biogéochimistes dans ce type de mesures, et la nécessité de mettre en place un réseau d'observation global (Claustre et al., 2010, Gruber et al., 2010). Finalement, le programme BGC-Argo, initié en 2016 (Biogeochemical-Argo Planning Group, 2016 ; Johnson & Claustre, 2016), planifie le déploiement de 1000 flotteurs BGC-Argo pour mesurer, en plus de la température et de salinité, six variables fondamentales liées à la production primaire : la concentration en chlorophylle *a*, les particules en suspension, l'oxygène dissous, les nitrates, ainsi que le pH et l'éclairement descendant (Roemmich et al., 2019). Ces mesures doivent notamment permettre d'étendre notre compréhension de processus jusqu'alors inaccessibles aux mesures réalisées à bord de campagnes océanographiques, ou restreintes à la ponctualité de celles-ci (Roemmich et al., 2019; Claustre et al., 2020), en se focalisant plus particulièrement sur cinq thèmes prioritaires : (1) les échanges de carbone à l'interface océan-atmosphère ; (2) la désoxygénation des océans et des processus impliqués ; (3) l'acidification des océans ; (4) la pompe biologique de carbone ; (5) la caractérisation des communautés phytoplanctoniques.

A la date du 28 octobre 2020, plus de 83 000 profils de Fchl_a ont ainsi été collectés dans l'océan global, et 259 flotteurs actifs transmettent leurs données en temps réel (**Fig.8**).

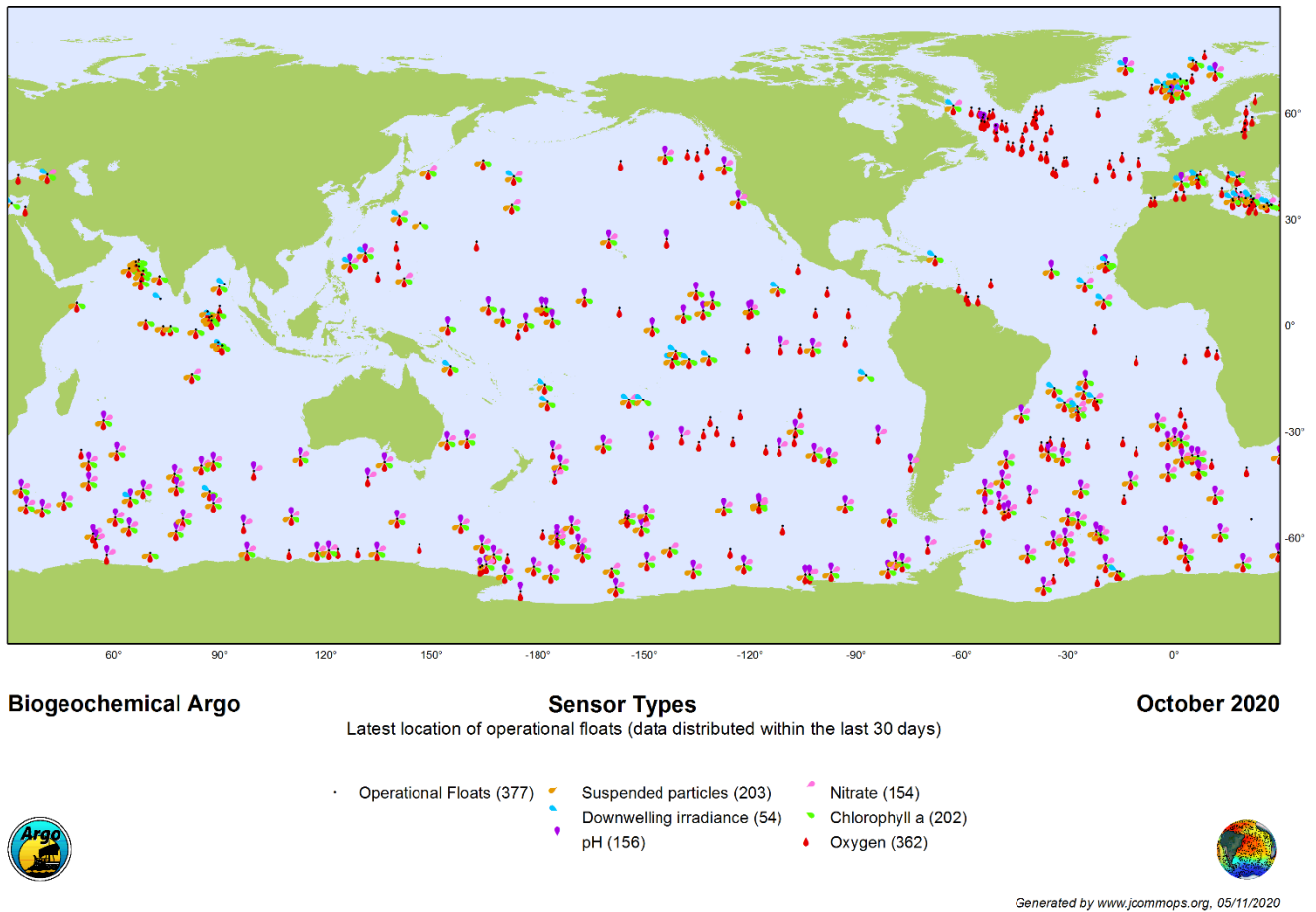


Figure 8 Carte du réseau de flotteurs BGC-Argo actifs et leurs différents paramètres (10/20).
Source : ocean-ops.org

1.4.2 Fonctionnement des flotteurs profileurs BGC-Argo

Les flotteurs-profileurs autonomes assurent leurs déplacements verticaux en modulant leur densité. Contrairement aux sous-marins qui utilisent des changements de leur masse volumique (eaux de ballast), les flotteurs influent eux sur leur volume pour faire varier leur densité. Ces changements de volume sont assurés par le transfert d'un volume d'huile entre une vessie interne et une vessie externe. Leurs déplacements horizontaux sont eux soumis au régime des courants qui les font dériver.

Les flotteurs sont programmés pour effectuer et transmettre des profils de mesures dans la colonne d'eau de manière automatisée et régulière (**Fig. 9**). Ces profilages sont effectués sous forme de cycles (~ un profil de mesures tous les cinq jours). Entre deux cycles de mesures, les flotteurs se positionnent et demeurent en général à une profondeur dite de de stationnement à 1000 m.

A un temps donné (selon la fréquence d'échantillonnage programmée), le flotteur plonge pour atteindre une profondeur à partir de laquelle débute son profil de mesure (~ 2000 m pour la majorité des profils BGC-Argo) avant de commencer sa remontée. Au cours de cette dernière et jusqu'à la surface, les capteurs échantillonnent la colonne d'eau (~10-50 m entre 2000 et 250m, puis environ tous les mètres sur les 250 derniers mètres). La résolution de l'échantillonnage peut être adaptée pour chacun des paramètres et selon les objectifs des différentes missions. Une fois arrivé à la surface, le flotteur établit une connexion satellite via une antenne iridium qui lui permet de se géolocaliser, de transmettre les données récoltées pendant le profil, et, pour certaines générations de flotteurs, de recevoir des modifications éventuellement nécessaires de son cycle (période de profilage, profondeur de stationnement) ou de sa séquence d'échantillonnage (résolution verticale de mesures, sélection préférentielle d'activation des capteurs). Après cette phase de communication, le flotteur redescend à sa profondeur de stationnement pour entamer le cycle suivant.

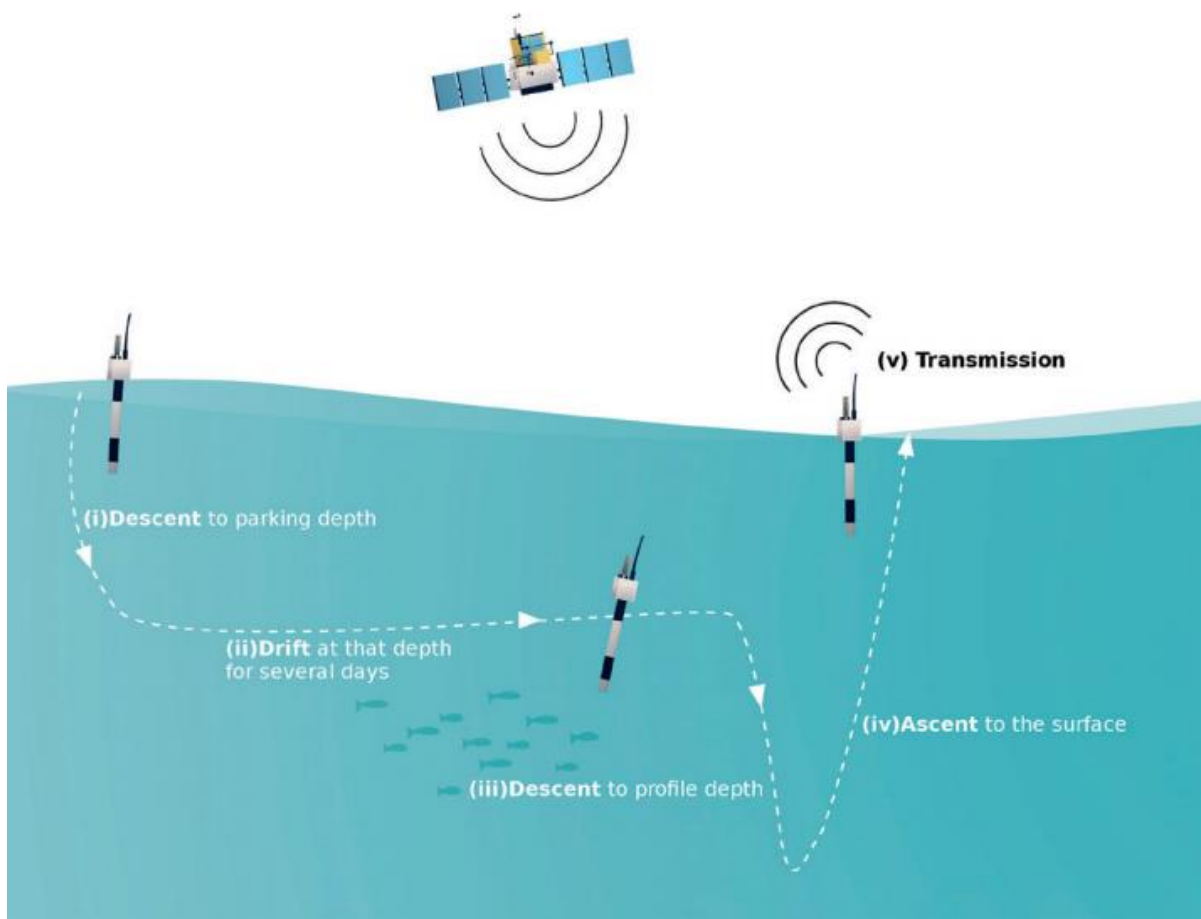


Figure 9. Schéma d'un cycle de mesure d'un flotteur BGC-Argo. *Source : naos-equipex.fr*

1.4.3 Estimateurs de la biomasse phytoplanctonique : Fluorescence de la chlorophylle et coefficient de rétrodiffusion particulaire

Les flotteurs BGC-Argo mesurent la $F_{chl a}$, estimateur de la $[Chl a]$. La fluorescence se définit par l'émission rapide de lumière d'une molécule (fluorophore) en réponse à l'excitation par un rayonnement. Dans le cas de la chlorophylle, l'excitation photonique induit le passage de la molécule d'un état stable à un état excité. Dépendamment de l'énergie reçue (longueur d'onde et intensité) et de l'état physiologique de la cellule, le retour à l'état initial de la $Chl a$ est accompagné par l'émission de photons à une longueur d'onde supérieure à la longueur d'onde d'excitation (fluorescence), et/ou par une émission de chaleur (dissipation thermique), et/ou par une transmission énergétique vers d'autres systèmes cellulaires responsables de la photochimie. Dans le cas de la chlorophylle a , sa fluorescence peut être estimée en mesurant la lumière rouge qu'elle émet après qu'elle ait été excitée avec une source lumineuse bleue. Depuis qu'elle a commencé à être utilisée dans le domaine de l'océanographique dans les années 60 (Yentsch, 1960; Lorenzen, 1966), la $F_{chl a}$ s'est aujourd'hui largement imposée comme l'un des paramètres bio-optiques les plus intéressants dans l'estimation de la biomasse phytoplanctonique *in situ*. Cette méthode présente les avantages d'être non invasive, peu coûteuse, et de permettre des mesures rapides et quasi-continues. Grâce au développement et à la miniaturisation des capteurs, différents types de plateformes (flotteurs profileurs, planeurs sous-marins, mammifères marins) peuvent être équipées de fluorimètres. La $[Chl a]$ peut être déduite à partir de la $F_{chl a}$ selon la relation :

$$F_{chl a} = \Phi_F \int_{400}^{750} E(\lambda) * a_{chl a}^*(\lambda) * Chl a d\lambda$$

Avec $E(\lambda)$, l'éclairement scalaire à la longueur d'onde λ ($\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{nm}^{-1}$), Φ_F le rendement quantique ($\mu\text{mol de photons fluorescés} / \mu\text{mol de photons absorbés}$), et $a_{chl a}^*(\lambda)$ le coefficient d'absorption spectral spécifique de la $Chl a$ ($\text{m}^2.\text{mg de } Chl a^{-1}$). La calibration des fluorimètres effectuée par les fabricants se base sur cette relation. Le rayonnement émis d'un volume d'eau après excitation (mesuré par le fluorimètre en comptage numérique ou volts) est converti en $F_{chl a}$ ($\mu\text{mol photons m}^{-3} \text{s}^{-1}$) et relié avec un standard. Une telle calibration est souvent basée sur l'existence d'une relation linéaire entre la $F_{chl a}$ et la $Chl a$. Cette hypothèse implique que le coefficient d'absorption spectral spécifique a^* et que le rendement quantique soient constants, et que le rayonnement E soit saturant et constant. Or, ces trois paramètres varient selon la composition des communautés phytoplanctoniques, leur contenu pigmentaire

(composition et contenus cellulaires), l'état physiologiques des cellules (photoacclimatation, limitation en nutriments, phase de croissance, Non Photochemical Quenching NPQ), la qualité et l'intensité de l'éclairement, ainsi que la densité pigmentaire intracellulaire (« packaging effect ») (Morel & Bricaut 1981; Falkowski & Kiefer, 1985; Kolber & Falkowski, 1993; Xing et al., 2012). De plus, la matière organique colorée dissoute peut interférer dans le signal de la fluorescence de la chlorophylle (excitation à des longueurs d'ondes recoupant celles de la chlorophylle) lorsque présente en quantité abondante (*e.g.* en Mer Noire, ou dans des régions sous l'influence de fleuves). Il est à noter que les paramètres de calibration peuvent également varier d'un fabricant à l'autre. Un effort généralisé a été déployé dans la communauté scientifique (Roesler et al., 2017) pour calibrer de manière homogène et corriger les relations entre Fchl_a et [Chl_a] sur les flotteurs BGC-Argo. Ces corrections et ajustements passent par la comparaison des mesures des fluorimètres avec des mesures additionnelles (*e.g.* avec des mesures HPLC ou des observations satellite, Lavigne et al., 2012). D'autres méthodes reposent sur des modèles bio-optiques (*e.g.* relation entre éclairement descendant et [Chl_a], Xing et al., 2011), sur des approches semi-empiriques (*e.g.* extraction des caractéristiques de la forme des profils de Fchl_a, Mignot et al., 2011), ou encore sur des algorithmes d'apprentissage autonomes (Sauzède et al., 2015). La mise en place progressive de ces calibrations tend vers une homogénéisation et vers la mise en place de « bonnes pratiques » de l'utilisation des capteurs et du traitement des données. C'est un des objectifs principaux de la communauté BGC-Argo dans le cadre d'une mise à disposition d'un jeu de données utilisable, fiable, homogène et interopérable (Schmechtig et al., 2014).

Le **coefficient de rétrodiffusion particulière** b_{bp} est une mesure optique correspondant à la fraction de la lumière rétrodiffusée (selon un angle donné) d'un rayonnement incident par les particules en suspension dans un volume d'eau par unité de distance. Le b_{bp} , sensible aux particules inférieures à une dizaine de μm (Loisel et al., 2006; Dall'Olmo & Mork, 2014; Martinez-Vicente et al., 2013), est souvent utilisé comme un estimateur de la concentration du POC (Stramski et al., 1999, 2008; Balch et al., 2001; Loisel et al., 2001; Loisel et al., 2002; Cetinić et al., 2012). Malgré le fait qu'un faible pourcentage du signal du b_{bp} soit attribué aux cellules phytoplanctoniques, une modification de l'abondance de ces dernières apparait responsable de la variation son signal (Martinez-Vicente, 2012). Ainsi, le b_{bp} est couramment assimilé à la quantité de matière organique phytoplanctonique (Michael et al., 2005; Martinez-Vicente et al., 2013; Graff et al., 2015).

Les capteurs de b_{bp} mesurent l'indicatrice de diffusion $\beta(\theta, \lambda)$, avec θ l'angle du capteur par rapport à la propagation de la lumière. L'effet diffusif de l'eau de mer pure $\beta_{sw}(\theta, \lambda)$ (X. Zhang et al., 2009) est soustraite au signal pour obtenir l'indicatrice de diffusion des particules $\beta_p(\theta, \lambda)$:

$$\beta_p(\theta, \lambda) = \beta(\theta, \lambda) - \beta_{sw}(\theta, \lambda)$$

Le b_{bp} est finalement obtenu à partir de $\beta_p(\theta, \lambda)$ par l'application d'un facteur de conversion χ (Boss & Pegau, 2001; Sullivan & Twardowski, 2009) :

$$b_{bp}(\lambda) = 2\pi\chi(\beta_p(\theta, \lambda))$$

La majorité des capteurs de b_{bp} installés sur des flotteurs BGC-Argo mesurent $\beta(\theta, \lambda)$ à 700 nm, pour un angle variant entre 124 et 149° suivant les capteurs (Poteau et al., 2017)

1.4.4 Intérêt des mesures de FChla et de b_{bp} dans l'étude des DCMs

Les données collectées par le réseau global des flotteurs BGC-Argo ouvrent une voie sans précédent dans la compréhension et le suivi de processus biogéochimiques jusqu'alors difficilement accessibles ou sous-échantillonnés. Ces mesures à haute résolution couvrant plusieurs compartiments verticaux de l'océan (zone euphotique, zone oligophotique, et zone aphotique) bénéficient grandement à l'exploration des dynamiques phytoplanctoniques aux profondeurs inaccessibles à la télédétection.

Dans le cadre de cette étude, les données récoltées par les flotteurs offrent l'opportunité de mieux étudier les DCMs et ce, à l'échelle de l'océan global. Actuellement, leur déploiement couvre une grande diversité de régions de l'océan mondial, caractérisée par une large gamme de régimes trophiques et/ou hydrophysiques. Un avantage majeur du jeu de données acquis par les flotteurs est la quasi-homogénéité dans la prise de données de Fchla et b_{bp} , par les capteurs bio-optiques, et, de l'interopérabilité des données qui en résulte, permettant ainsi de singulariser l'approche de la problématique d'un sujet longtemps abordé à partir de mesures localisées et de types variables. La haute résolution des mesures de ces deux paramètres offre non seulement la possibilité d'une détection précise et systématiques des structures de DCMs, mais aussi la capacité de discerner les DCM de photoacclimation (DAMs) des DCMs de biomasse (DBMs) en associant des estimateurs de la [Chla] et du POC. L'échantillonnage à haute résolution temporelle (un profil de mesures tous les cinq jours en moyenne), parfois sur près de dix années

et/ou souvent par plusieurs flotteurs pour certaines régions, permet d'aborder la saisonnalité de ces processus, avec une certaine robustesse statistique. Enfin, l'appréhension du contexte environnemental des DCMs est finalement possible grâce aux mesures simultanées des paramètres bio-optiques et des mesures de paramètres physico-chimiques (*i.e.* concentration en oxygène dissous, concentration en nitrates, PAR), en plus des paramètres hydrologiques « classiques » (*i.e.* température et salinité).

1.5 Objectifs de l'étude

Les DCMs sont des structures phytoplanctoniques identifiées dans de nombreuses régions de l'océan mondial. Cependant, au-delà des approches semi-empiriques (Mignot et al., 2014; Silsbe & Malkin, 2016), aucune étude basée sur des mesures *in situ* n'a à ce jour fourni de vision synoptique de leur occurrence à la fois spatiale et saisonnière à l'échelle de l'océan global.

L'objectif général de cette thèse est d'estimer la présence des DCMs à l'échelle globale, d'en décrire les principales caractéristiques (dont les deux principales typologies : maxima de photoacclimatation, DAMs, ou de biomasse, DBMs), de déterminer les principaux facteurs environnementaux responsables de leur établissement, de leur maintien dans le temps, et de leur diversité, et d'estimer leur impact sur les bilans de production primaire. Dans ce contexte et après un premier chapitre qui décrit et résume les différents traitements de données utilisés, ce travail de thèse s'articule en trois parties complémentaires, chacune organisée autour d'un article scientifique.

Le premier article³ décrit l'occurrence spatiale et saisonnière des DCMs, identifiés à partir des profils de Fchl_a et de b_{bp} (estimateurs respectifs de la [Chl_a] et du b_{bp}) mesurés par les flotteurs BGC-Argo. Cette description des DCMs, ainsi que de leurs principales caractéristiques (types, profondeur, et intensité) est réalisée à l'échelle globale, puis régionale. Les caractéristiques environnementales définissant ces DCMs sont ensuite décrites par grands groupes de régions en utilisant les principaux paramètres des postulats des « Typical Stratified Water Systems ».

³ « Deep Chlorophyll Maxima in the global ocean: occurrences, drivers and characteristics », en révision à Global Biogeochemical Cycles, sera renvoyé le 30/11/2020.

Le deuxième article⁴ étudie l'impact des tourbillons de mésoéchelle sur les caractéristiques des DCMs et sur leur cadre environnemental. Ces structures hydrodynamiques modifient la distribution verticale des gradients de densité dans le système bicouche. Elles sont donc susceptibles d'influencer les conditions de croissance du phytoplancton en profondeur, en particulier dans les régions où la stratification est permanente. Cette partie de l'étude combine les observations des flotteurs BGC-Argo avec une base globale de tourbillons détectés à partir de cartes satellites de la Topographie Dynamique Absolue de l'océan (ADT).

Enfin, le troisième article⁵ compare l'impact de l'utilisation de profils de [Chl a] mesurés *in situ* sur les estimations de la production primaire au DCM, avec celui des profils de [Chl a] estimés à partir de modèles semi-empiriques. Il permet ensuite de proposer une estimation globale de la contribution des DCMs à la production primaire, et décrit les modulations de cette production par les tourbillons de mésoéchelle.

⁴ "Impact of mesoscale eddies on Deep Chlorophyll Maxima", soumis à Geophysical Research Letters le 29/10/2020.

⁵ "On the impact of primary production of Deep Chlorophyll Maxima and its modelling", en preparation pour une soumission à Geophysical Research Letters.

Méthodologie générale

2.1 Introduction

Ce premier chapitre détaille les différentes méthodes et techniques utilisées communément dans plusieurs chapitres de cette thèse.

Tout d'abord, dans le but d'étudier la répartition régionale des maximums profonds de chlorophylle (DCMs pour « Deep Chlorophyll Maxima », chapitre 3), les profils des flotteurs ont été regroupés en 28 zones de l'océan global. La classification de ces régions est détaillée dans la section 2 de ce chapitre.

Bien que les données des flotteurs Biogeochemical-Argo (BGC-Argo) tendent aujourd'hui vers une interopérabilité des mesures, les protocoles de traitement des données ne sont pas encore appliqués de façon homogène selon les onze différents centres de gestion des données nationaux (DACs pour « Data Assembly Centers »). Une phase de contrôle de la qualité des données et d'homogénéisation du traitement des données à l'échelle globale, notamment pour les profils de concentration en chlorophylle *a* ([Chl*a*]) estimés à partir de la fluorescence de la chlorophylle *a* (Fchl*a*), a été développée et est présentée dans la section 3 ci-dessous. La base de donnée interopérable ainsi obtenue a notamment été utilisée dans le cadre de deux études⁶ (Annexes 4 et 5).

Afin de relier les DCMs à leur contexte environnemental, des paramètres essentiels comme la profondeur et la pente de la nitracline ainsi que les profils de « Photosynthetically Available Radiation » (PAR) journaliers (iPAR) ont été estimés à partir de relations bio-optiques et d'algorithmes basés sur l'apprentissage (« machine learning ») qui sont détaillées dans les sections 4 et 5 de ce chapitre.

⁶ Bellacicco, M., Cornec, M., Organelli, E., Brewin, R. J. W., Neukermans, G., Volpe, G., ... Pitarch, J. (2019). Global Variability of Optical Backscattering by Non-algal particles From a Biogeochemical-Argo Data Set. *Geophysical Research Letters*, 46(16), 9767–9776. <https://doi.org/10.1029/2019GL084078>

Terrats, L., Claustre, H., Cornec, M., Mangin, A., Neukermans, G. Detection of coccolithophore blooms with BioGeoChemical-Argo floats. *Accepted in Geophysical Research Letters*

La méthode de détection des DCMs et de leur typologie développée pour qualifier les profils de Fchl_a et du coefficient de rétrodiffusion particulaire (b_{bp}), estimateurs bio-optiques respectifs de la [Chl_a] et du carbone organique particulaire (POC), est présentée dans la section 6 de ce chapitre.

Un atlas de tourbillons de mésoéchelle (TOEddies) détectés à partir de cartes satellites de Topographie Dynamique Absolue (ADT) a également été utilisé pour co-localiser les profils de la base BGC-Argo avec la présence de tourbillons dans les chapitres 3 et 4. Le principe de la méthode de détection des tourbillons méso-échelles (issue de Laxenaire et al., 2018) est détaillé dans la section 7 ci-dessous.

Enfin, le modèle de production primaire de Morel (1991) utilisé dans le chapitre 5 est résumé dans la section 8 de ce chapitre.

2.2 Régionalisation de l’océan global

Pour étudier la distribution des DCMs à l’échelle régionale, et afin d’appliquer des corrections spécifiques à certains paramètres mesurés selon les domaines océaniques, les profils de la base de données globale BGC-Argo ont été groupés dans 28 régions différentes (**Figure 10**). Cette classification s’est basée sur des critères géographiques, trophiques, ou hydrologiques, et de façon à ce que chaque région intègre au moins une année complète de mesures. Des zones ont ainsi été définies sous forme de « cadres » géographiques (*i.e.* rectangles délimités par quatre coordonnées géographiques) puis ont été ajustées selon les propriétés physiques de la colonne d’eau pour affiner la distinction des profils entre régions voisines lorsque nécessaire (**Table 1**).

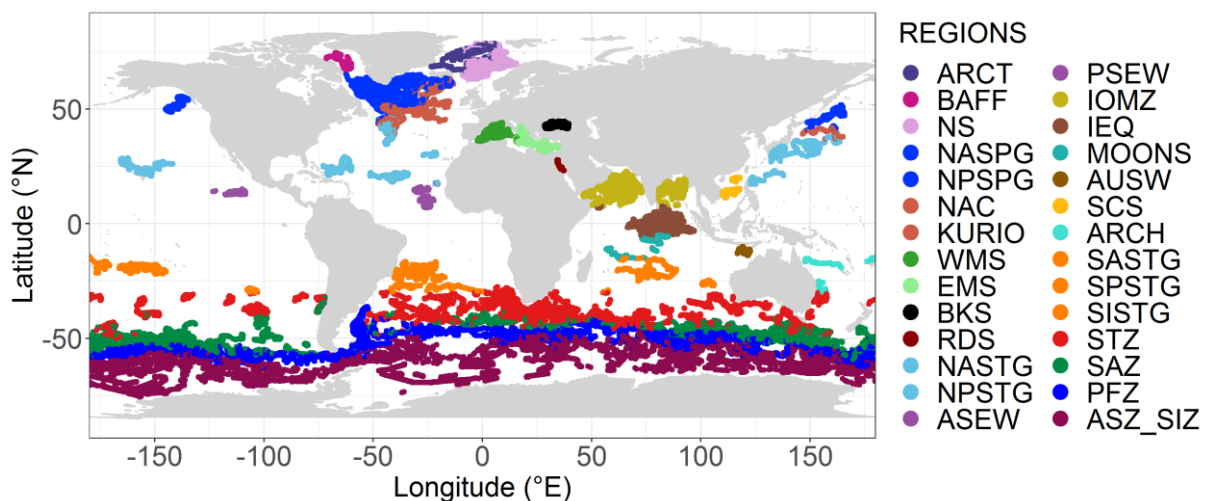


Figure 10. Régionalisation des profils BGC-Argo basée sur les critères présentés dans la Table 1.

L'échantillonnage couvre quatre mers fermées et semi fermées : la mer Noire (« Black Sea », BKS), la mer Rouge (« Red Sea », RDS), la mer de Chine (« South Chinese Sea », SCS), et les deux bassins ouest et est de la mer Méditerranée (« Western and Eastern Mediterranean Sea », WMS et EMS). La division de la mer Méditerranée en deux bassins (au niveau du détroit de Sicile) se base sur l'observation d'un gradient trophique des eaux de surface qui décroît vers l'Orient, et des différences quant aux caractéristiques des DCMs (Estrada et al., 1993; Mignot et al., 2014; Barbieux et al., 2019). Les flotteurs des mers ouvertes au nord de l'Europe (mer de Norvège, mer de Barents, et mer du Groenland) ont été groupées dans une catégorie appelée mers du Nord (« Northern Seas », NS). La baie de Baffin (« Baffin Bay », BAFF), située entre le Groenland et le Canada, constitue une région indépendante. Des cartes de climatologies annuelles de [Chl_a] de surface estimée par télédétection (cartes annuelles de [Chl_a] L3 produites par l'Ocean Colour-Climate Change Initiative (OCCCI) v4.0 à partir des observations de MERIS, MODIS, VIIRS and SeaWiFs, à une résolution de 4x4-km ; <ftp://oc-cci-data:ELaiWai8ae@oceancolour.org/occci-v4.2/>) ont permis de définir des zones pour chacun des cinq gyres subtropicaux oligotrophes, sur la base du critère seuil d'oligotrophie de 0.1 mg de Chl_a.m⁻³ (Antoine et al., 1996). Cette méthode a permis de définir cinq gyres subtropicaux : les gyres nord et sud de l'océan Atlantique et de l'océan Pacifique, et le gyre subtropical de l'océan Indien (« North Atlantic Subtropical Gyre », NASTG ; « South Atlantic Subtropical Gyre », SASTG ; « North Pacific Subtropical Gyre », NPSTG ; « South Pacific Subtropical Gyre », SPSTG, et « South Indian Subtropical Gyre », SISTG). Deux cadres (entre 0 et 15°N) ont été appliqués pour les zones subéquatoriales est de l'océan Atlantique et de l'océan Pacifique Nord (« Atlantic and Pacific Subequatorial Waters » ASEW et PSEW). Les deux baies au nord de l'océan Indien (baie de Bengale et mer d'Arabie) ont été groupées sous le terme zones de minimum d'oxygène de l'océan Indien (« Indian Oxygen Minimum Zones », IOMZ), en raison du caractère hypoxique de leurs couches de subsurface. Trois zones ont été déterminées pour les eaux à l'ouest de l'Indonésie et de l'Australie en suivant la régionalisation de Longhurst (2007) : les eaux Indiennes équatoriales (IEQ) au sud du cap Comorin, les eaux intermédiaires situées entre la zone équatoriale et la SISTG, impactées par la mousson (« Monsoons Zones », MOONS), et les eaux aux larges des côtes ouest Australiennes (« Australian Waters », AUSW). Les flotteurs aux environs de l'archipel de la Nouvelle Calédonie ont été regroupés sous l'appellation Archipelagos (ARCH). Les profils de température des flotteurs ont permis d'affiner la régionalisation dans les hautes latitudes en se basant sur les différentes propriétés hydrologiques des masses d'eau. L'océan Austral a ainsi été divisé en quatre sub-régions selon les propriétés des fronts de température (Gray et al.,

2018) : la zone subtropicale caractérisée par une température à 100 m supérieure à 11°C (« Subtropical Zone », STZ), la zone sub-Antarctique (« Sub-Antarctic Zone », SAZ) avec une température à 400 m supérieure à 5°C, la zone du Front Polaire (« Polar Frontal Zone », PFZ) avec une température minimale supérieure à 2°C dans les 200 premiers mètres, et une zone regroupant la zone Sud-Antarctique et la zone de glace saisonnière (« Antarctic Southern Zone » et « Seasonal Ice Zone » pour ASZ and SIZ). Les eaux de la dérive Nord Atlantique (« Nord Atlantique Current », NAC, température à 100 m comprise entre 8 et 17.5°C) et les eaux du courant du Kuroshio (KURIO, température à 100 m comprise entre 7.5 et 15°C) ont été isolées des gyres subtropical et subpolaire, respectivement dans l’océan Atlantique et dans l’océan Pacifique (G. Reverdin, comm. pers.). Dans l’Atlantique Nord, les eaux Arctiques (ARCT) ont été séparées des zones NASPG et NS par un critère de température à 100 m inférieur à 3°C (G. Reverdin, comm. pers.). Ces dernières distinctions (NAC, KURIO, et ARCT) ont été testées sur l’ensemble des profils de température Argo de l’océan Atlantique et de l’océan Pacifique au-dessus de 35°N.

Table 1. Principaux critères pour la délimitation géographique des 28 régions de l’océan global.

<i>Région</i>	<i>Limite Longitude</i>	<i>Limite Latitude</i>	<i>Conditions supplémentaires</i>
BAFF ₁	-50 < Lon < -72	65 < Lat < 70	
BAFF ₂	-80 < Lon < -50	70 < Lat < 80	
NAPSG	-65 < Lon < -12.5	50 < Lat < 65	
NPSPG	Lon < -100	45 < Lat	
NS	-12.5 < Lon < 20	60 < Lat < 80	
NASTG	-75 < Lon < -20	17.5 < Lat < 32.5	[Chla] < 0.1 mg.m ⁻³
NAC	-80 < Lon < -10	30 < Lat < 65	T ₁₀₀ > 8°C & T ₁₀₀ < 17.5°C
ARCT		Lat < 65	T ₁₀₀ < 3°C
NPSTG	-175 < Lon < -140	17.5 < Lat < 32.5	[Chla] < 0.1 mg.m ⁻³
KURIO	Lon < -120	0 < Lat < 65	T ₁₀₀ > 7.5°C & T ₁₀₀ < 15°C
ASEW	-35 < Lon < -10	0 < Lat < 17.5	
PSEW	-140 < Lon < -100	0 < Lat < 17.5	
SPSTG	-180 < Lon < -90	-30 < Lat < -14	[Chla] < 0.1 mg.m ⁻³
SASTG	-45 < Lon < 0	-30 < Lat < -15	[Chla] < 0.1 mg.m ⁻³

SISTG	$50 < Lon < 110$	$-30 < Lat < -15$	$[Chla] < 0.1 \text{ mg.m}^{-3}$
IEQ	$40 < Lon < 100$	$-5 < Lat < 7.5$	
MOONS	$50 < Lon < 110$	$-15 < Lat < -5$	
IOMZ	$43 < Lon < 100$	$7.5 < Lat < 24$	
WMS ₁	$-5 < Lon < 6$	$35 < Lat < 43$	
WMS ₂	$5 < Lon < 16$	$35 < Lat < 45$	
EMS ₁	$16 < Lon < 22.5$	$30 < Lat < 45$	
EMS ₂	$22.5 < Lon < 35$	$30 < Lat < 40$	
EMS ₃	$12 < Lon < 15.5$	$41 < Lat < 46$	
EMS ₄	$10 < Lon < 10.5$	$30 < Lat < 37.5$	
BKS	$26.67 < Lon < 42.5$	$40.98 < Lat < 47.35$	
RDS	$32.78 < Lon < 42.4$	$10.78 < Lat < 30.86$	
AUSW	$110 < Lon < 160$	$-30 < Lat < -7$	
SCS	$100 < Lon < 120$	$0 < Lat < 24$	
ARCH	$142 < Lon < 180$	$-30 < Lat < -5$	
STZ		$Lat < -30$	$T_{100} > 11^{\circ}\text{C}$
SAZ		$Lat < -30$	$T_{100} < 11^{\circ}\text{C} \ \& \ T_{400} > 5^{\circ}\text{C}$
PFZ		$Lat < -30$	$T_{400} < 5^{\circ}\text{C} \ \& \ \min(T_{0_200}) > 2^{\circ}\text{C}$
ASZ_SIZ		$Lat < -30$	$\min(T_{0_200}) < 2^{\circ}\text{C}$

2.3 Préparation de la base de données BGC-Argo

Dans cette section, les données de 505 flotteurs BGC-Argo ont été traités, totalisant 75 473 profils verticaux concomitants de $Fchl_a$ et b_{bp} dans l'océan global entre 2010 et 2019. Le déploiement croissant des flotteurs BGC-Argo et la mise à disposition en temps quasi-réel des mesures représentent une grande avancée à la fois dans la quantité d'informations échantillonnée dans l'océan global, mais aussi dans l'accessibilité des données à la communauté scientifique (et au grand public). Néanmoins, ce flux de données continu nécessite une étape de contrôle de leur qualité ainsi que l'application de corrections adaptées aux différentes mesures, et/ou à la conversion des mesures bio-optiques en variables biogéochimiques. Une partie des corrections est appliquée en temps réel sur les profils (« Near Real Time », NRT), en attendant le traitement différé (« Delayed Mode », DM) (**Fig. 11**) qui est effectué par un expert de la variable concernée ou d'une région donnée. Les mesures des flotteurs, transmises par satellite, sont collectées dans un premier temps par les 11 DACs dont le rôle est de décoder et d'appliquer les corrections en NRT. Ces données sont ensuite rassemblées dans les deux « Global Data Argo Centers » (GDACs, Coriolis en Europe et U.S. GODAE aux Etats-Unis) qui assurent la synchronisation et la distribution des données en ligne notamment via FTP. L'équipe des « Argo Data Manager » (ADMT) travaille pour établir des protocoles de corrections et de traitements des différents paramètres biogéochimiques sur la base de consensus techniques et scientifiques. Cet effort commun vise à fournir aux utilisateurs des données scientifiquement validées et interopérables. Actuellement, plusieurs protocoles de traitement des données sont encore à l'état de développement, et l'implémentation de certaines méthodes de correction ou étapes de traitement différent selon les DACs. C'est notamment le cas pour le traitement de la $Fchl_a$. Une étape préalable de contrôle de la qualité des profils et d'homogénéisation de la chaîne de traitement de la $Fchl_a$ sur l'ensemble de la base BGC-Argo a donc été nécessaire pour obtenir des profils interopérables.

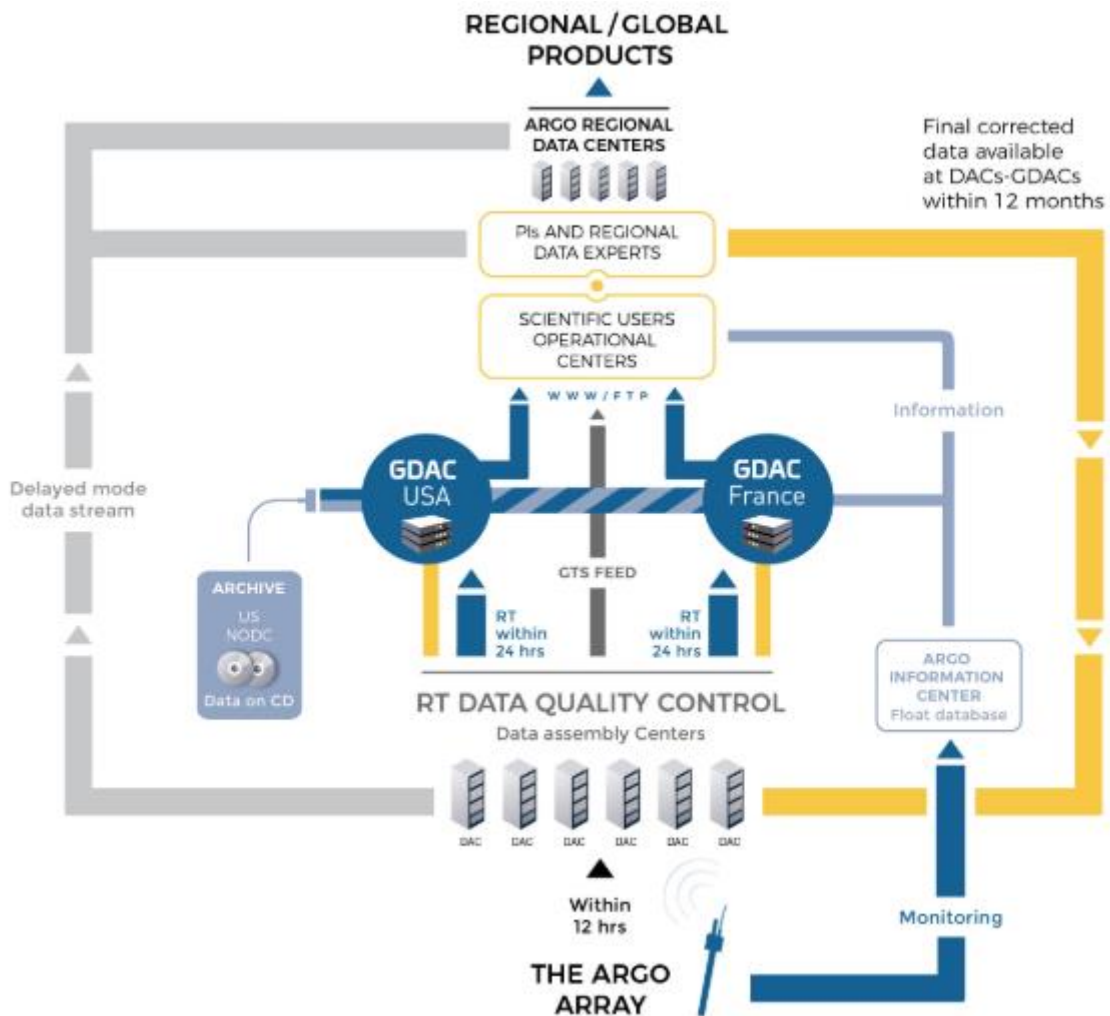


Figure 11. Schéma du circuit de traitement des données Argo entre les différents centres et groupes de collecte, de traitement, d'analyse, et de distribution. *Source : Euro-Argo ERIC.*

2.3.1 Qualification de la base de données

Afin d'obtenir un jeu de données qualifié, un contrôle visuel de chaque profil vertical des paramètres physiques et biogéochimiques a été réalisé. Cette étape de qualification des données a permis d'identifier les profils anormaux, inutilisables pour la suite de l'étude (**Fig. 12**). Les anomalies peuvent se manifester ponctuellement (sur un profil), affecter une partie des profils, voire même l'ensemble de la série temporelle. Cinq types d'anomalies techniques ponctuelles dues à un dysfonctionnement du capteur ont pu être identifiés par contrôle visuel : (1) inversion de densité liée à une anomalie sur le profil de salinité (dysfonctionnement de la pompe de la CTD), (2) mesures bruitées, (3) mesures bruitées suite à un changement dans la

résolution verticale de mesures, (4) décalage de la gamme de valeurs du profil et (5) saturation des mesures.

Les anomalies affectant plusieurs profils consécutifs se traduisent souvent par une dérive, positive ou négative, sur l'ensemble de la gamme de mesures d'un paramètre au cours du temps. Cette dérive peut être d'origine instrumentale (*i.e.* « vieillissement » du capteur) ou liée au dépôt et à la prolifération d'organismes à la surface des capteurs (*i.e.* « biofouling »). Certaines dérives peuvent être corrigées, dépendamment de l'importance de la contamination du signal et de la linéarité de la dérive. Finalement, plus de 4000 profils anormaux ont ainsi été identifiés et reportés au DACs afin d'améliorer la qualité de la base de données BGC-Argo disponible en ligne.

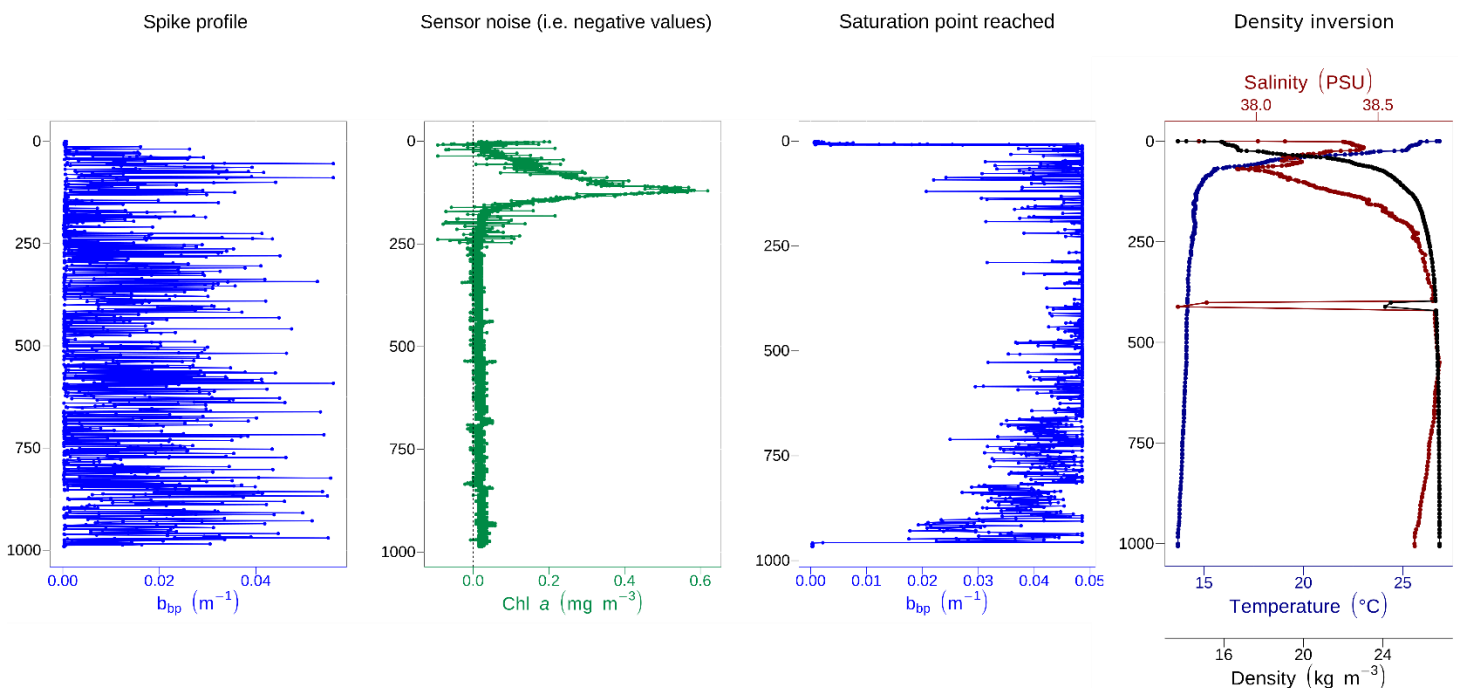


Figure 12. Exemples de profils de mesures présentant des anomalies d'origine technique.
Crédit : L.Terrats

Certains profils particuliers ont également été exclus de la base de données bien qu'ils ne présentent pas d'anomalies de mesures. C'est le cas des profils présentant une signature nette de la présence d'organismes zooplanctoniques. Sur les capteurs bio-optiques (*i.e.* ECO-Triplet comprenant la Fchl_a, le b_{bp} , et la matière organique colorée dissoute, CDOM), la présence de zooplancton peut s'illustrer par l'apparition de pics dans les valeurs du profil (*i.e.* « spikes », **Fig. 13**) apparaissant de manière simultanée pour les trois paramètres (Haëntjens et al., 2020). Bien que ces signatures puissent être facilement identifiées et distinguables des DCMs, les profils concernés ont été isolés de la base de données, et ont servi à tester la méthode de

détection des DCMs développée dans cette étude (en vérifiant qu'elle n'était pas sensible à ces pics). Pour les mêmes raisons, les profils avec une forte influence côtière, souvent marquée par l'augmentation du b_{bp} en profondeur, ont également été écartés. Les profils avec moins de quinze points de mesure ont été supprimés, ne pouvant être exploités par la suite.

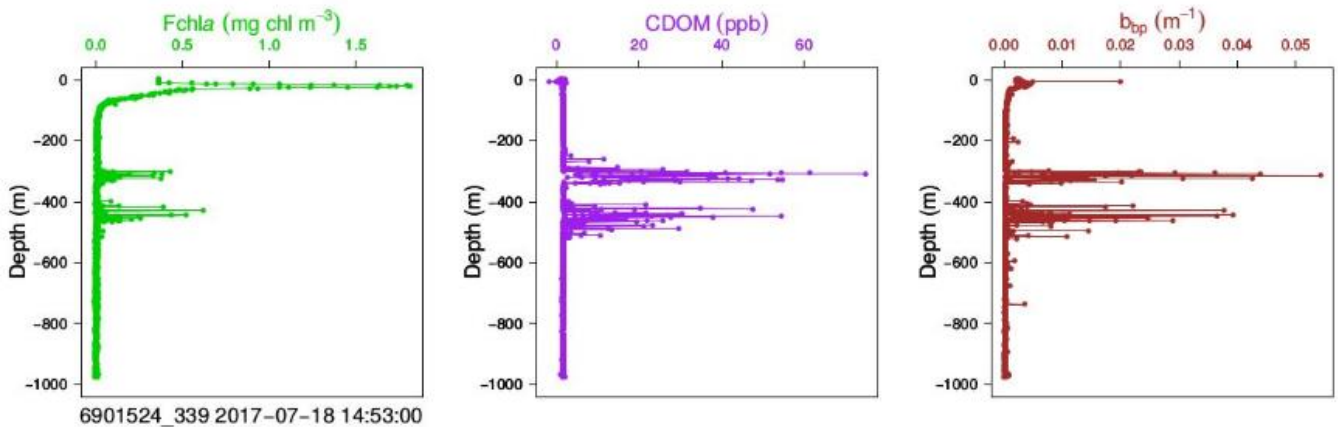


Figure 13. Exemples de profils de (de gauche à droite) [Chl a], b_{bp} , et CDOM présentant une signature zooplanctonique.

2.3.2 Traitement des profils de Fchl a

Certaines étapes du protocole officiel BGC-Argo de traitement des données de la Fchl a pour en dériver la [Chl a] sont actuellement en développement, ou ne sont pas appliquées de façon homogène par les différents DACs. Les profils de [Chl a] ont donc été totalement recorrigés et recalibrés depuis les mesures brutes de Fchl a .

La chaîne de traitement de la Fchl a se décompose en 4 étapes : (1) application d'une valeur de compensation (« offset »), (2) suppression des valeurs aberrantes, (3) correction d'une potentielle dérive, (4) correction du *quenching* non photochimique (NPQ pour « Non Photochemical Quenching »), et (5) application d'un facteur de correction de la relation Fchl a :[Chl a]. Certaines étapes ont été modifiées par rapport au protocole officiel BGC-Argo de la chaîne de traitement (Schmechtig et al., 2018) selon leur pertinence pour cette étude. La procédure recommandée par l'ADMT préconise de retirer les « spikes » négatifs (valeur significativement différente des précédentes et des suivantes en utilisant une médiane filtrante sur cinq points) des profils de Fchl a . Cette étape a été retirée de la séquence de traitement, car il a été noté qu'elle peut éliminer des valeurs correctes, notamment sur les profils de faibles

résolutions verticales. Cette étape sera d'ailleurs bientôt retirée de manière officielle par l'ADMT du protocole de traitement de la Fchl_a (C. Schmechtig, comm. Pers.).

(1) La valeur de compensation remplace l'« offset » des fabricants qui est spécifique à chaque capteur. Elle permet d'ajuster les valeurs du profil de Fchl_a en se basant sur les valeurs les plus profondes (entre 1000 et 2000 m). La concentration en [Chl_a] y est généralement très faible, en raison de l'incapacité du phytoplancton à se développer dans la zone bathypélagique. Dans la majorité des cas, la valeur de compensation est estimée en calculant la médiane des valeurs de la Fchl_a mesurées entre la profondeur maximale du profil et les 50 m qui la précèdent (Schmechtig et al., 2018).

Des estimations régionales de la valeur de compensation ont été ajoutées à la procédure, dans le cas où la méthode générale n'est pas applicable. La mer Noire et les gyres subtropicaux sont caractérisés en profondeur par une concentration importante de CDOM (Claustre et al., 2008; Xing et al., 2017). La CDOM est caractérisée par une fluorescence similaire à celle de la Fchl_a. Elle est donc susceptible de contaminer le signal de la Fchl_a (Proctor & Roesler, 2010; Röttgers & Koch, 2012). Dans ces régions, l'accumulation de CDOM en profondeur entraîne une surestimation des valeurs de Fchl_a qui augmente avec la profondeur, ce qui empêche le calcul d'une valeur de compensation basée sur les valeurs de fonds. Xing et al. (2017) ont développé une méthode de correction qui considère la valeur de la profondeur maximale du profil comme valeur de compensation. Ils font l'hypothèse que cette valeur correspond à une concentration nulle en [Chl_a] : les valeurs de Fchl_a mesurées sous cette profondeur sont donc ramenées à zéro. Cette correction a été appliquée aux profils de la BKS, et des cinq zones STG correspondant aux gyres subtropicaux.

En plus d'une augmentation de la Fchl_a en profondeur (Broenkow et al., 1983; Breves et al., 2003), les régions qui présentent un minimum d'oxygène (IOMZ) et la région subéquatoriale nord du Pacifique (PSEW) peuvent présenter un second pic de [Chl_a] lié à la présence de phytoplancton. Ce pic plus profond est souvent moins intense que le pic principal (Goericke et al., 2000; Lavin et al., 2010). Wojtasiewicz et al. (2020) ont développé une méthode qui préserve ce second pic, dans le cas où le minimum absolu du profil serait localisé entre les pics inférieurs et supérieurs (Fig.14). Cette méthode se base dans un premier temps sur la détection d'un pic secondaire par le calcul du coefficient de variation des valeurs de Fchl_a sous la profondeur correspondant au minimum de Fchl_a du profil. Lorsque le coefficient est supérieur à 0.5 (valeur adaptée au jeu de données global), la présence d'un deuxième pic de Fchl_a est confirmée, et un second minimum est identifié entre le second pic et la fin du profil. Les valeurs sont mises à zéro à partir de ce second pic jusqu'à la fin du profil.

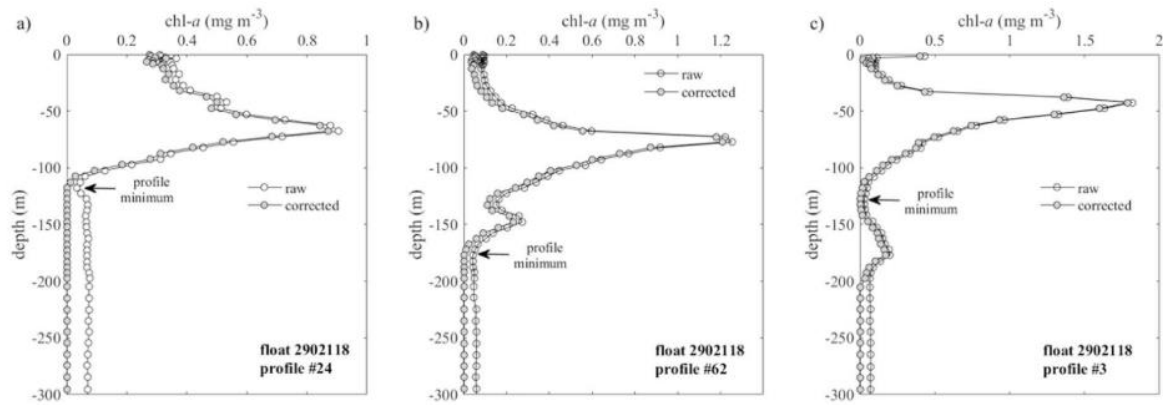


Figure 14. Exemples de profils présentant (a,b,c) une augmentation de Fchl_a en profondeur et (b,c) un pic secondaire. *Source : Wojtasiewicz et al.(2020).*

Une correction supplémentaire a été développée pour les zones caractérisées par des convections profondes hivernales pouvant être observées dans les régions de la mer du Labrador (NPSPG) ou le bassin ouest de la mer Méditerranée (WMS). Les épisodes de mélanges verticaux en hiver peuvent impacter les valeurs de Fchl_a jusqu'à plus de 2000 m de profondeur (Lilly et al., 1999; Durrieu De Madron et al., 2013). Le mélange peut en effet exporter des cellules phytoplanctoniques physiologiquement actives plus loin que la profondeur maximale de mesure du flotteur. Afin de ne pas considérer ces valeurs de Fchl_a associées à des cellules actives comme référence pour calculer la valeur de compensation, une valeur de compensation « virtuelle » a été estimée pour ces profils. Une régression linéaire multiple a été appliquée sur les médianes des valeurs de [Chl_a] pour chaque profil entre 1950 et 2000 m sur l'ensemble de la série temporelle du flotteur en fonction du temps. Les anomalies de Fchl_a liées à la convection profonde ont été identifiées comme les profils où les résidus excèdent le 85^{ème} percentile par rapport à la régression linéaire multiple. Les profils de Fchl_a associés à une profondeur de couche de mélange (MLD) estimée à plus de 600 m sont corrigés d'une valeur de compensation calculée à partir des coefficients de la régression linéaire multiple à la date du profil.

(2) Seules les valeurs de Fchl_a comprises entre -0.1 et 50 mg Chl_a m⁻³ sont estimées valides pour des interprétations biogéochimiques (Schmechtig et al., 2018 ; Antoine et al., 1996). Les valeurs n'appartenant pas à cet intervalle sont considérées comme aberrantes et retirées des profils.

(3) Lorsque les flotteurs présentent une dérive dans leur série temporelle (identifiée sur les médianes des valeurs de *Fchl_a* entre 1950 et 2000 m, Organelli et al., 2017), la linéarité de la contamination du signal est évaluée par une régression linéaire de la médiane des valeurs profondes en fonction du temps. Si la dérive est rectifiable (coefficient de corrélation de la régression supérieur à 0.7), chaque profil de *Fchl_a* est corrigé d'un « offset » calculé à partir des coefficients de la régression à la date du profil.

(4) Le NPQ est un mécanisme de protection déployé par les organismes photosynthétiques pour se protéger d'un éclaircissement trop intense susceptible d'endommager la cellule (D. A. Kiefer, 1973). Il permet aux cellules de dissiper l'énergie excédentaire par vibration moléculaire (émission de chaleur). Le NPQ, souvent maximal en surface au midi solaire, se traduit par une réduction du signal mesuré de *Fchl_a* dans la couche affectée qui ne correspond pas à une réelle diminution de la [*Chl_a*]. Le NPQ est ainsi susceptible de générer des maximums de subsurface dans les profils de *Fchl_a*, et ainsi former des DCMs « virtuels » n'entrant pas dans la catégorie des maxima profonds phytoplanctoniques tels que définis dans cette étude. L'application d'une correction précise du NPQ est donc ici fondamentale. La correction implémentée dans la base de données BGC-Argo se base sur la méthode de Xing et al. (2012; X12 ci-dessous) qui suppose que sans le phénomène de NPQ, la [*Chl_a*] est homogène au sein de la couche de mélange. Le choix a été fait d'utiliser une méthode plus récente (Xing et al., 2018; XB18) qui prend en compte un seuil minimal d'éclaircissement nécessaire au déclenchement du NPQ. Pour les profils de *Fchl_a* ayant été mesurés en concomitance avec des profils de PAR, deux corrections différentes sont appliquées selon la présence ou non d'un DCM. Dans le cas où la couche de mélange est moins profonde que la profondeur euphotique (Z_{eu} , correspondant à la profondeur où le PAR équivaut à 1% de la valeur du PAR de surface), et avec la présence d'un DCM, la méthode XB18, basée sur une fonction sigmoïde, est appliquée :

$$XB18(z) = \begin{cases} FChla(z) / \left(0.092 + \frac{0.908}{\left(1 + \left(\frac{iPAR(z)}{261} \right) \right)} \right)^{2.2} & (z \geq 10m) \\ XB18(z = 10m) & (z < 10m) \end{cases}$$

Dans les autres cas, la méthode X12+, une version approfondie de la méthode de Xing et al. (2012), est appliquée. Elle considère la profondeur maximale à laquelle le NPQ a un effet comme étant le minimum entre la profondeur de la couche de mélange et l'isolume de $15 \mu\text{mol quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Z_{iPAR15}):

$$Z_{X12+} = z \left(FChla = \max(FChla(z \leq \min(MLD, Z_{iPAR15}))) \right)$$

$$FChla(Z_{X12+}) = \max \left(FChla(z \leq \min(MLD, Z_{iPAR15})) \right)$$

$$X12 + (z) = \begin{cases} Fchla(Z_{X12+}) & (z \leq Z_{X12+}) \\ FChla(z) & (z > Z_{X12+}) \end{cases}$$

Dans les cas où les mesures de PAR ne sont pas réalisées simultanément aux mesures de Fchla, la méthode P18 est utilisée : un profil de PAR est estimé à partir d'une relation de loi puissance empirique en fonction de la Fchla :

$$K_d(PAR) = 0.0232 + 0.074 [Chla]^{0.674}$$

$$Z_{eu} = z \left(\exp \left(- \int_0^z K_d(PAR) dz \right) = 0.01 \right)$$

$$Z_{P18} = z \left(FChla = \max \left(FChla(z \leq \min(MLD, Z_{eu})) \right) \right)$$

$$FChla(Z_{P18}) = \max \left(FChla(z \leq \min(MLD, Z_{eu})) \right)$$

$$P18(z) = \begin{cases} Fchla(Z_{P18}) & (z \leq Z_{P18}) \\ FChla(z) & (z > Z_{P18}) \end{cases}$$

(5) Les profils de Fchla sont finalement divisés par un facteur 2 pour obtenir les profils de [Chla], et pallier à la surestimation de la [Chla] à partir des fluorimètres Wet-Labs déployés sur les flotteurs. Cette valeur correspond au ratio moyen Fchla:[Chla] observé entre les valeurs de Fchla mesurées puis calibrées par les coefficients renseignés par les fabricants et des mesures de [Chla] de référence effectuées par HPLC (« High Performance Liquid Chromatography ») sur une base de données globale (Roesler et al. 2017).

2.3.3 Traitement des profils de b_{bp}

Le traitement des profils de b_{bp} a été appliqué tel que recommandé par l'ADMT (Schmechtig et al., 2019), avec notamment l'exclusion des valeurs aberrantes (hors de la gamme de valeurs [-0.000025, 0.1] m^{-1}). Cependant, pour la même raison que pour les profils de [Chla], l'étape de suppression des « spikes » négatifs a été retirée.

Une étape supplémentaire de correction des séries temporelles a été appliquée de façon similaire à la Fchla en cas de dérive, et les profils de moins de quinze mesures ont également été retirés.

2.4 Estimation des profils de PAR

Malgré l'implémentation progressive des capteurs d'éclairement sur les flotteurs, la majorité des profils bio-optiques pris en compte dans cette étude n'incluent pas de mesures concomitantes de PAR et de [Chla] (**Fig. 15**). Or le PAR est un paramètre essentiel dans cette étude qui vise à comprendre l'impact de l'éclairement sur le DCM. Des profils de PAR ont donc été estimés en combinant un modèle estimant le PAR de surface (de Gregg & Carder, 1990) avec un coefficient d'atténuation de la lumière estimé à partir d'une relation bio-optique avec la [Chla] (adaptée de Morel et al., 2007b), et d'une estimation de la couverture nuageuse.

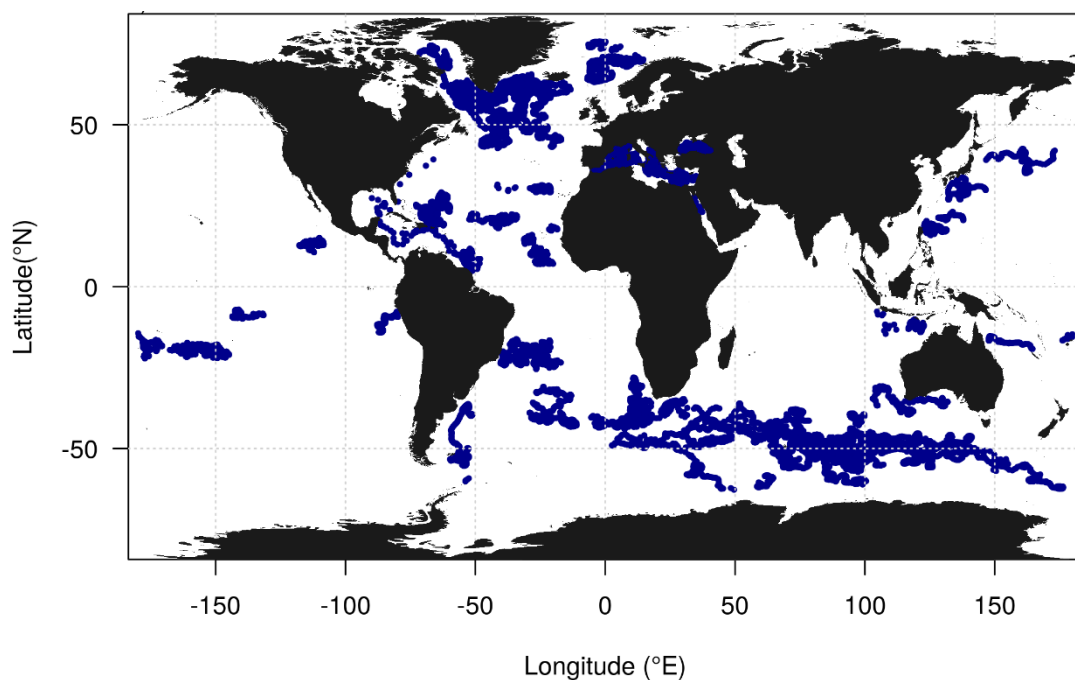


Figure 15. Carte des profils de PAR et d'éclairement descendant concomitants aux profils de [Chla] et b_{bp} mesurés par les flotteurs BGC-Argo. *Crédit : R. Sauzède*

2.4.1 Adaptation d'une méthode d'estimation du $K_d(\text{PAR})$ à partir des profils de [Chla]

Morel et al. (2007) ont défini des relations permettant de relier mathématiquement l'atténuation de la lumière ($K_d(\text{PAR})$) à partir de la [Chla] présente dans la colonne d'eau. Ces relations sont fondées sur le phénomène d'atténuation de la lumière par les cellules phytoplanctoniques. Prenant en compte la variabilité du ratio $F_{chla}:[Chla]$ (Roesler et al., 2017), la relation globale reliant le coefficient d'atténuation diffuse à 490 nm, $K_d(490)$ à la [Chla] a été réévaluée à l'échelle régionale en utilisant les données des 176 flotteurs mesurant de manière concomitante le PAR, l'éclairement descendant à 490 nm ($E_d(490)$) et la [Chla]

(Fig. 15). Pour chaque série temporelle, seuls les profils qui présentent un DCM et qui ont terminé leur remontée autour du midi solaire ont été conservés. Pour chacune des trois variables (*i.e.* PAR, $E_d(490)$, et [Chla]) un profil moyen a été calculé à partir des séries temporelles et après interpolation des valeurs sur une résolution de 1 m. Un profil moyen $K_d(490)$ a été déduit du profil $E_d(490)$. La partie de l'atténuation associée à la matière organique ($K_{bio}(490)$) a ensuite été extraite de $K_d(490)$ (Morel & Maritorena, 2001) :

$$K_{bio}(490) = K_d(490) - K_w(490)$$

$K_w(490)$ étant le coefficient d'atténuation diffuse de l'eau de mer pure (égal à 0,0166 ; Morel et al., 2007). Les coefficients a et b de la loi puissance reliant le $K_{bio}(490)$ avec la [Chla] (Morel, 1988) ont ensuite été calculés pour chacun des flotteurs :

$$K_{bio}(490) = a[Chla]^b$$

Cette relation a été établie pour une couche limitée entre les profondeurs correspondant à 10 % et 1 % de la valeur moyenne du PAR en surface. Restreindre le calcul de la relation à cette couche verticale permet de ne pas intégrer la variabilité du K_{bio} et de la [Chla] présente dans la couche de surface, et dans les couches plus profondes. Dans la couche de surface, le « wave focusing » peut affecter le K_{bio} , et la variabilité de la correction du NPQ. Dans les couches plus profondes, le signal du K_{bio} peut être impacté par la contribution de particules non photosynthétiques. Enfin, des coefficients moyens A et B ont été calculés à partir des séries temporelles présentant une relation du K_{bio} en fonction de la [Chla] avec un coefficient de détermination (r^2) supérieur à 0,5 et par groupes de régions (c'est-à-dire « Shallow Zones, SHAZ ; « Deep Acclimation Zones », DAZ ; « Deep Biomass Zones », DBZ ; et « Ghost Zones », GHZOZ et pour les régions spécifiques de la mer Noire, BKS ; de la baie de Baffin, BAFF ; de la mer Rouge, RDS, voir détails chapitre 3, section 3, **Fig. 16**). Ces coefficients régionaux ont permis d'estimer le $K_{bio}(490)$ à partir des profils de [Chla]. Le $K_d(490)$ a été ensuite estimé à partir du $K_{bio}(490)$, puis converti en $K_d(PAR)$ en utilisant la relation de Morel et al (2007) :

$$K_d(PAR) = 0.0665 + 0.874K_d(490) - 0.00121[K_d(490)]^{-1}$$

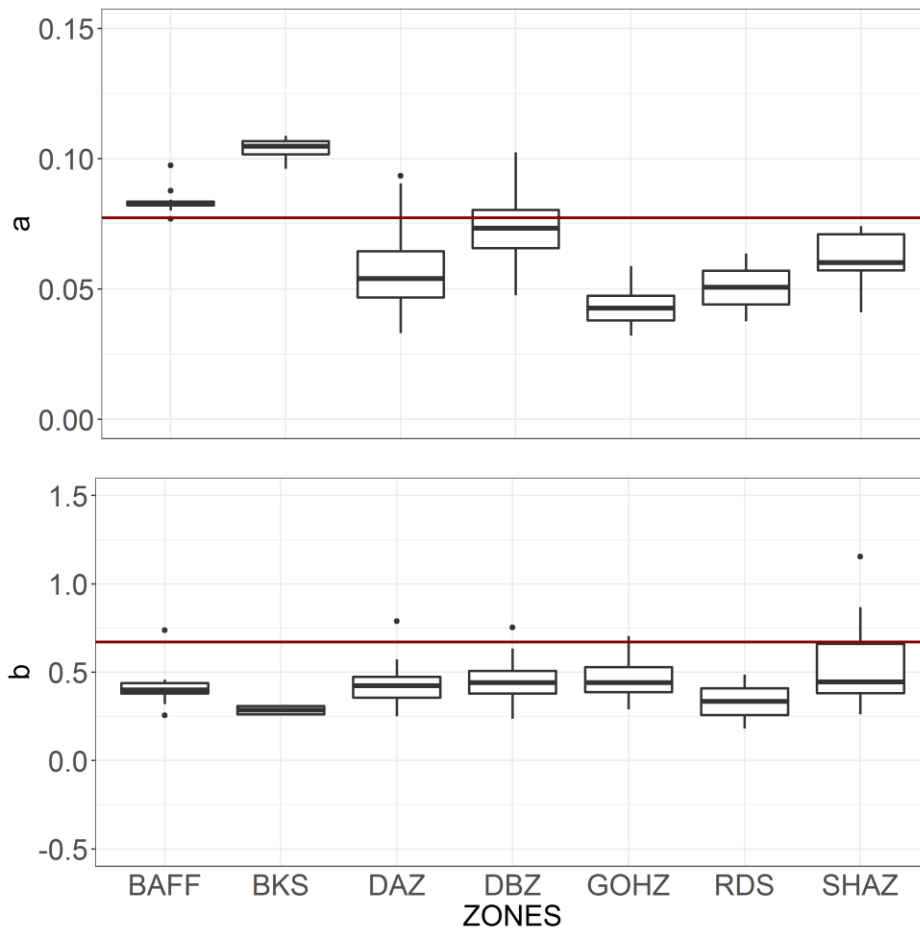


Figure 16. Diagramme des quartiles des coefficients a et b de la relation loi puissance du K_{bio} en fonction de la $[Chla]$ par groupes de régions. La ligne rouge correspond aux valeurs des coefficients de Morel (2007).

2.4.2 Estimation d'un facteur de couverture nuageuse régional et latitudinal

Le modèle développé par Gregg et Carder (1990) se base sur un éclaircissement par ciel clair, autrement dit, sans interférence du rayonnement solaire avec la présence éventuelle de nuages dans l'atmosphère. Hors, la couverture nuageuse ou le passage épisodique de nuages influent sur la qualité et la quantité de lumière disponible pour le phytoplancton (Banse, 1987). Afin d'intégrer ces variables dans l'estimation des profils de PAR (**Fig. 17**), des coefficients de correction de la couverture nuageuse ont été calculés pour les flotteurs équipés de capteurs mesurant le PAR selon la méthode de Lacour et al., (2017). Cette dernière calcule une différence moyenne ente le profil de PAR mesuré par le flotteur et le profil de PAR estimé à partir du modèle de Gregg & Carder (1990). Ces coefficients ont été moyennés mensuellement par

bandes latitudinales de 10°. Les valeurs manquantes ont été obtenues par interpolation linéaire (à la fois sur les douze mois de l'année et sur la latitude).

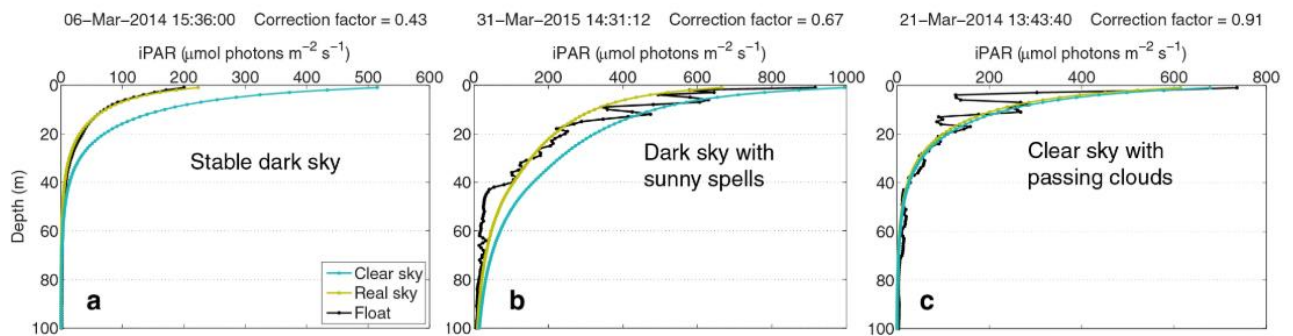


Figure 17. Exemples de profils de PAR mesurés par les flotteurs et estimés par le modèle de Gregg et Carder (1990), dans le cas de couverture nuageuse stable (a), de couverture nuageuse couplée avec le passage de nuages (b), et de ciel clair avec le passage de nuages. *Source : Lacour et al. (2017).*

2.5 Estimation des profils de nitrates et des variables associées

Similairement au PAR, connaître la distribution verticale de la concentration en nitrates est essentiel pour comprendre le contexte environnemental permettant la présence d'un DCM. Bien que certains flotteurs soient équipés de capteurs de nitrates, leur nombre reste encore limité. Les protocoles de traitement des profils de nitrates sont par ailleurs encore inégalement appliqués selon les DACs, et nécessitent des corrections en « Delayed Mode ».

La majorité des flotteurs BGC-Argo est équipée de capteurs qui mesurent la concentration en oxygène dissous (O_2 , **Fig.18**) dont les mesures sont traitées par des protocoles plus avancés que ceux des nitrates. Grâce aux récents développements d'algorithmes de transfert entre certains paramètres mesurés couramment par les flotteurs, dont la concentration en O_2 et les nitrates, il est possible d'estimer pour les flotteurs équipés d'optode la concentration en nitrates avec une précision de $0.68 \mu\text{mol kg}^{-3}$ (Sauzède et al., 2017; Bittig et al., 2018). A partir de l'estimation de ces profils de nitrates « virtuels », la nitracline (Z_{Nit}) et la pente de la nitracline (m_{Nit}) qui sont deux paramètres fréquemment utilisés dans l'étude des DCMs ont pu être calculés.

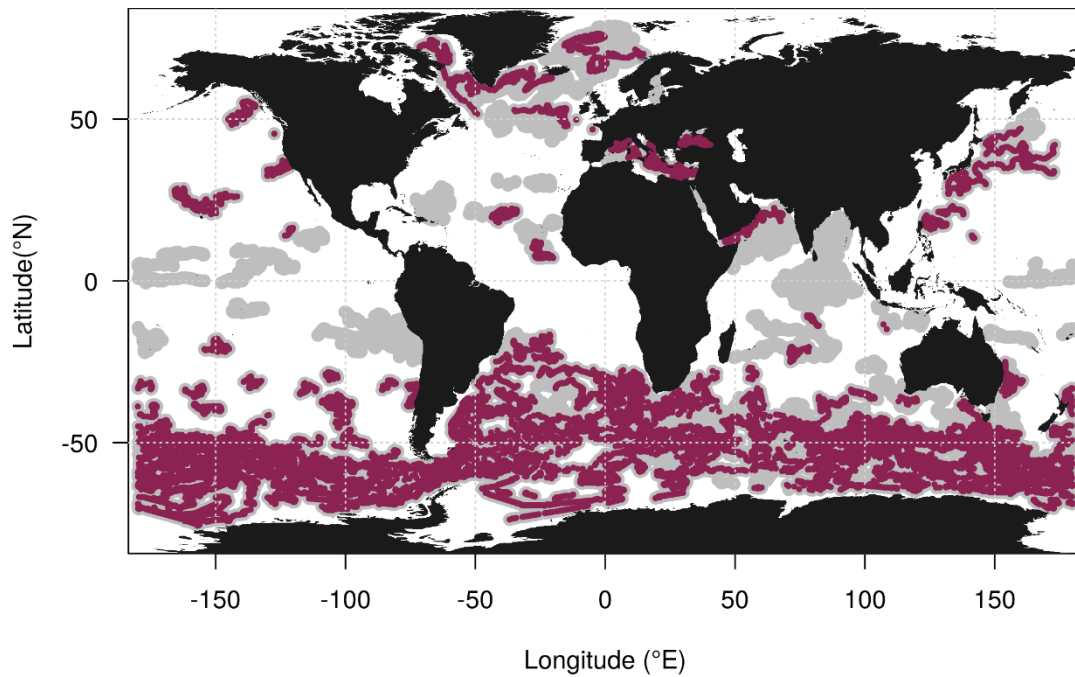


Figure 18. Carte des profils de concentration en nitrates (violet) et d'O₂ (gris) concomitants aux profils de [Chla] et b_{bp} mesurés par les flotteurs BGC-Argo. *Crédit : R. Sauzède*

2.5.1 Calibration des capteurs d'oxygène de la base Coriolis

La concentration en oxygène dissous (O₂) est le premier paramètre biogéochimique mesuré par les flotteurs BGC-Argo (Körtzinger et al., 2004; Gruber et al. 2007), mais aussi celui qui a été le plus fréquemment mesuré. Les corrections des profils appliquées par les DACs en temps réel permettent de supprimer les valeurs aberrantes (Thierry et al. 2018, Thierry and Bittig 2018). Certains capteurs présentent cependant une dérive et un gain (dus à la méthode de calibration des capteurs ou à des anomalies intrinsèques aux instruments, Bittig et al., 2018) qui exigent une correction en « Delayed Mode ». Plusieurs méthodes de corrections sont appliquées selon les générations de capteurs, selon leurs méthodes de calibration, et selon la présence ou non de dérive.

Dans le cadre de cette étude, les mesures d'O₂ de 135 flotteurs ont été corrigées suivant deux méthodes. La première est appliquée aux flotteurs dont l'optode est calibrée avec une valeur unique de référence. Pour corriger les profils de ces flotteurs, l'ensemble des valeurs d'une série temporelle est comparé par co-localisation avec une base de mesures de référence (World Ocean Atlas, Garcia et al., 2018). Les profils de chacun de ces flotteurs sont ainsi corrigés avec la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression linéaire avec des profils de la WOA (méthode adaptée de Takeshita et al., 2013).

Pour les flotteurs équipés d'optodes à calibration multiple (3^{ème} génération de capteurs), la correction se base sur l'équilibre de saturation de l'O₂ entre l'atmosphère et la couche superficielle de l'océan. Elle est réalisée en trois étapes : (1) la concentration en oxygène est d'abord convertie en pression partielle d'oxygène (PPOX, Bittig et al., 2018), (2) la série temporelle des valeurs de PPOX de sub-surface (~1m de profondeur) est ensuite analysée pour une correction éventuelle de la dérive instrumentale et, si nécessaire, la dérive est corrigée avec les coefficients d'une régression linéaire des valeurs de chaque profil en fonction du temps. Finalement (3), une valeur de gain est estimée par le ratio de la médiane des valeurs de surface de PPOX du flotteur et de la médiane des valeurs de surface co-localisées de la base de données de référence WOA (supposées à l'équilibre avec le pourcentage de saturation de l'atmosphère, Bittig et al., 2018, Thierry et al., 2018). Après application des corrections, les valeurs de PPOX sont reconverties en O₂.

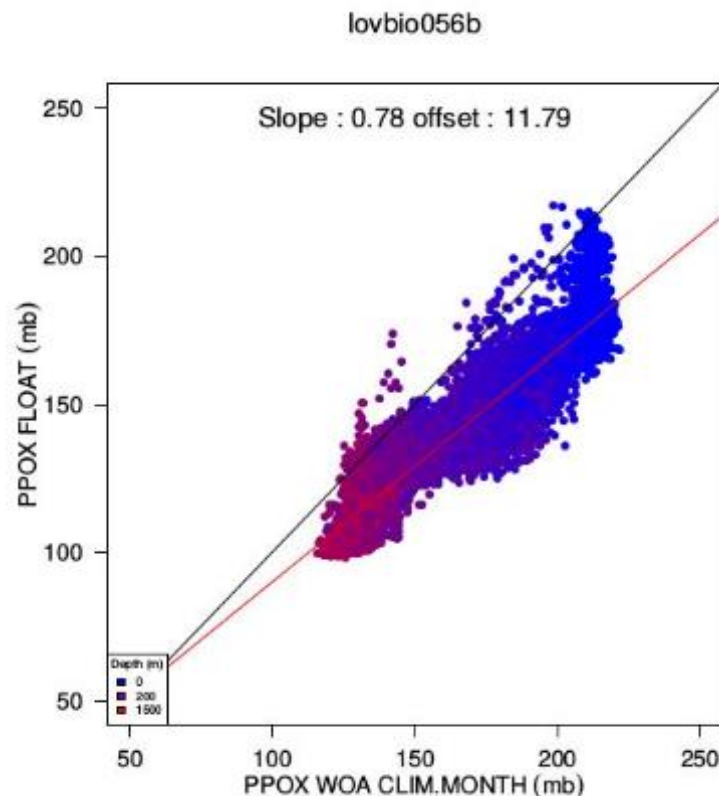


Figure 19. Exemple de comparaison d'une série temporelle de profils de pression partielle d'O₂ mesurée par un flotteur BGC-Argo (PPOXFLOAT) et de la climatologie WOA (PPOX WOA), pour une selon la méthode de correction adaptée de Takeshita (2013).

2.5.2 Estimation des nitrates à partir du réseau de neurone CANYON B

Depuis la fin des années 1999, le développement et l'utilisation des méthodes d'apprentissage (« machine learning ») et notamment des réseaux de neurones artificiels sont en plein essor dans de nombreux domaines liés à l'écologie dont l'océanographie (Friedrich & Oschlies, 2009; Jamet et al., 2012; Sauzède et al., 2015, 2016). Ils sont notamment utilisés pour estimer la distribution régionale et verticale de paramètres biogéochimiques d'intérêt à partir d'autres plus largement mesurés. Le réseau de neurone CARbonate system and Nutrients concentration from hYdrological properties and Oxygen using a Neural-network (CANYON-B, Sauzède et al., 2017 ; Bittig et al., 2018) permet d'estimer les concentrations verticales de trois macro-nutriments (nitrate, phosphate et silicates) ainsi que des variables du système des carbonates, notamment à partir des profils de concentration en O₂.

Le fonctionnement du réseau de neurones artificiel CANYON-B est fondé sur le fait que la concentration en O₂ est une variable qui reflète à la fois le processus de production phytoplanctonique et de respiration et que les relations qui relient la concentration en O₂ aux nutriments sont plutôt bien contraintes au travers de la stœchiométrie de Redfield (1934, 1958). CANYON-B correspond à plusieurs perceptrons multicouches (MLPs pour « Multi-Layer Perceptrons ») : un MLP a été entraîné pour chaque paramètre à estimer. De manière générale, les MLPs sont composés de plusieurs couches : une couche d'entrée, une couche de sortie et une ou plusieurs couches cachées (**Fig.20**). Chaque couche est composée de neurones, qui sont des fonctions de transfert élémentaires permettant de fournir des sorties correspondant aux données d'entrées. Les connexions entre chaque neurone sont définies par un poids. Durant la phase d'apprentissage, ces poids sont itérativement modifiés pour minimiser une fonction de coût, ce qui revient à minimiser l'écart entre les valeurs prédites par le MLP et les sorties « réelles » correspondant aux données de la couche de sortie.

Les données utilisées pour entraîner les MLPs de CANYON-B sont issues de la base de données globale GLODAPv2 (Olsen et al., 2016). CANYON-B est ensuite testé sur une base de données indépendante de la base d'entraînement durant la phase dite de validation. Ainsi, en utilisant CANYON-B, pour chaque profil d'O₂ mesuré conjointement à un profil de [Chl_a] et de *b_{bp}*, un profil de nitrates associé a pu être estimé.

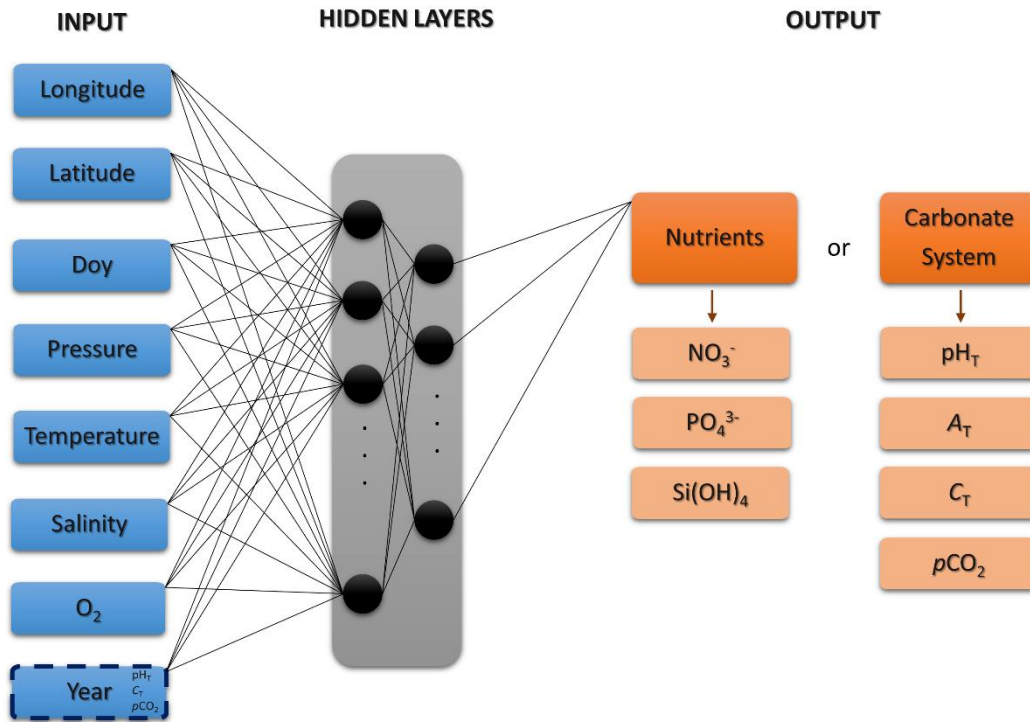


Figure 20. Schéma des différentes couches du réseau de neurones CANYON-B. Les variables en bleus correspondent à la couche contenant les variables d'entrée ; les variables en orange correspondent à la couche contenant les variables de sortie (un réseau de neurones a été développé pour chaque sortie) ; la section en gris représente les couches cachées. *Source : Sauzède et al. (2017).*

2.5.3 Calcul de la nitracline et de sa pente

La nitracline permet en général de distinguer une couche supérieure de la colonne d'eau, appauvrie en nitrate, d'une couche profonde, au contraire enrichie. La transition entre ces deux couches peut être rapide et abrupte, ou plus progressive et s'étendre sur un certain intervalle de profondeur (Omand & Mahadevan, 2015). Dans cette étude, l'objectif a été de positionner la nitracline à une profondeur fixe (Z_{Nit}) grâce à une méthode qui prend en compte la diversité des distributions verticales de la concentration en nitrates pouvant être observée dans l'océan global. Quatre méthodes d'estimation de Z_{Nit} ont été testées sur une sélection de profils issus de chacune des 28 régions de l'océan global (**Fig. 21**) : (1) la profondeur à laquelle la concentration de nitrates atteint $1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ à partir de la concentration de surface (Héloïse Lavigne et al., 2015); (2) la profondeur à laquelle la concentration en nitrates est supérieure de $1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ par rapport à la valeur de surface (définie comme la moyenne des valeurs de nitrates dans les 10 premiers mètres) ; (3) la profondeur à laquelle le gradient de la concentration en nitrates est le

plus important en fonction de la profondeur; (4) la profondeur à laquelle le gradient de la concentration en nitrates est le plus important en fonction de la densité (la relation nitrates-densité étant souvent plus robuste que la relation nitrates-profondeur, McGillicuddy et al., 1998; Redfield, 1944). Les méthodes basées sur les gradients (méthodes 3 et 4) s'avèrent sensibles à la résolution du profil vertical, détectant des gradients très localisés, parfois en dehors de la zone de transition entre la couche enrichie et la couche appauvrie en nitrates. La méthode basée sur la profondeur de $1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ (méthode 1) ne fonctionne pas dans les zones HNLC (*e.g.* dans l'océan Austral) où les concentrations des eaux de surface dépassent souvent $1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$. Ce seuil est proche de la précision de l'estimation des nitrates CANYON-B. La deuxième méthode a donc été retenue (*i.e.* seuil de $1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ de différence de nitrates par rapport à la concentration en surface). Elle permet une estimation fiable du sommet de la nitracline indépendamment de la valeur absolue des concentrations en nitrates des profils.

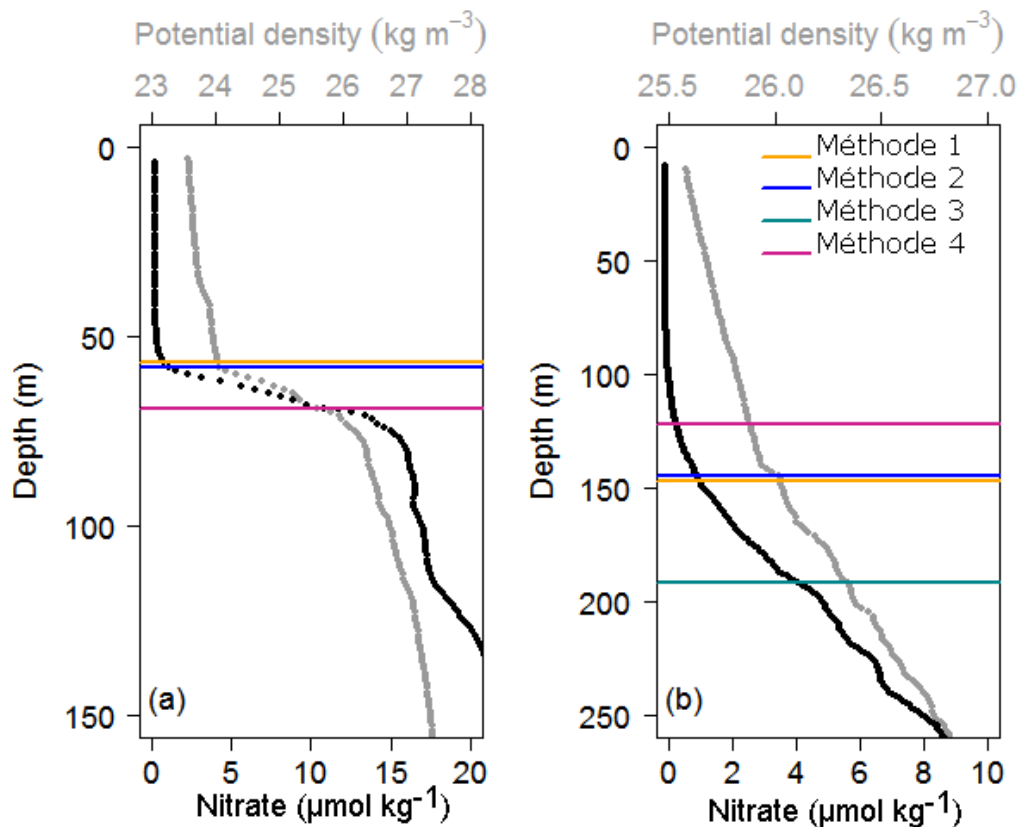


Figure 21. Exemple de profils de nitrates et densité, avec les nitraclines estimées selon les quatre méthodes présentées dans le texte dans l'océan Atlantique Nord subéquatorial (a) et subtropical (b).

Pour estimer la pente de Z_{Nit} (m_{Nit}), une régression entre la concentration de nitrates et la profondeur a été testée sur trois couches différentes entre Z_{Nit} et trois profondeurs représentant un pourcentage de Z_{Nit} (10, 25 et 50%, **Fig.22**). Le critère de $1,25*Z_{\text{Nit}}$ (*i.e.* couche entre Z_{Nit} et $Z_{\text{Nit}} + 25 \% * Z_{\text{Nit}}$) a été retenu car il donnait l'estimation la plus précise de la pente du profil dans le gradient entre la couche de surface appauvrie et la couche profonde enrichie. Une estimation de m_{Nit} sur une couche plus large (critère $1,5*Z_{\text{Nit}}$) mène à la prise en compte de valeurs parfois bien en dessous du gradient principal, tandis qu'une estimation sur une couche plus fine (critère $1,1*Z_{\text{Nit}}$) ne prend régulièrement pas en compte suffisamment de données pour refléter la pente de Z_{Nit} .

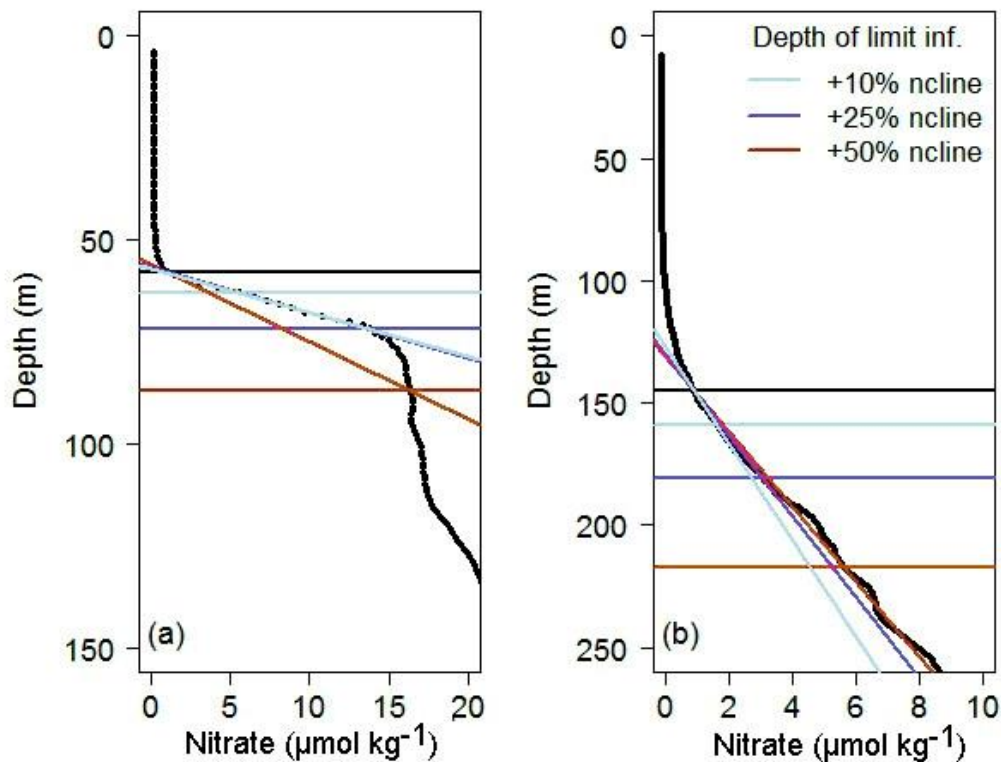


Figure 22. Exemple de profils de nitrates. La nitracline (ligne noire) et les pentes ont été estimées à partir des trois critères de profondeurs, dans l'océan Atlantique Nord subéquatorial (a) et subtropical (b).

2.6 Méthode de détection des DCMs et de caractérisation de leur typologie

Une méthode a été développée pour détecter les DCMs, ainsi que leur typologie (*i.e.* maxima de photoacclimatation, DAM pour « Deep photoAcclimation Maximum »; ou maxima de biomasse, DBM pour « Deep Biomass Maximum ») à partir des profils de [Chla] et de b_{bp} mesurés par les flotteurs BGC-Argo. Le fonctionnement de la méthode est basé sur l'observation initiale de profils issus d'une partie des 28 régions de l'océan global. Les profils sélectionnés couvrent un transect transatlantique allant de la baie de Baffin jusqu'à l'océan Austral en passant par le gyre subpolaire nord, les eaux subéquatoriales, et les deux gyres subtropicaux nord et sud. Devant la variabilité de formes, de profondeurs, et d'intensité des maximums présents sur chacun des deux paramètres bio-optiques ([Chla] et b_{bp}) (**Fig.23**), la méthode de détection a été définie en deux étapes. D'abord, un maximum marqué sur le profil de [Chla] est identifié. Ensuite, si un maximum de biomasse est détecté sur le profil de b_{bp} ou non, le profil est défini comme appartenant respectivement au type DBM ou DAM.

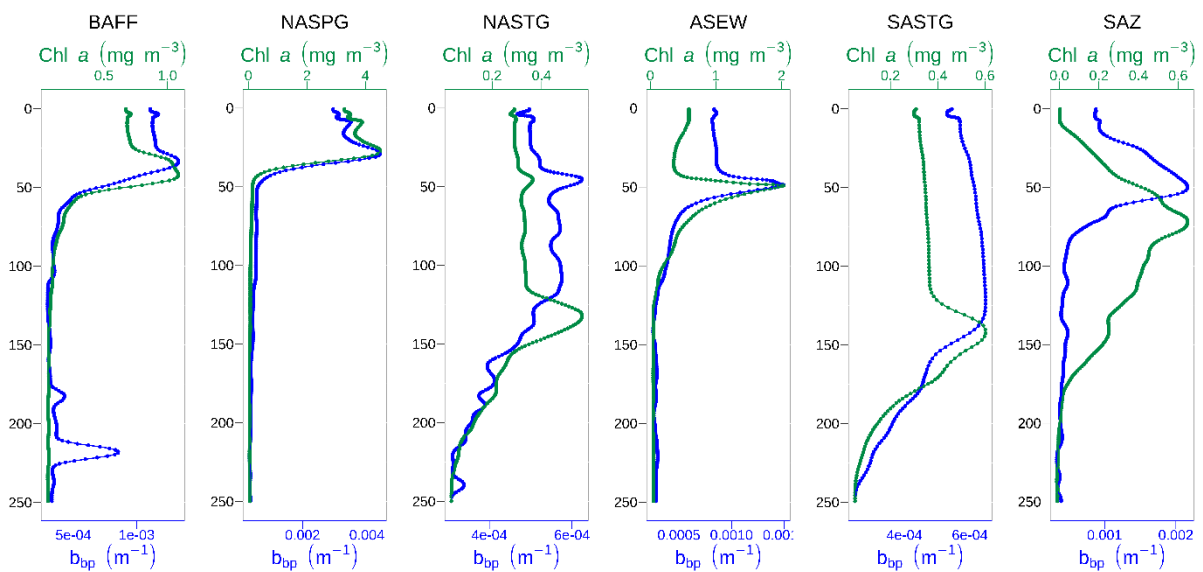


Figure 23. Exemples de profils verticaux de [Chla] et de b_{bp} présentant un DCM sur le transect transatlantique. *Crédit : L. Terrats*

Les mesures des deux paramètres présentant une certaine variabilité (*e.g.* « bruit » dans le profil vertical du paramètre lié à la mesure de l'instrument, présence de « spikes » liés à la présence d'organismes zooplanctoniques), un lissage a été appliqué aux profils afin d'extraire le signal dominant pour les deux paramètres bio-optiques. Plusieurs méthodes de lissage ont été testées en cherchant le meilleur compromis entre l'extraction du signal et l'élimination des

signaux superflus. La méthode finalement retenue comporte 1) l'application d'une médiane filtrante de cinq points sur les profils de $[Chl_a]$, et 2) l'application successive d'une médiane filtrante et d'une moyenne filtrante sur cinq points sur les profils de b_{bp} .

En plus de distinguer les DAMs et les DBMs, la profondeur du DCM caractérisée par la profondeur du maximum vertical de $[Chl_a]$ et son intensité (estimé par la valeur de la $[Chl_a]$ et du b_{bp} à cette profondeur) sont considérés comme les deux principaux paramètres descriptifs des DCMs.

L'identification de la profondeur du maximum de $[Chl_a]$ d'un DCM « virtuel » a été effectuée sur les profils lissés. Cependant, pour conserver la précision des données et pour éviter, entre autres, d'atténuer un signal parfois intense mais restreint à une fine couche verticale, la profondeur du profil non-filtré la plus proche du DCM « virtuel », ainsi que la valeur associée du profil de $[Chl_a]$ ont été retenues comme référence de la profondeur du DCM « réel » et de son intensité. Un profil est qualifié de DCM lorsque la valeur de $[Chl_a]$ à la profondeur du DCM est au moins deux fois plus importante que la $[Chl_a]$ moyenne dans la couche superficielle (15 premiers mètres, Lavigne et al., 2015). Si le profil est qualifié de DCM, un maximum local est alors recherché sur le profil « virtuel » de b_{bp} sur une couche de 20 mètres autour de la profondeur du maximum de $[Chl_a]$. Pour qualifier un profil de DBM, la valeur du maximum de b_{bp} doit être supérieure à 30% de la valeur de b_{bp} minimum entre la profondeur de ce maximum et la surface. Ce critère et cette profondeur de référence ont été sélectionnés après validation sur les profils tests du transect transatlantique préalablement identifiés comme DAM ou DBM. La profondeur de référence pour le critère du maximum de b_{bp} diffère de celle de la $[Chl_a]$, car certains profils de b_{bp} présentent des valeurs importantes dans la couche de surface liées à l'accumulation de matière détritique.

Cette méthode a initialement été développée en vue d'être appliquées sur des profils de « haute » résolution verticale (~ 1 mesure par mètre). Pour étendre la détection à l'ensemble de la base de données de profils BGC-Argo, un ajustement de cette méthode a été nécessaire pour les profils caractérisés par une résolution de mesure inférieure à 3 m. La capacité de détection de la méthode initiale a donc été testée en dégradant progressivement la résolution verticale des profils de haute résolution (29 098 profils) par incréments de 0,5 mètre et ce, jusqu'à ce que la résolution verticale des profils à faible résolution (*i.e.* en moyenne 10 m dans les 250 premiers mètres) soit atteinte. La capacité du modèle à identifier les DCM a ensuite été testée pour chaque résolution dégradée, et comparée à celle des profils de haute résolution par une matrice de

confusion (**Fig. 24**). Les premiers résultats ont montré que la méthode initiale a tendance à ne plus détecter les DCM lorsque la résolution verticale diminue (~18 % de faux négatifs pour une résolution verticale de 10 m).

Pour les profils de basse résolution, une seconde méthode a donc été développée. Ses étapes sont similaires à la première méthode, mais la phase de lissage des profils de $[Chl_a]$ et b_{bp} a été supprimée. Malgré le fait qu'elle identifie parfois des DCM « virtuels » inexistants (~5% de faux positifs), cette seconde méthode s'est montrée plus performante que la méthode initiale pour les profils dont la résolution verticale est supérieure à 3 m. Elle a donc été utilisée pour les profils dont la résolution moyenne est supérieure à 3 m, tandis que la première méthode a été conservée pour le traitement des profils dont la résolution moyenne dans les 250 premiers mètres est inférieure à 3 m.

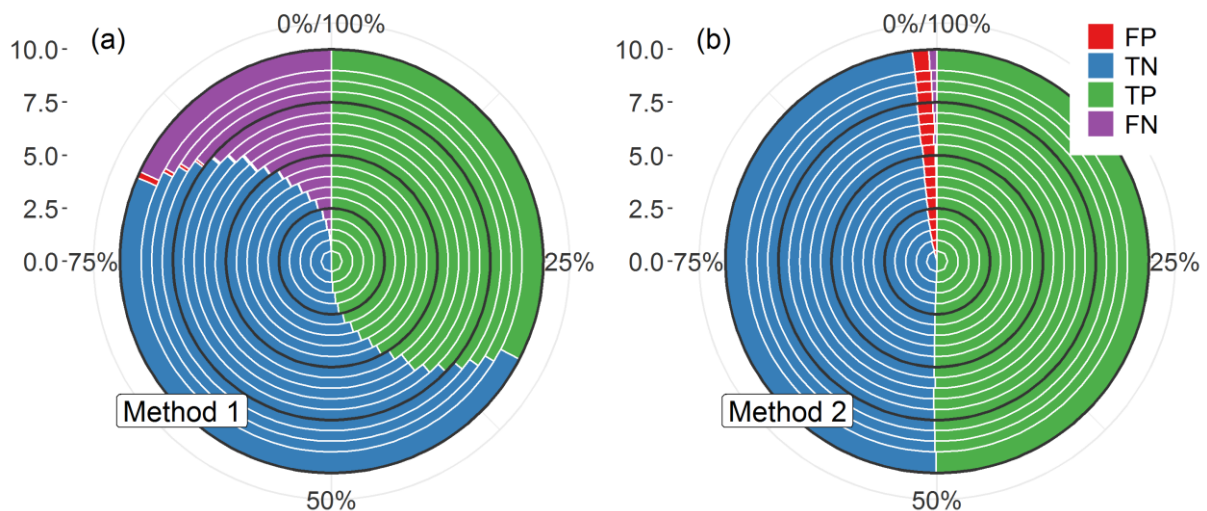


Figure 24. Matrice de confusion de l'identification des DCMs effectuée avec la méthode développée pour les profils haute résolution (« Method 1 », a) et pour les profils basse résolution (« Method 2 », b). Les segments de couleur correspondent aux pourcentages des différents critères de la matrice : « False Positive » (FP, rouge), « False Negative » (FN, violet), « True Positive » (TP, bleu), « True Negative » (TN, bleu). Les axes verticaux illustrent la dégradation progressive de la résolution verticale des profils (de 0 à 10m).

2.7 Méthode de détection des tourbillons (atlas TOEddies)

L'atlas Ocean Eddy Detection and Tracking Algorithms (TOEddies) développé par Laxenaire et al. (2018) à partir de la méthode de Chaigneau et al. (2008,2009) permet la détection des tourbillons mésoéchelles à l'échelle globale. La méthode est basée sur l'analyse des champs altimétriques de Topographie Dynamique Absolue (ADT) avec une résolution de $\frac{1}{4}$ de degré. Les observations disponibles ont débuté en 1976 et s'étendent jusqu'aujourd'hui. L'ADT est définie comme la hauteur du niveau de la mer par rapport au géoïde, et illustre la présence de processus hydrographiques comme les courants océaniques et les mouvements géostrophiques. Le géoïde correspond à la forme de la surface de l'océan par rapport au champ gravitationnel de la Terre indépendamment des perturbations physiques (courants, marées, pression atmosphérique, vents).

L'algorithme est basé sur les signatures opposées des tourbillons de surface sur la hauteur de l'eau : alors que les tourbillons cycloniques entraînent une dépression locale, les tourbillons anticycloniques induisent eux un épaissement de la colonne d'eau en leur centre. Un des avantages de cette méthode est l'utilisation de l'ADT, moins sensible que la hauteur de mer (« Sea Surface Height », SSH) aux gradients de hauteurs de surface de l'océan liés aux courants intenses, aux méandres et aux tourbillons stationnaires. La méthode part du principe qu'un tourbillon géostrophique peut être délimité par une isoligne de hauteur d'eau. L'algorithme détecte dans un premier temps les extrema sur les champs d'ADT (**Fig. 25**). Ensuite, un contour fermé, défini par un minimum de 4 pixels de $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$, est recherché autour de ces extrema. L'amplitude de la structure ainsi délimitée est calculée par la différence entre la valeur de l'extremum et la valeur du contour d'ADT. La structure est qualifiée de tourbillon si son amplitude dépasse 1 mm (critère de persistance), ce qui évite la détection de structures inférieures à ceux considérée par la mésoéchelle, ainsi que la division d'un tourbillon en deux sous-structures. Ce premier contour d'ADT détermine le rayon le plus extérieur du tourbillon (contour extérieur). Ce rayon est souvent déformé par l'interaction avec les courants alentours et la présence d'autres structures de mésoéchelle. Un second contour (contour caractéristique) est déterminé par le champ d'ADT pour lequel la vitesse moyenne azimutale est la plus importante. Cette seconde délimitation, plus cohérente et plus robuste correspond au centre du tourbillon. Dans la présente étude, la zone délimitée par le contour caractéristique correspond au centre du tourbillon, et la zone comprise entre le contour caractéristique et le contour extérieur correspond à la périphérie du tourbillon.

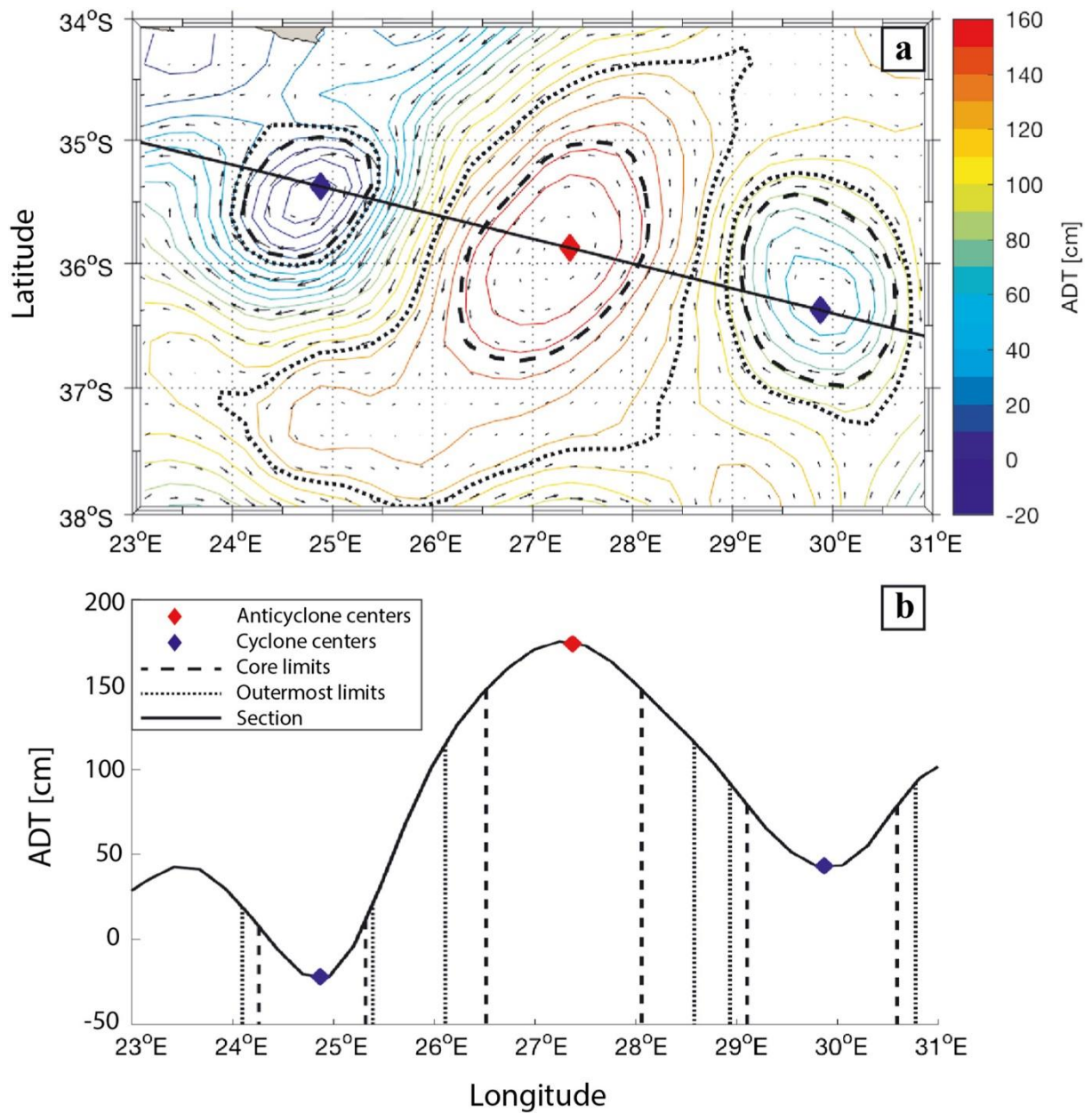


Figure 25. Exemples de tourbillons détectés avec l’algorithme TOEddies (cycloniques en bleu et anticycloniques en rouges) (a) dans la région du courant des Aiguilles sur une carte de Topographique Dynamique Absolue avec les vecteurs de vitesse géostrophique, et (b) sur l’amplitude de l’ADT en fonction de la longitude avec le contour extérieur (traits pointillés fins) et le contour caractéristique (traits pointillés gras). *Source : Laxenaire et al. (2018).*

2.8 Modèle de production primaire

Dans le chapitre 5, des profils de production primaire (PP) sont estimés à partir des profils de [Chla] en utilisant le modèle développé par Morel (1991). Ce modèle se base sur l'équation du taux de croissance instantané (Kiefer & Mitchell, 1983) exprimé pour un éclaircissement monochromatique λ à une profondeur z :

$$PP(z, t, \lambda) = PAR(z, t, \lambda) [Chla](z, t, \lambda) a^*(z, t, \lambda) 12 \phi_c(z, t, \lambda)$$

Avec PP, la quantité de carbone organique fixé au cours du processus de photosynthèse ($\text{g C m}^{-3} \text{s}^{-1}$), a^* le coefficient d'absorption spécifique en $\text{m}^2 (\text{mg chl})^{-1}$, ϕ_c le rendement quantique de fixation de carbone dépendant de l'éclaircissement descendant en $\text{molC} (\text{mol quanta})^{-1}$, PAR, l'éclaircissement disponible pour la photosynthèse en $\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et 12, le facteur de conversion des moles en gramme de carbone.

Ce modèle repose sur deux processus de la photosynthèse : l'absorption de l'énergie de l'éclaircissement par les pigments photosynthétiques (représentée par $PAR [Chla] a^*$), et la transformation de cette énergie en énergie chimique disponible pour la formation de produits synthétiques (représentée par ϕ_c).

L'intégration de l'équation du taux de croissance instantanée sur t et λ permet dans un premier temps d'obtenir des profils de PP journaliers et sur l'ensemble du spectre du PAR (en $\text{g C m}^{-3} \text{j}^{-1}$), puis l'intégration sur la verticale (z), d'obtenir des valeurs de PP dans une couche donnée ($\text{g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$).

L'estimation et la propagation du PAR en profondeur sont réalisées en trois étapes dans le modèle bio-optique de Morel (1991) : (1) modélisation du PAR du surface (à partir du modèle de Gregg & Carder, 1990, dans cette étude), (2) transmission du PAR à travers l'interface atmosphère/océan en prenant compte en particulier la pente des vagues pour obtenir le PAR de subsurface et (3) propagation du PAR dans la colonne par modélisation en fonction du coefficient spectral d'atténuation diffuse, dépendant des propriétés de l'eau et de la [Chla] présente à chaque profondeur.

Les paramètres standards photo-physiologiques et physiques du modèle de cette étude sont issus de Antoine et Morel (1996), adaptés de Morel (1991).

Dynamique des maxima profonds de chlorophylle à l'échelle globale

3.1 Introduction

Bien qu'ils soient connus depuis les années 1950 et observés dans des régions variées de l'océan mondial, l'importance des DCMs, en terme de couverture à la fois spatiale et temporelle, reste encore mal quantifiée (Cullen, 2015). Ces formations sont généralement définies par leur forme, les profondeurs auxquelles ils s'établissent, ainsi que par leur intensité. Les nombreuses observations disponibles aujourd'hui, qu'elles soient issues de mesures effectuées sur le terrain ou de travaux de modélisation, montrent qu'une grande diversité de DCMs peut être identifiée (Cullen, 1982; Morel & Berthon, 1989; Hodges & Rudnick, 2004; Uitz et al., 2006; Beckmann & Hense, 2007; Hense & Beckmann, 2008). Les DCMs sont trouvés dans les systèmes océaniques stratifiés (Estrada et al., 1993), dont la stabilité de la colonne d'eau permet l'établissement d'un système bicouche où les nutriments et la lumière présentent des gradients opposés entre la surface et la zone crépusculaire (Herbland & Voituriez, 1979; Klausmeier & Litchman, 2001; Beckmann & Hense, 2007). Les principaux postulats des « Typical Stratified Water Systems » (TSWS, Cullen, 2015) ont été basés sur des observations effectués aux latitudes subéquatoriales et subtropicales, latitudes auxquelles la stratification des eaux est quasi-permanente. La présence de DCMs a également été décrite aux hautes latitudes (Kawamiya et al., 2000; Martin et al., 2010; Ardyna et al., 2013; Baldry et al. 2020). Cependant, l'état de stratification nécessaire à la formation de DCMs à ces latitudes est plus épisodique au cours de l'année. Elle s'illustre par des périodes de forte production phytoplanctonique dans la couche superficielle entrecoupées par des phases de mélanges verticaux intenses.

Les postulats des TSWS reposent en partie sur l'influence qu'a la profondeur de la nitracline sur : (1) l'intensité du DCM, relativement à la position de ce dernier dans la colonne d'eau et (2) sur l'intensité du PAR journalier à la profondeur de la nitracline comme paramètre diagnostic de la productivité des maxima. Cependant, cette approche demeure aujourd'hui

imprécise quand il s'agit de distinguer les maxima de biomasse (DBM) des maxima de photoacclimatation (DBM), dans lesquels le DCM est induit par une augmentation de la concentration intracellulaire en photopigments en réponse à un stress environnemental (Fennel & Boss, 2003). Les observations de Letelier et al. (2004) et de Mignot et al. (2014) dans les gyres subtropicaux de l'océan Pacifique et dans le bassin Est de la Méditerranée ont montré que les DCMs de ces systèmes oligotrophes sont dominés par des DAM, et qu'ils sont inféodés à une isolume spécifique. A l'opposé, les études de Venrick et al. (1973) et de Herbland & Voituriez (1977, 1979, 1984) ont décrits, dans l'océan Pacifique tropical et dans le dôme de Guinée, respectivement, des DCMs résultant d'une forte production de biomasse et dont la profondeur dépendraient de celle de la nitracline,. Ces deux typologies illustrent donc deux types de processus biologiques bien distincts. La caractérisation des profils verticaux typiques des DAM et des DBM, ainsi que leur distribution régionale et saisonnière respectives, demande aujourd'hui à être affinées.

Ce Chapitre 3 vise dans un premier temps à établir une description de l'occurrence spatiale et temporelle des DCMs à partir des données de $Fchl_a$ et de b_{bp} , (estimateurs respectifs de la $[Chl_a]$ et du POC) générées par le réseau global des flotteurs BGC-Argo. Une attention particulière est accordée à la ségrégation entre DBMs et DAMs et ce, en raison de la différence du contexte environnemental qui semble déclencher leur formation d'une part, et parce que leur apparition ne se traduit pas de la même manière dans les bilans de production primaire d'autre part. Après une description générale des DCMs et de leur variabilité à l'échelle globale, une tentative de classification de 28 zones de l'océan mondial échantillonnées par les flotteurs est réalisée sur la base des similarités de leurs maxima et de leur importance régionale. Ensuite le cadre environnemental caractérisant chacune des classes obtenues est abordé dans le contexte des TSWS (*i.e.* distribution verticale des nitrates et de l'éclairement dans un système stratifié) pour en éprouver les postulats. Finalement, la saisonnalité de la dynamique des DCMs est comparée dans deux régions représentatives des extrema de gradients de productivité des DCMs : le gyre subtropical et les eaux subéquatoriales de l'océan Atlantique Nord.

3.2 Résumé de l'étude

Une méthode de détection des DCMs a été développée pour être appliquée aux profils des flotteurs BGC-Argo. Elle permet de distinguer les maxima de biomasse (DBMs) des maxima de photoacclimatation (DAMs) à partir des profils verticaux de $F_{chl a}$ et de b_{bp} (estimateurs respectifs de la $[Chl a]$ et du POC) et d'en caractériser la profondeur et l'intensité. L'analyse de l'ensemble des profils a ainsi permis de décrire les DCMs et leur occurrence à l'échelle globale ainsi que dans chacune des 28 régions définies sur la base de la distribution des mesures. Ces régions ont ensuite été groupées en quatre classes par une technique de clusterisation basée sur la similarité de leurs DCMs. Les classes ainsi obtenues illustrent et confirment une distribution latitudinale et quasi-symétrique des paramètres des DCMs autour de l'Equateur. Les DCMs dominent la proportion des profils dans les deux premières classes de régions qui regroupent majoritairement des zones situées aux latitudes subéquatoriales et subtropicales (*i.e.* les régions comprises entre 0 et 30° de latitudes) de façon permanente tout au long de l'année. Ces deux classes diffèrent cependant par les caractéristiques de leurs DCMs respectifs : dans les régions subtropicales (et généralement oligotrophes), les DCMs sont majoritairement des maxima de photoacclimatation, profonds et peu intenses. La proportion des DCMs dans les systèmes subéquatoriaux (ainsi que le bassin Ouest de la Méditerranée, et la Baie de Baffin) est au contraire dominée par les DBMs, plus intenses et moins profonds. Les deux autres classes de régions regroupent celles situées aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord et de l'hémisphère Sud. Les DCMs y sont intenses mais rares, et observés exclusivement durant la période estivale. Les DCMs de l'hémisphère Nord sont par ailleurs, vis-à-vis de ceux de l'océan Austral, moins profonds, plus intenses et associés à une $[Chl a]$ plus marquée en surface.

Le contexte environnemental (*i.e.* stratification, et distribution verticale de l'éclairement et de la concentration en nitrates) a ensuite été abordé à l'échelle globale, puis dans les quatre grandes classes de régions. Il apparaît en premier lieu qu'un seuil minimum de PAR moyen dans la couche de mélange doit être atteint pour permettre la formation de DCMs. La fréquence annuelle de DCMs est maximale autour de la période du solstice estival où l'exposition au rayonnement solaire est la plus importante à la surface de l'océan. Aux hautes latitudes, cette fenêtre temporelle voit la production phytoplanctonique atténuée en surface, ce qui permet une pénétration plus profonde de la lumière. Les systèmes dominés par les DAMs sont caractérisés par une nitracline profonde à laquelle sont associées de faibles valeurs de PAR journaliers. A l'inverse, les systèmes dominés par les DBMs sont caractérisés par des valeurs de PAR

journalières plus importantes à la profondeur de la nitracline, et par un DCM souvent très proche de cette dernière.

La relation entre la dynamique saisonnière des DCMs et des distributions verticales de l'éclairement et des nitrates a été étudiée dans deux régions représentant deux extrêmes des Typical Stratified Water Systems : les eaux subtropicales (dominées par les DAMs) et subéquatoriales de l'océan Atlantique Nord (dominées par les DBMs). Dans les eaux subtropicales, la dynamique du DCM est dépendante de celle de l'éclairement et indépendante de celle de la nitracline. Lorsque les isolumes s'approfondissent à la fin du printemps, le DCM peut atteindre la nitracline, et forme parfois un maximum de biomasse. A l'inverse, la profondeur des DCMs est inféodée à celle de la nitracline dans les eaux subéquatoriales, et apparaît dépendante de la fluctuation des apports nutritifs liée à des processus de circulations physiques régionaux.

3.3 Article : Deep Chlorophyll Maxima in the global ocean: occurrences, drivers and characteristics (étude soumise à *Global Biogeochemical Cycles*)

M. Cornec¹, H. Claustre¹, A. Mignot², L. Guidi¹, L. Lacour³, A. Poteau¹, F. D'Ortenzio¹, B. Gentili¹, C. Schmechtig¹

¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, Villefranche-sur-Mer, France

² Mercator Océan International, Ramonville-Saint-Agne, France

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

Corresponding author: Marin Cornec (cornec@obs-vlfr.fr)

Key Points:

- By drawing on a broad BGC-Argo database, the characteristics and drivers of Deep Chlorophyll Maxima (DCM) are analyzed.
- DCMs result from either photoacclimation or biomass accumulation, depending on the respective availability of light and nitrate.
- The occurrence and characteristics of DCMs are latitude- and season-dependent.

Abstract

Stratified oceanic systems are characterized by the presence of a so-called Deep Chlorophyll *a* Maximum (DCM) not detectable by ocean color satellites. A DCM can either be a phytoplankton (carbon) biomass maximum (Deep Biomass Maximum, DBM), or the consequence of photoacclimation processes (Deep Acclimation Maximum, DAM) resulting in the increase of chlorophyll *a* per phytoplankton carbon. Even though these Deep Maxima (DM, further qualified as either DBMs or DAMs) have long been studied, no global-scale assessment has yet been undertaken and large knowledge gaps still remain in relation to the environmental drivers responsible for their formation and maintenance. In order to investigate their spatial and temporal variability in the open ocean, we use a global dataset acquired by more than 500 Biogeochemical-Argo floats given that DMs can be detected from the comparative vertical distribution of chlorophyll *a* concentrations and particulate backscattering coefficients. Our findings show that the seasonal dynamics of the DMs are clearly region-dependent. High-latitude environments are characterized by a low occurrence of intense DBMs, restricted to summer. Meanwhile, oligotrophic regions host permanent DAMs, occasionally replaced by DBMs in summer, while subtropical waters are characterized by permanent DBMs benefiting from favorable conditions in terms of both light and nutrients. Overall, the appearance and depth of DMs are primarily driven by light attenuation in the upper layer. Our present assessment of DM occurrence and of environmental conditions prevailing in their development lay the basis for a better understanding and quantification of their role in carbon budgets (primary production and export).

Keywords

BGC-Argo floats; open ocean; deep chlorophyll maximum; particle backscattering; nitracline; irradiance; stratification.

3.3.1 Introduction

Our understanding of phytoplankton dynamics and their contribution to both photosynthetic carbon fixation and the biological carbon pump have largely benefitted from the improvement and the increasing availability of satellite observations of chlorophyll *a* concentration [Chl*a*], a proxy for phytoplankton biomass. Remote-sensing measurements are however restricted to a superficial layer (the so-called “first optical depth”, Gordon & McCluney, 1975), the whose thickness of which in the open ocean essentially depends, in open ocean, on phytoplankton biomass and hence on [Chl*a*] (Morel, 1988). Indeed, below this layer, Deep Chlorophyll Maxima (DCM), revealed by *in situ* observations, sometimes attest to the existence of potentially active phytoplankton communities at subsurface depths, obviously escaping satellite detection.

DCMs (sometimes also referred to as Subsurface Chlorophyll Maxima, SCM) express a pronounced peak in the vertical profiles of [Chl*a*]. DCM development requires stratified (Estrada *et al.*, 1993) conditions that allow the establishment of a two-layer system, nutrient-limited above, and light-limited below (Dugdale, 1967; Voituriez & Herbland, 1979; Hodges & Rudnick, 2004; Beckmann & Hense, 2007). The interface between the two layers generally set the environmental conditions favorable for the DCM to develop and occasionally be maintained (Riley *et al.*, 1949; Steele & Yentsch, 1960; Venrick *et al.*, 1973; Cullen & Eppley, 1981; Beckmann & Hense, 2007; Cullen, 1982, 2015). DCMs have been extensively studied since the 1970s (see Ardyna *et al.*, 2013; Cullen, 2015; Scofield *et al.*, 2020, for recent and/or synoptic assessments, respectively in the Arctic Ocean, using a global approach, and in the North American lakes). What primarily emerges from this abundant literature is that DCM features cover a wide range in term of characteristics (depth, magnitude, shape, Cullen, 1982; Uitz *et al.*, 2006; Hense & Beckmann, 2008; Lavigne *et al.*, 2015), prevailing phytoplankton community and dominant physiological processes. Secondly, a number of different factors (both environmental and biological) may be involved in the formation (and endurance) of DCMs. In this way, the DCM is “*not a unique ecological response to environmental conditions; rather, a broad range of interacting processes can and generally do contribute to the formation of persistent subsurface layers of elevated Chl*” (Cullen, 2015).

All studies conducted so far have essentially focused on specific regions or seasons, using different methods for identifying and appraising their occurrence. As a consequence, while an overall picture has begun to emerge with respect to various types of DCMs and their potential drivers, their observation and characterization still remain too scarce and incomplete

for the development of any possible generalizations. Furthermore, these observational gaps translate directly into knowledge gaps and potentially great uncertainties regarding the role of DCMs and their impact on carbon fluxes (*e.g.* primary production and carbon export, Platt *et al.*, 1988; Morel & Berthon, 1989; Joint & Groom, 2000) at a global scale. Indeed, most estimations of primary production associated with DCMs are either localized, restricted to a specific area, or else based on modelling approaches, (*e.g.* Pérez *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2013; Silsbe & Malkin, 2016). In this context, it appears essential to develop more global and comprehensive DCM observations, for advancing understanding on not only the establishment and functioning of DCMs, but also their role in carbon fluxes.

On the basis of our present understanding on DCMs, the deepening of observations should address two main objectives. The first objective relates to the prevailing environmental conditions associated with the establishment, maintenance and disappearance of DCMs. Stratified conditions (either permanent or transitory) are a prerequisite to DCM establishment. Stratification controls the flux of nutrients from below and the thickness of the mixed layer where these nutrients will eventually become available for phytoplankton growth (Karl *et al.*, 1995; Sharples *et al.*, 2001; Huisman *et al.*, 2006). Meanwhile, surface irradiance together with the thickness of the mixed layer and its phytoplankton content control the flux of photons to the depth horizon where they may eventually encounter favorable nutrient conditions for phytoplankton growth and DCM formation (Banse, 1987; Taylor *et al.*, 1986; Kemp *et al.*, 2000; Letelier *et al.*, 2004; Hense & Beckmann, 2008; Mignot *et al.*, 2014). It follows that an ideally comprehensive dataset for appraising environmental control of DCMs should encompass, together with the vertical distribution of [Chl a] and stratification conditions, key measurements of the two principal drivers of phytoplankton growth, namely light and nutrients (Cullen, 2015).

The second objective is related to the nature of the DCM: does it reflect a true increase in biomass in terms of phytoplankton carbon (Steele, 1964; Anderson, 1969; Herbland & Voituriez, 1977; Voituriez & Herbland, 1979; Kemp *et al.*, 2000; Hodges & Rudnick, 2004; Holm-Hansen & Hewes, 2004; Beckmann & Hense, 2007; Martin *et al.*, 2010; Barbieux *et al.*, 2019), or is it solely a photoacclimation response to vanishing irradiance, unrelated to any cellular carbon increase (Steele & Yentsch, 1960; Kiefer *et al.*, 1976; Taylor *et al.*, 1997; Fennel & Boss, 2003; Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014)? Addressing this question represents a crucial step towards pinpointing the potential contribution and impact of DCMs on carbon fluxes. While true biomass maxima — expected to result from additional production at the DCM level favored by more optimal light and nutrient conditions (Herbland & Voituriez, 1979;

Kemp *et al.*, 2000; Klausmeier & Litchman, 2001; Letelier *et al.*, 2004) — will probably influence carbon fluxes, purely photoacclimation-driven DCMs are not expected to have any impact. Obviously, the actual answer is likely to be more nuanced and to fall between these two recognized endpoints of DCM characteristics (Cullen, 2015). Therefore, and in order to better assess DCM contributions to biomass on a global scale, observations would ideally combine [Chl a] measurements with concurrent estimations of Particulate Organic Carbon (POC) concentrations.

The development of new oceanic observing systems, along with the miniaturization of sensors, has led to the spread of autonomous platforms in the world ocean (Chai *et al.*, 2020). The global network of Biogeochemical Argo (BGC-Argo) floats, having accumulated more than ten years of pilot surveys in a variety of open-ocean areas, now provides a unique dataset of vertical profiles with high spatial- and temporal-resolution measurements of physical and biogeochemical parameters (Roemmich *et al.*, 2019; Claustre *et al.*, 2020). Besides Temperature and Salinity, these measurements include vertical profiles of chlorophyll a fluorescence, a proxy for [Chl a] (Roesler *et al.*, 2017), and of particle backscattering coefficients (b_{bp}), a proxy for POC (Loisel & Morel, 1998; Stramski *et al.*, 1999; Cetinić *et al.*, 2012). These measurements have the potential to discriminate between DCMs corresponding to the effective accumulation of biomass (DBM: Deep Biomass Maxima) and DCM resulting from photoacclimation (DAM: Deep photoAcclimation Maxima). In addition to these measurements, BGC-Argo floats also carry irradiance and nitrate sensors, thus offering the potential to investigate the role of these key drivers of phytoplankton growth in controlling DCM establishment and characteristics.

In the present study, we use data from 505 profiling floats (75,473 profiles) deployed from 2010 to 2019 to develop a comprehensive inventory of DCMs in the world ocean. To our best knowledge, no such global assessment of DCMs using *in situ* data and homogeneous sampling has been proposed to date. Indeed, the many existing studies on, or referring to DCMs, are based on either sparse *in situ* measurements (ship-based, few BGC-Argo floats, glider transects; often limited in season and/or focused on a specific area), or modelling approaches. The strength of the present dataset to address DCM typology and drivers not only resides in the embedded sensors performing high-resolution measurements, but also in the wide range of oceanic conditions explored, including various regions of the global open ocean with different trophic and hydrodynamic statuses, and over several annual cycles.

Overall, the goal of this study is to develop a stepwise analysis of the BGC-Argo dataset in order to establish the bases of a possible generalization of DCM characteristics and of the

conditions prevailing in their establishment and maintenance. More specifically, we aim at developing better understanding on their occurrence in space (regionally, vertically) and time (seasonally), their typologies (DAM vs DBM) and their drivers (nutrients vs light). In this context, our approach is organized as follows. We first use the BGC Argo dataset to develop and apply a unique method for the detection of any Deep Maximum (DM), and for its further classification into DBM or DAM. The distribution of DBMs and DAMs is then analyzed at various spatial and temporal scales together with specific metrics of DM characteristics. Some of these metrics are further used to propose a classification of DMs in the global ocean according to a few representative DM types that obey singular patterns. Finally, we address the environmental parameters (nitrate and light fields, trophic environment, mixed layer dynamic) that prevail in the formation and maintenance of DMs and ultimately control the global balance between DBMs and DAMs.

3.3.2 Materials and methods

The initial dataset and its zonation

The present dataset relies on 505 floats that have been deployed since 2012 in various regions of the global ocean in the context of different research programs. Besides CTD sensors, these floats are equipped with up to six additional sensors measuring the core BGC-Argo variables (Roemmich *et al.*, 2019; Claustre *et al.*, 2020), namely [Chl a], b_{bp} , PAR, oxygen, nitrate and pH. As of December 31, 2019, a total of 75,473 [Chl a] and b_{bp} vertical profiles had been collected — the core dataset used in the present analysis. To describe the environmental context of the vertical profiles of [Chl a] and b_{bp} , we additionally use, when present, vertical profiles of PAR, nitrate and oxygen. Most of the floats included are official BGC-Argo floats and accessible through the Coriolis database (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo>). Some other float data were derived from 13 floats in the North Atlantic (<http://misclab.umeoce.maine.edu/floats/>), and 3 floats in the South China Sea (Haili Wang, pers. comm.).

The global open ocean is divided into 28 regions (**Fig. 26**), *a priori* presenting coherent hydrological and/or biogeochemical patterns. BGC-Argo profiles are allocated to these regions according to their geolocation (SI, Annex 1, Table S2). These regions are: Baffin Bay (**BAFF**); the North Atlantic Subpolar Gyre (**NASPG**); the Northern Seas (including the Greenland, Barents and Norway Seas, **NS**); the Western and Eastern Basins of the Mediterranean Sea

(**WMS** and **EMS**); the North Atlantic and North Pacific Subtropical Gyres (**NASTG** and **NPSTG**); the Red Sea (**RDS**); the Black Sea (**BKS**), the Atlantic and Pacific Subequatorial Waters (**ASEW**, **PSEW**); the Indian Oxygen Minimum Zones (including the Arabian Sea and the Bengal Bay, **IOMZ**); the Indian Equatorial Waters (**IEQ**); the South China Sea (**SCS**); the Monsoon Indian waters (**MOONS**); the Western Australian Waters (**AUSW**); the Archipelagos waters (**ARCH**); the Southern Atlantic, Southern Pacific and Southern Indian Subtropical Gyres (**SASTG**, **SPSTG** and **SISTG**). Furthermore, in the Southern Ocean and on the basis of temperature profiles, the region below 30°S is further delineated into four sub-regions (Gray *et al.*, 2018): (1) the Subtropical Zone (**STZ**) with a temperature above 11°C at 100 m; (2) the Subantarctic Zone (**SAZ**) with a temperature below 5°C at 400 m; (3) the Polar Frontal Zone (**PFZ**) with no temperature within the range of 2-5°C between 0 and 200 m; (4) the Antarctic Southern Zone and Seasonal Ice Zone (**ASZ_SIZ**) with no temperature above 2°C between 0 and 200 m. Similarly in the Atlantic Ocean, between 25°N and 50°N, the temperature at 100 m, between 8 and 17.5°C, is used to delineate the North Atlantic Drift Current (**NAC**). Above 66°N, the temperature under 3°C at 100 m distinguishes the Arctic waters (**ARCT**). Finally, in the Pacific Ocean, the temperature range between 7.5 to 15°C at 100 m is also used to isolate the Kuroshio current between 25°N and 65°N (**KURIO**).

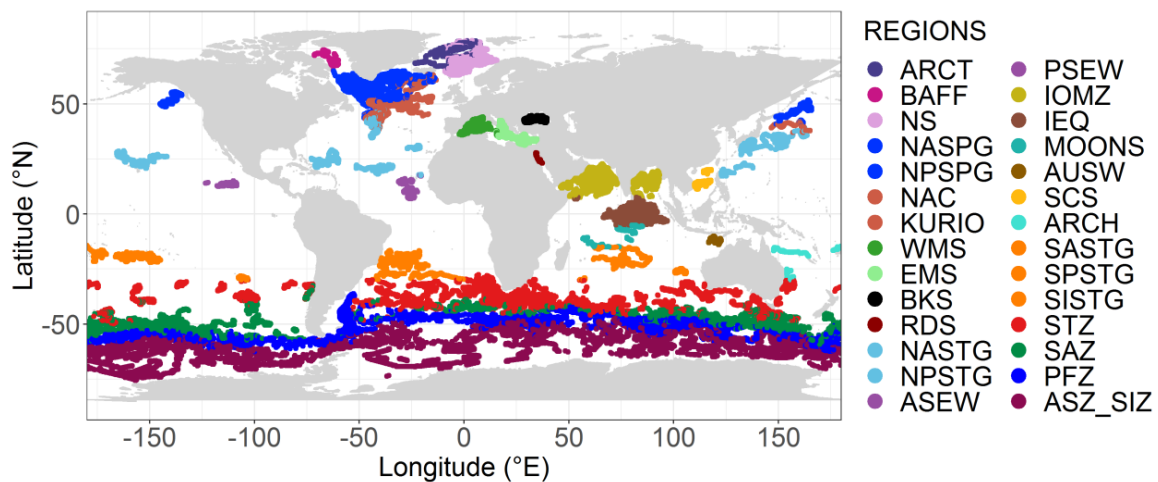


Figure 26. Zonation of BGC-Argo profiles into 28 regions of the global ocean.

From the global dataset, 9.4 % of profiles were removed, either because they were insufficiently representative of a given area (too few data to allow further analysis), or potentially influenced by coastal waters (using bathymetry data from the General Bathymetric Charts of the Ocean (GEBCO_2020), profiles matching a bathymetry shallower than 1,500 m

were discarded), or not representative enough of a given area because of local effects (*e.g.* the Marquesas Islands area, in the central Pacific, whose subequatorial waters are biased by recurrent blooms in the vicinity).

Qualification of physical profiles and derived quantities

Following Argo protocols, hydrological data collected by the SBE 41 Seabird CTD sensors were processed and quality-controlled as described by Wong *et al.* (2020). The Mixed Layer Depth (MLD) was calculated using the density differential threshold criterion of 0.03 kg m^{-3} with reference to the density at 10 m (de Boyer Montégut *et al.*, 2004). This criterion is considered as the most appropriate for a global-scale approach. To obtain an estimation of the stratification strength along the vertical profile, the square of the Brunt–Väisälä frequency or buoyancy frequency (N^2) was also calculated for each profile depth from the temperature and salinity values.

Qualification of [Chla] and b_{bp} profiles

The floats were equipped with Seabird-Wetlabs sensors of three types (FLBB, ECO-Triplet, or MCOMS). All sensor types included a Chla fluorometer (excitation at 470 nm; emission at 695 nm), and a backscattering sensor at 700 nm. To establish an interoperable and homogeneous dataset regardless of the specific procedures used by different Argo Data Centers (not at the same level of maturity at the time of the present analysis), all vertical profiles of [Chla] fluorescence and b_{bp} were processed from raw data (numerical counts). The procedures are described in detail by Bellacicco *et al.* (2019) and include: conversion of numerical counts into [Chla] and b_{bp} physical units; visual quality control of the profiles and potential sensor-drift corrections; removal of out-of-range values; dark-offset correction for the [Chla]; correction for non-photochemical quenching for the [Chla]. A factor-two correction was applied to account for [Chla] overestimation by Seabird-Wetlabs fluorometers (Roesler *et al.*, 2017). Similarly, b_{bp} processing took into account new calibration factors provided by Seabird-Wetlabs, following inconsistencies identified among various types of b_{bp} sensors (Poteau *et al.*, 2017). Altogether, following this careful data screening and correction, 56,624 profiles were finally kept for the present analysis (SI, Annex 1, Table S3).

Identification and classification of Deep Maxima profiles

An algorithm detailed below allowed the shape of the [Chla] and b_{bp} profiles to be classified when any Deep Maxima were detected. Basically, three profile types were defined (**Fig. 27**): (1) NO deep maxima, corresponding to either mixed waters or near-surface [Chla] and b_{bp} maxima generally associated with blooms; (2) DAM (Deep Acclimation Maximum) types, corresponding to a [Chla] maximum not reflected in a b_{bp} maximum and essentially resulting from phytoplankton photoacclimation to low irradiance; (3) DBM (Deep Biomass Maximum) types, presenting maxima in both b_{bp} and [Chla] and corresponding to a true increase in phytoplankton biomass (*e.g.* in terms of carbon). In the following, DAM and DBM will be referred to collectively as DM (Deep Maxima).

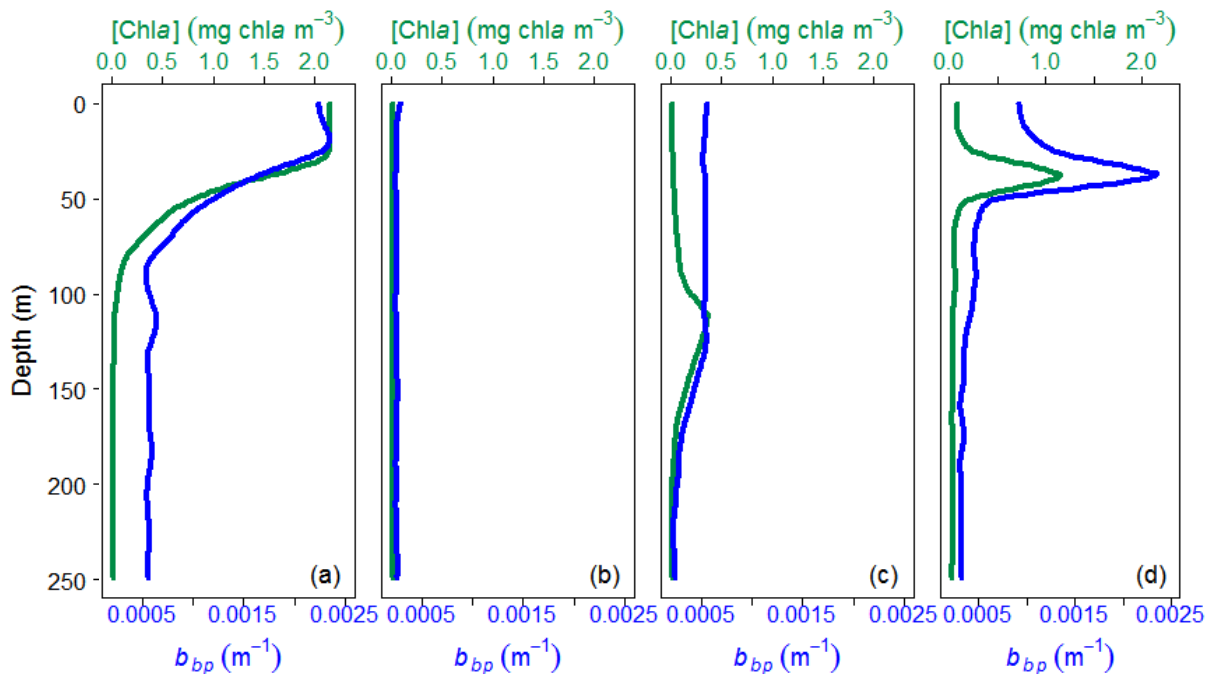


Figure 27. Example of vertical profiles of [Chla] (green) and b_{bp} (blue) classified as (a, b) NO, (c) DAM and (d) DBM.

The [Chla] and b_{bp} profiles were first smoothed (a 5-point running median filter for [Chla]; a 5-point running median filter followed by a 5-point running mean filter for b_{bp}). This procedure allowed retrieval of the profile shape free from spikes and background noise, with most of the profiles analyzed here having an average vertical resolution above 3 m in the top 250 m. The depth of the [Chla] maximum was then searched for between 0 and 300 m, assuming that no phytoplankton [Chla] can develop below 300 m (note that [Chla] maxima can be identified below 300 m but they result from advective transport due to eddy subduction, *e.g.*

see Lloret *et al.*, 2018). Once the maximum and depth were identified on the smoothed profile, the closest [Chl a] measurements on the unsmoothed profile were accordingly identified. The profile was definitively qualified as a DM if the maximum [Chl a] value of the unsmoothed profile was greater than twice the median of the [Chl a] values in the 15 first meters (Lavigne *et al.*, 2015). Otherwise, it was qualified as NO.

The potential cooccurrence of the DM depth with any deep peak of b_{bp} was subsequently tested. The depth of the b_{bp} maximum was searched for from the smoothed b_{bp} profile in a layer of 20 meters around the DM depth. As for the [Chl a] profile, once the b_{bp} maximum and depth were identified on the smoothed profile, the closest b_{bp} measurements on the unsmoothed profile were accordingly identified. The profile was defined as a DBM if the b_{bp} maximum was more than 1.3 times the b_{bp} minimum within the top 15 meters. Otherwise, it was qualified as a DAM, *i.e.* where the [Chl a] maximum did not match a b_{bp} maximum.

For profiles having a coarser resolution (>3 m in the top 250 m), detection of a deep maximum may fail if the vertical resolution of measurements is lower or equal to the DCM width. We therefore adapted the detection method for these profiles (see SI, Annex 1, Text. S1 and Fig. S3, S4, S5, and S6) by removing the initial smoothing step on the [Chl a] and b_{bp} profiles.

PAR attenuation coefficient and daily integrated PAR

The irradiance prevailing at the depth of DMs was assessed thanks to PAR sensors (OCR Sensor Seabird-SATLANTIC) equipping some of the floats (36,423 profiles). For floats without PAR sensors, PAR profiles were modeled. This was achieved by first retrieving surface PAR under cloud-free conditions using a clear-sky model (Gregg & Carder, 1990). This irradiance was further propagated along the vertical dimension thanks to a diffuse attenuation coefficient (K_d) derived from empirical bio-optical relationships (Morel *et al.*, 2007b) which, here, were refined on the basis of similar groups of regions (see SI, Annex 1, Text. S2). Finally, in order to transform the clear-sky-modelled profile into a PAR profile corresponding to real, potentially cloudy conditions, we used the method of Lacour *et al.* (2017). This method derives a correction coefficient from the ratio of the *in situ* profile to the model-estimated PAR profile (mean cloud cover during the float ascent). We used the profiles with *in situ* PAR measurements and associated model-estimated PAR profiles (SI, Annex 1, Fig. S8) to estimate cloud-cover

correction coefficients per month and per band of 10° latitude. These coefficients (SI, Annex 1, Table S4) were then re-applied on the rest of the model-estimated PAR profiles (*i.e.* those floats without PAR sensors). The daily integrated PAR (iPAR) was calculated at each depth by integrating modelled PAR profiles over the day-length as described by Lacour *et al.* (2017). For each profile, the average daily iPAR in the mixed layer (\overline{iPAR}_{ML}) was calculated as the integral of iPAR values in the mixed layer divided by the MLD.

Nitrate, nitracline depth and steepness of the nitracline

While a number of BGC-Argo floats are not equipped with nitrate sensors, nearly all of them do have oxygen ones. From oxygen and hydrological profiles together with float geolocation, the nitrate profiles were estimated using the so-called CANYON B neural network (Sauzède *et al.*, 2017; Bittig *et al.*, 2018), which presents an accuracy of 0.68 $\mu\text{mol kg}^{-3}$ for the retrieval of nitrate concentrations, and an uncertainty of 0.99 of $\mu\text{mol kg}^{-3}$ (Bittig *et al.*, 2018).

The nitracline depth (Z_{nit}) and steepness (m_{Nit}) were subsequently estimated for each profile as proxies for better characterization of the DMs' nutrient environmental context. Several methods for each metric (*i.e.* Z_{Nit} and m_{Nit}) were initially tested on a subset of profiles representative of oceanic-region diversity in the database (SI, Annex 1, Fig. S9 and S.10). Finally, the nitracline depth was defined as the depth at which exists a concentration difference of 1 $\mu\text{mol L}^{-1}$ with reference to the surface value, adapted from Lavigne *et al.* (2015). Meanwhile, the steepness of the nitracline (m_{Nit}) was defined as the slope of the linear regression of nitrate values as a function of depth in a layer between the nitracline depth and 1.25 times the nitracline depth (SI, Annex 1, Fig. S10).

Both nitrate-related metrics Z_{nit} and m_{Nit} and their calculation methods are robust with respect to any possible deviations of the nitrate concentration (derived from the CANYON B neural network) because they are based on the shape of the nitrate profile rather than on the absolute concentrations themselves. Note that m_{Nit} is significantly related to the Brunt–Väisälä frequency (N_2) at the nitracline depth (SI, Annex 1, Fig. S11).

Matching satellite [Chla] and BGC-Argo [Chla]

Surface [Chla] measured by BGC-Argo floats was compared with satellite observation of surface [Chla] ($[\text{Chla}]_{\text{sat}}$) to offer an independent validation of [Chla], and potentially provide ways to upscale findings from the BGC-Argo database to the global ocean. In this

context, each BGC-Argo profile was matched with a L3S [Chl a] product from the Ocean Colour-Climate Change Initiative v4.0 database merging observations from MERIS, MODIS, VIIRS and SeaWiFs, at a monthly and 4x4-km-pixel resolution, up to December 31, 2019 (<ftp://oc-cci-data:ELaiWai8ae@oceancolour.org/occci-v4.2/>).

Clustering method for the classification of regions

In order to reveal robust patterns of DM features in the various global regions, we grouped these regions according to their mean properties for four metrics: mean DM depth, mean [Chl a] at the DM depth, frequency of DM profiles, and frequency of DBM profiles. The groups of regions were objectively defined using a K-means clustering method. *A priori* 2 to 10 groups were tested, with a maximum of 10 iterations, using the Hartigan & Wong algorithm (SI, Annex 1, Fig S12).

Note that to develop informative representation of seasonal trends in both hemispheres, Southern Hemisphere data were shifted by 6 months with respect to Northern Hemisphere data. Spring, summer, autumn and winter thus respectively correspond to the months 3-5, 6-8, 9-11, and 12,1,2.

Analytical and statistical methods, softwares

To statistically compare mean region/group properties, the normality of the samples was tested (the Shapiro-Wilk test if the sample size was below 50; the Kolmogorov-Smirnov test, if greater than 50). If samples were normal, the significance of any difference was tested using the Welch test. When data were not normally distributed, the Mann-Whitney Wilcoxon test was used instead.

All data were treated and analyzed using R and Rstudio softwares (versions 3.2.3 and 1.1.3 respectively).

3.3.3 Results

General Deep Maxima characteristics

Latitudinal and seasonal occurrence of Deep Maxima

To address the regional and seasonal variabilities of DMs in the global ocean, the percentage of DM, DAM and DBM profiles, out of the total profile number, were aggregated over 10°-latitude bands (values calculated on $\pm 5^\circ$ range, centered on the tens) (**Fig. 28**). The resulting global distribution of the DMs presents a dome-like shape, nearly symmetrical, on either side of the Equator. The occurrence of DMs is greater than 50 % at low latitudes (from 30°S to 40°N), with values over 75 % from 20°S to 20°N. This occurrence decreases significantly towards high latitudes (below 25 % above 40°S), with the exception of a value of 36 % recorded at 70°N. DMs therefore appear to be a dominant feature in equatorial, subequatorial and subtropical waters (from 0 to $\sim 30^\circ$).

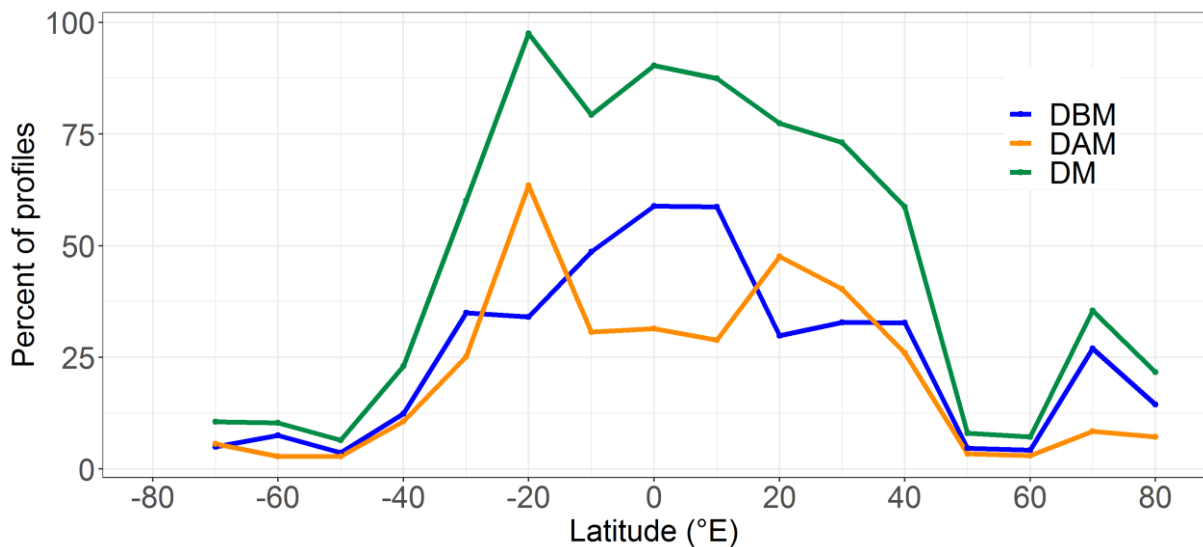


Figure 28. Percentage of profiles with DM (green), DBM (blue) and DAM (orange) characteristics as a function of the latitude (per band of 10°). The percentage of DMs corresponds to the sum of the percentages of DAMs and DBMs.

In equatorial and subequatorial waters (0-10°), DMs are dominated by DBMs (reaching 65 % of total profiles at the Equator). Conversely, in subtropical waters (20°), DMs are dominated by DAMs. The contributions of DAMs and DBMs to the total DM profiles are then proportionally equivalent from 30° to the high latitudes (despite a higher proportion of DBMs at 70° N).

To address the seasonal variability of DMs and of their two types, DAM and DBM, as a function of latitude, the 10°-aggregated profiles were subsequently analyzed at a monthly scale (**Fig. 29**). From 0 to 20°, the proportion of DMs remains stable throughout the year (close to or higher than 75 % for each month). Strong seasonality appears at 30°: from May to October (recalling here that Southern Hemisphere data were shifted by 6 months), DMs are found in almost 100 % of the profiles; November and April are transition months with 75 % having DM profiles while only 50 % of DMs subsist in December and less than 25 % in the remaining months. This seasonal pattern is also observed at 40°, but with a lesser magnitude. From 50 to 70°, the period of DM occurrence narrows to the summer months (7 and 8), and stays below 10 % the rest of the time.

As for the distribution of DBMs and DAMs, from 0 to 10°, the proportion of DBMs and DAMs is stable nearly all year long (~50 % for DBMs and ~25 % for DAMs). At 20°, DBMs present more seasonality: less than 25 % from November to February, more than 40 % from April to June, and around 35 % from July to October. Meanwhile, DAMs are stable at around 50 % from February to August, then exceed 60 % from October to January. At 30°, DMs are dominated by DBMs in spring and summer (> 50 % from May to July), and by DAMs in fall (> 50 % in October and November). At 40°, DBMs increase from virtually no presence in winter to up to 60 % in August before decreasing again in autumn while DAM proportions show peaks during the spring and the autumn (exceeding 25 % in May and October). From 40 to 60°, DBM and DAM proportions are equivalent (both below 2 % from October to April, and reaching ~10 % in summer). At 70°, DBMs dominate DMs, especially during summer (nearly 25 % in August and September).

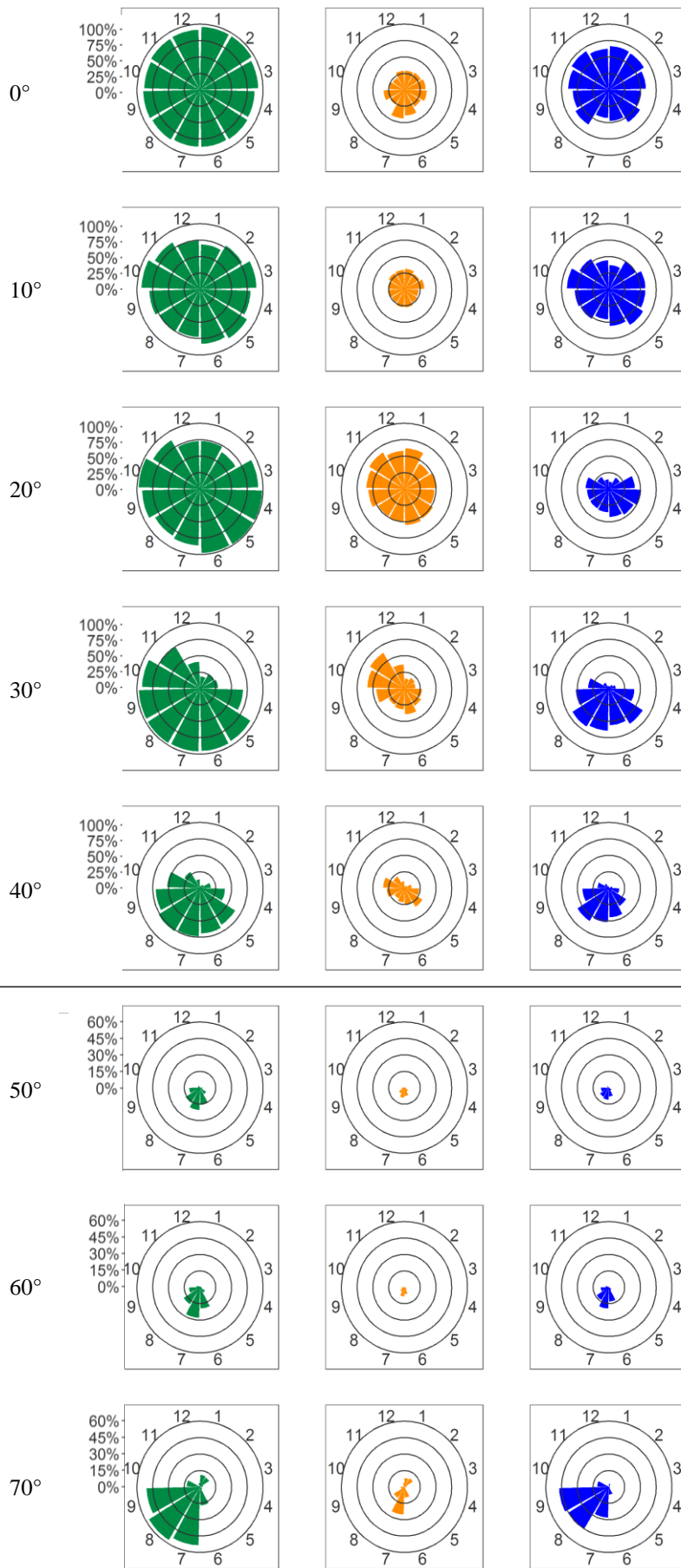


Figure 29. Percentage of profiles with DM (green), DBM (blue) and DAM (orange) characteristics as a function of the absolute latitude (per band of 10°) and of the Northern Hemisphere-phased month (regardless of the year). Note the change in percentage scale between the 0-40° and 50-70° latitudinal bands.

Latitudinal distribution of Deep Maxima depth and intensity

DM depth and intensity (here estimated through [Chl a] at DM depth) present quasi-symmetric latitudinal distributions on either side of the Equator (**Fig. 30**). In equatorial and subequatorial waters (0-10°), DMs are found at a median depth of 61 m with a corresponding mean [Chl a] of 0.67 ± 0.56 mg chl m^{-3} (Fig. 5). As expected, the deepest and least intense DMs are recorded in subtropical waters, with the most extreme characteristics found in the south (median depth = 126 m, [Chl a] = 0.30 ± 0.20 mg chl m^{-3} at 20°S) rather than in the north (median depth = 89 m, [Chl a] = 0.34 ± 0.09 mg chl m^{-3} at 30°N). The 30-50° latitudinal bands are transitional locations where DMs rapidly shallow and become more intense (*e.g.* median depth = 38 m and [Chl a] = 1.46 ± 1.60 mg chl m^{-3} at 50°N vs 62 m and 1.40 ± 1.21 mg chl m^{-3} at 50°S). At northern polar latitudes, DMs are shallow and intense (median depth = 26 m and [Chl a] = 3.45 ± 4.60 mg chl m^{-3}). In contrast, at high latitudes of the Southern Hemisphere, DMs are less shallow and intense (*e.g.* median depth = 70 m and 1.81 ± 2.57 mg chl m^{-3} at 70°S).

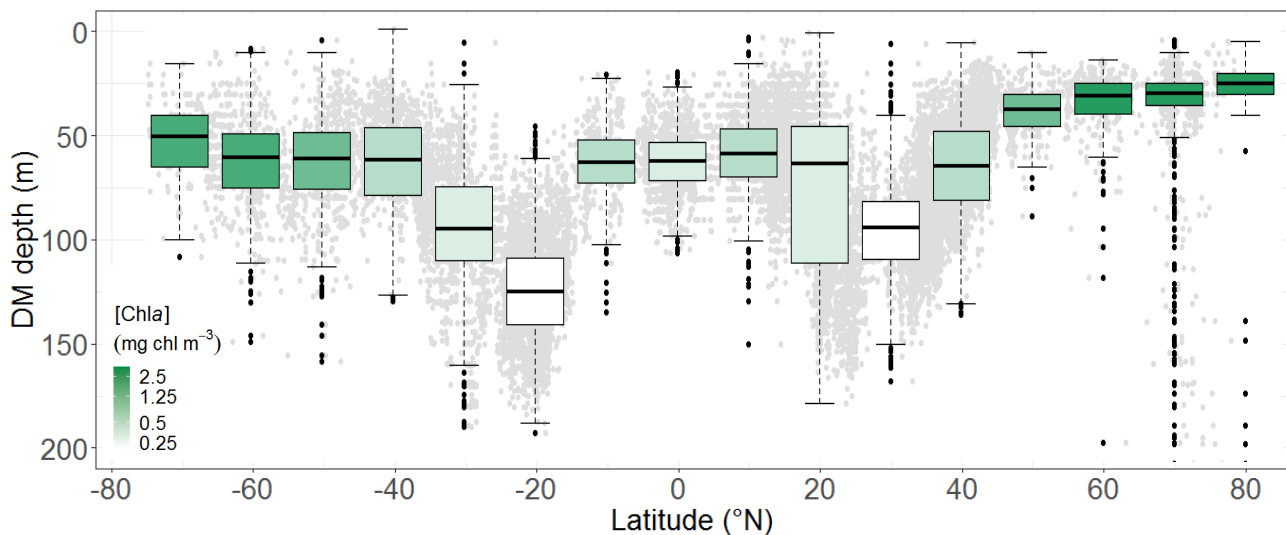


Figure 30. DM depths (grey dots) and their quartile diagrams per 10° latitude. The mean [Chl a] at the DM depth is color-coded with a white-green log scale.

b_{bp} vs [Chl a] relationship at Deep Maxima depth

The relationships between [Chl a] and b_{bp} at DM depth are potentially informative about how actual changes in phytoplankton biomass (in terms of carbon, as tracked by b_{bp}) may drive the magnitude of [Chl a] increase. In open-ocean waters whose optical properties are essentially driven by [Chl a] and their byproducts (concept of case 1 waters, Morel & Prieur, 1977; Morel, 1988), these properties are generally analyzed against [Chl a], through the use of power-law functions (*e.g.* Gordon & Morel, 1983; Loisel & Morel, 1998). Here, we used a similar approach to assess the degree of dependence of b_{bp} on [Chl a] at DM depth for all the DMs and for their two types (*i.e.* DAM and DBM) at a global scale. To remove the influence of extreme and/or underrepresented profile intensities, this analysis was based on a density grid (SI, Annex 1, Text. S4). The relationship observed for DBMs nearly mirrors the relationship for DMs and differs markedly for DAMs (Fig. 31). Indeed, DAM data mostly correspond to the lower part (low [Chl a]) of the distribution, while DBMs constitute the higher part (SI, Annex 1, Fig. S13). The relation between b_{bp} and [Chl a] at DM depth is steeper for DBMs compared to DAMs with exponents of 0.86 and 0.59, respectively. This result confirms that [Chl a] increase among DBMs is tightly linked to an increase in cellular carbon. Note that an exponent close to one would attest that carbon content increases with [Chl a] content through a constant carbon-to-[Chl a] ratio. This is actually not strictly the case, and the 0.86 exponent in fact reflects a progressive decrease of the phytoplankton carbon-to-[Chl a] ratio with increasing [Chl a] at DM depth. The result here is very likely to be due to a change in phytoplankton communities, with [Chl a] increasing as a shift occurs from picophytoplankton-dominated (low [Chl a]) to diatom-dominated (high [Chl a]) communities.

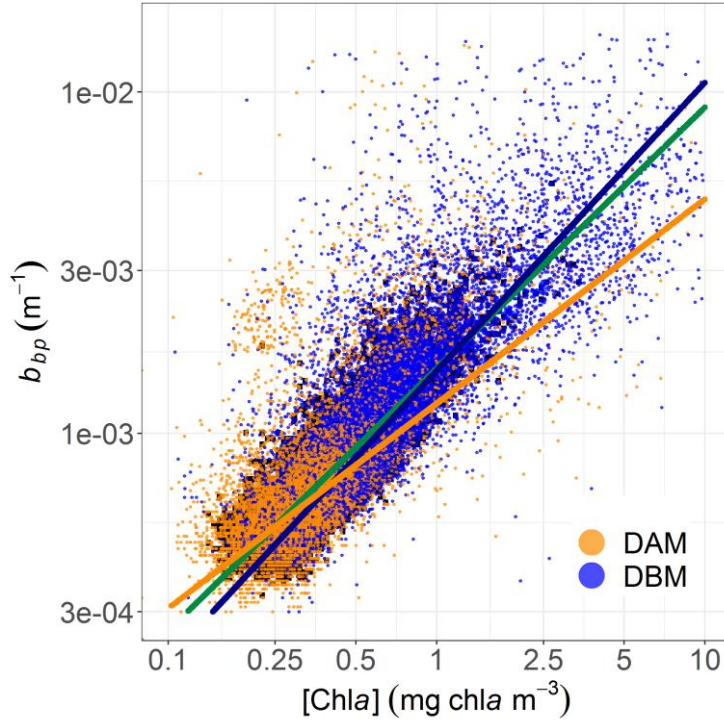


Figure 31. Relationship between b_{bp} and $[Chla]$ at the DM depth for DMs (green), DBMs (blue), and DAMs (orange). The lines represent the power-law relations between both parameters for profiles where the density parameters have more than 4 values (shaded background): $b_{bp} = 0.00163 [Chla]^{0.80688}$ ($N = 1648$; $R^2_{adj} = 0.73$) for the DMs (green); $b_{bp} = 0.00152 [Chla]^{0.85068}$ ($N = 325$; $R^2_{adj} = 0.75$) for the DBMs (blue); and $b_{bp} = 0.00121 [Chla]^{0.59386}$ ($N = 710$; $R^2_{adj} = 0.55$) for the DAMs (orange).

Region clustering based on Deep Maxima properties

To further investigate the coherent spatial and seasonal patterns revealed in the above global observations, we chose to classify the 28 regions into four groups (K-Means clustering, SI, Annex 1, Fig. S12). This classification was based on similarities in four DMs properties: DM depth, mean $[Chla]$ at the DM depth, proportion of DM and of DBM profiles (both implicitly encompassing the proportion of DAM profiles). The main DM characteristics of each of these four groups are evidenced in **Fig. 32**. The first group (orange, called Deep Acclimation Zones (DAZ)), is distinguished by having the weakest (0.42 ± 0.06 mg chla m^{-3}) and deepest (107 ± 21 m) DMs with the highest yearly occurrence (86 ± 9 %); it is essentially composed of DAMs (DBM occurrence of only 34 ± 17 %). The second group (blue, Deep Biomass Zones (DBZ)) also presents a high proportion of DMs (78 ± 14 %) occurring at shallower depths (57 ± 8 m) with intermediate intensities (1.07 ± 0.77 mg chla m^{-3}) and the highest proportion of DBM profiles (54 ± 14 %). The third group (brown, Ghost Zones (GHOZ)) exhibits the lowest occurrences of DMs and DBMs (respectively 14 ± 10 % and 8 ± 6 %) with intermediate

intensities ($1.36 \pm 0.6 \text{ mg chl}a \text{ m}^{-3}$) and located at intermediate depths ($64 \pm 10 \text{ m}$). The fourth group (purple, Shallow DM Zones (SHAZ)) also shows a low occurrence of DMs and DBMs ($17 \pm 15 \%$ and $8 \pm 6 \%$) which are shallow ($37 \pm 6 \text{ m}$) and cover a wide spread of high intensities ($2.38 \pm 1.55 \text{ mg chl}a \text{ m}^{-3}$).

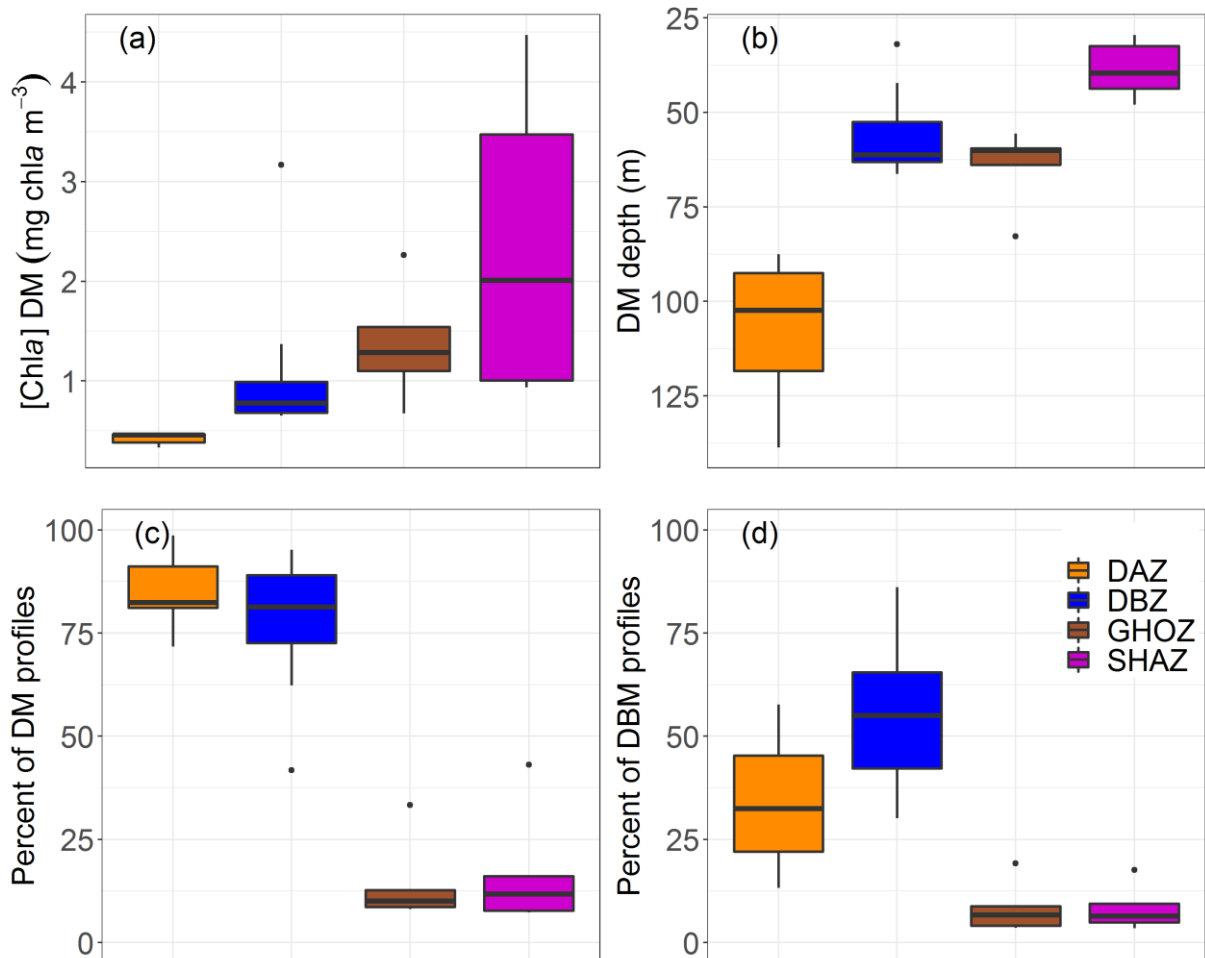


Figure 32. Quartile diagrams of DM characteristics for the four groups from the 28 clustered regions: (a) mean [Chla] at DBM depths, (b) mean DBM depths, (c) mean percentage of DM profiles, and (d) mean percentage of DBM profiles.

The resulting classification of the 28 regions into four groups with coherent DM patterns follows, with only a few exceptions, a clear global latitudinal distribution (**Fig. 33**). The SHAZ group encompasses most northern regions (the north subpolar gyres NASPG and NPSPG, the east Greenland waters NS, and ARCT), and the Black Sea (BKS). The GHOZ group includes all the Southern Ocean waters (STZ, SAZ, PFZ and ASZ_SIZ) as well as the North Atlantic Current (NAC). The DAZ group includes most oligotrophic waters (the five subtropical gyres, NASTG, SASTG, NPSTG, SPSTG, SISTG, the Archipelagos waters, ARCH, the Eastern Basin

of the Mediterranean Sea, EMS). The DBZ group includes most equatorial and subequatorial waters (ASEW, PSEW, IOMZ, IEQ, SCS, MOONS, AUSW) as well as Baffin Bay, the Red Sea, and the Western Mediterranean Basin (BAFF, RDS and WMS).

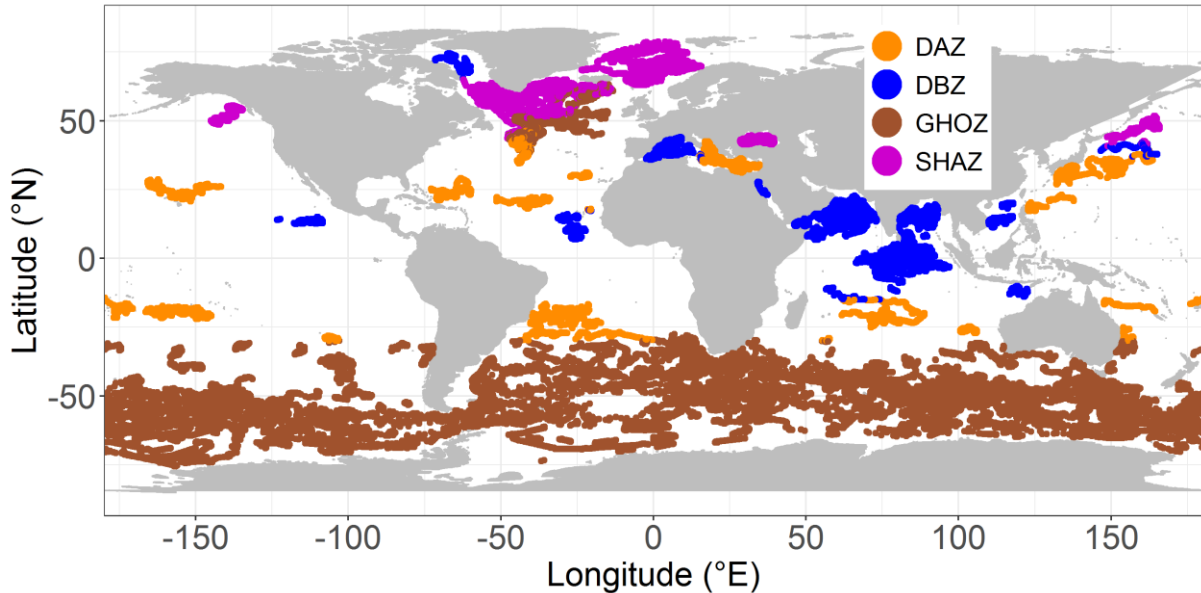


Figure 33. Spatial distribution of the global dataset clustered into four groups according to metrics relevant to DM characteristics (mean DM intensities, DM depths, DM and DBM occurrence).

Global drivers of Deep Maxima

Daily light availability in the mixed layer: a primary indicator of Deep Maxima presence

The mean daily PAR within the mixed layer (\overline{iPAR}_{ML}) is used to investigate the potential impact of light availability in the upper layer of a profile on DM occurrence at depth (**Fig. 34**). This metric choice allows the comparison of profiles from different trophic regimes (*i.e.* with different Chl_a concentrations) and physical regimes (with different mixed layer (ML) thicknesses) to find out how these may drive light attenuation within the ML and subsequent availability at DM depth. Profiles with DMs are characterized by higher \overline{iPAR}_{ML} ($29 \pm 14 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) than profiles without maxima ($11 \pm 13 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). The two distributions are significantly different (Wilcoxon test, $p\text{-value} < 2.2 \cdot 10^{-16}$). We note that the \overline{iPAR}_{ML} at DMs is not significantly different for the four clustered groups or regions (data not shown).

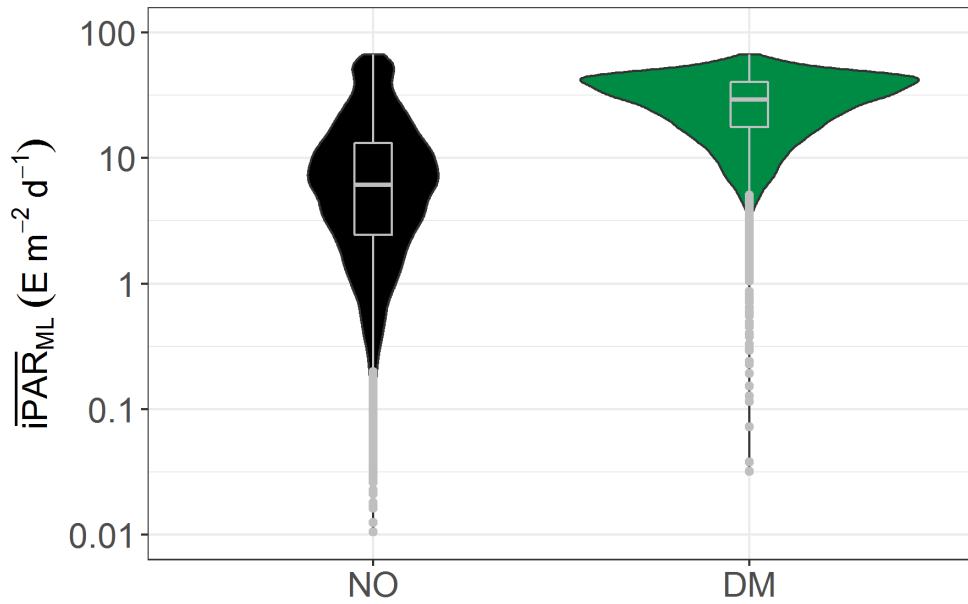


Figure 34. Quartile diagrams and density plots of the mean daily PAR in the mixed layer (\overline{iPAR}_{ML}) for DM (green) and NO profiles (black).

Deep Maxima depth and surface [Chla]

The surface $[Chla]_{sat}$ measured by remote sensing gives an index of phytoplankton-driven light attenuation in the upper-water column that ultimately controls light availability at DMs. As shown by Mignot *et al.* (2011) on a HPLC $[Chla]$ dataset, the depths of DMs are clearly related to the surface $[Chla]$, with low surface $[Chla]$ associated to deep DMs and reciprocally. We revisit and extend this relationship here (**Fig. 34**) by drawing on the database of BGC-Argo observations coincident with $[Chla]$ measurements from satellite ($[Chla]_{sat}$). This relationship is well characterized by a two-degree polynomial function using a density grid (as in section *b_{bp} vs [Chla] relationship at Deep Maxima depth*). The global relationship between the $[Chla]_{sat}$ and DM depth obtained generally matches the one determined by Mignot *et al.* (2011) (for the values 0.02, 0.2 and 2 mg chla m⁻³, we obtained the respective DM depth values of 25, 53 and 166 m, compared to 22, 50 and 178 m for Mignot *et al.* (2011). Additionally, the global relationship can be divided into two segments around a threshold of 0.1 mg chla m⁻³. For $[Chla]_{sat}$ values below 0.1 mg chla m⁻³ (deeper DMs) which correspond to oligotrophic waters, the data distribution shows a small decrease in $[Chla]_{sat}$ driving a significant increase in the deepening of DMs. Above 0.1 mg chla m⁻³, the relationship is less steep. We note that the 0.1 mg chla m⁻³ threshold corresponds to waters dominated by DBZ profiles (SI, Annex 1, Fig. S14).

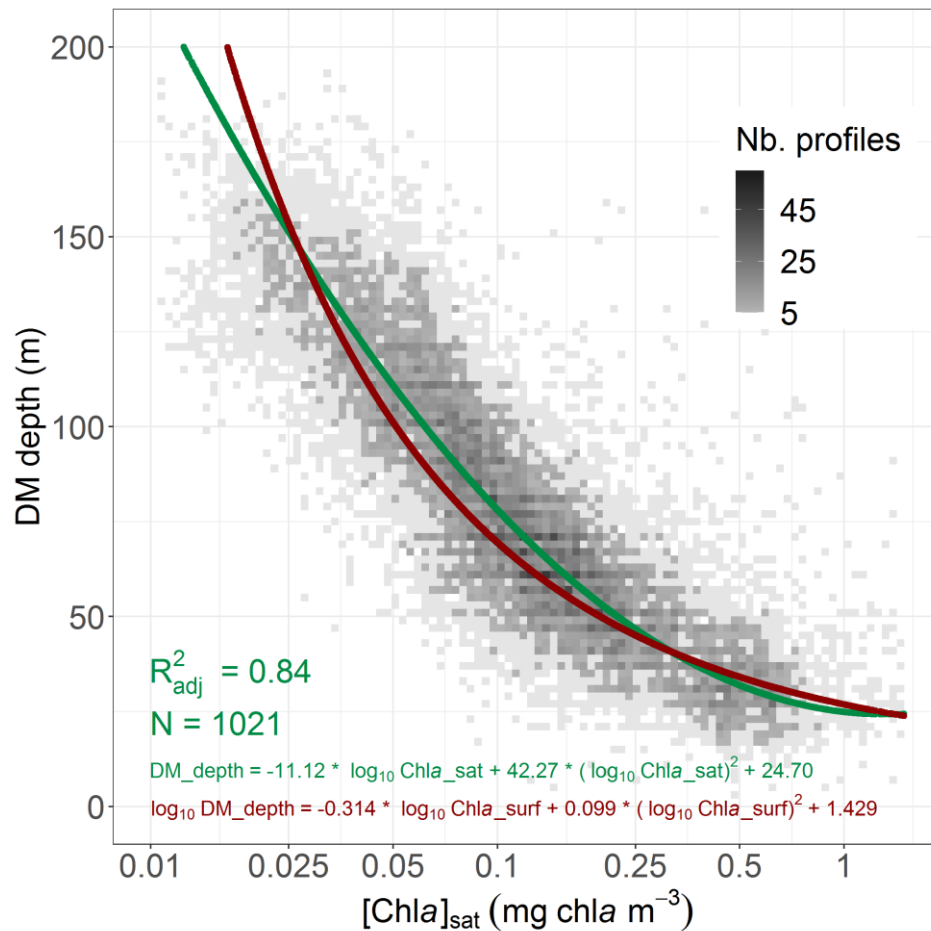


Figure 35. Density of DM depth as a function of [Chla] surface concentration derived from monthly satellite match-ups with the corresponding profiles [Chla]_{sat}. The relationship between both parameters is assessed through a two-degree polynomial function (green curve) based on data where density-field squares have at least 5 values (scale of dark grey). The two-degree polynomial function proposed by Mignot *et al.* (2011) on the basis of the surface [Chla] derived from float profiles is represented as a red curve.

Environmental conditions in the four typical zones

We compared the environmental conditions at the DM depth in the four zones, on the basis of four metrics chosen to represent the characteristics of light and nutrient fields and their interactions in the vicinity of the DM depth (**Fig. 36**).

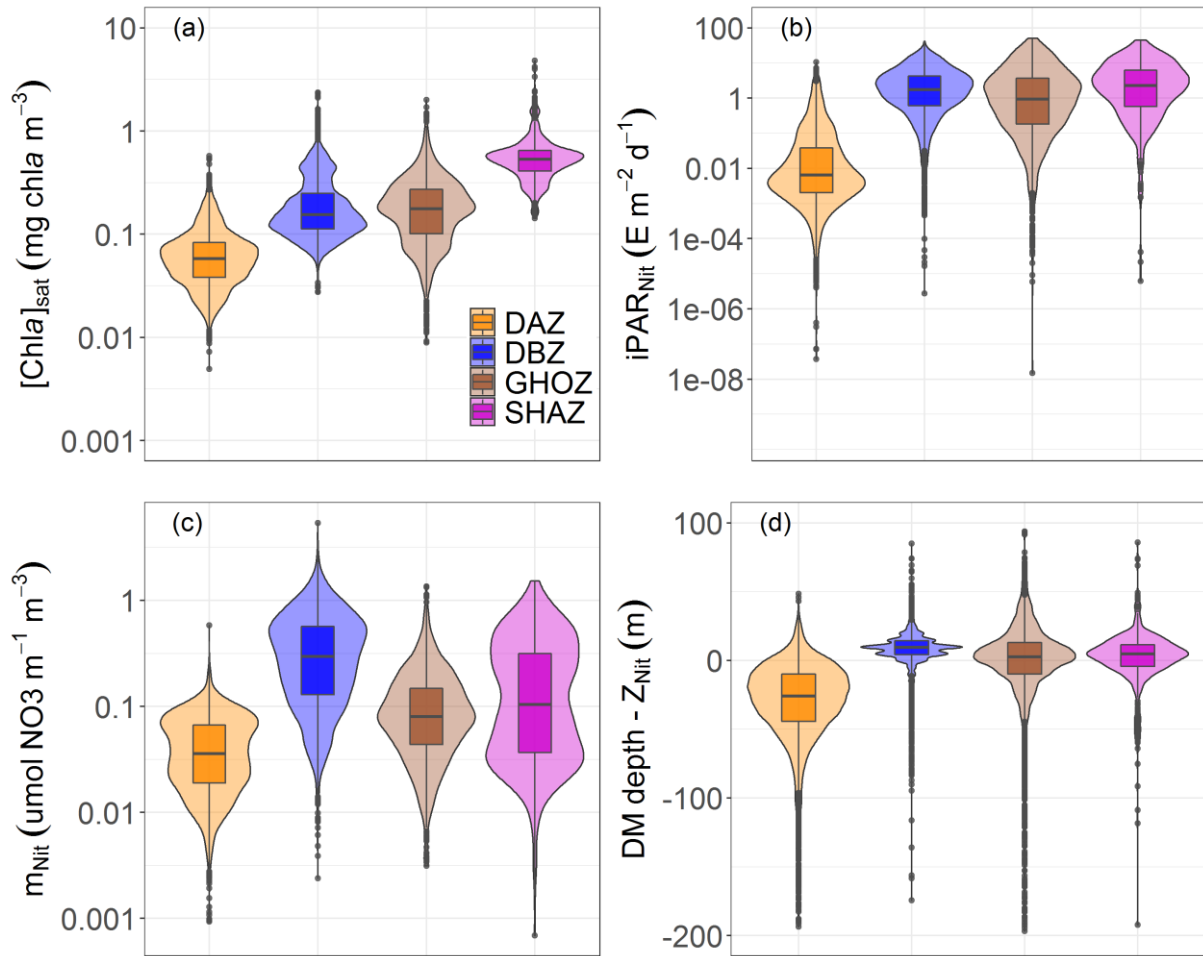


Figure 36. Quartile diagrams and density plots of the environmental characteristics of DM profiles according to the four groups from the 28 clustered regions: (a) surface $[Chla]_{sat}$ from satellite observations, (b) $iPAR_{Nit}$ at the nitracline depth ($iPAR_{Nit}$), (c) steepness of the nitracline (m_{Nit}), and (d) difference between the DM and the nitracline depths.

Surface $[Chla]_{sat}$

The surface $[Chla]_{sat}$, as described in section *Deep Maxima depth and surface [Chla]*, gives an estimate of the trophic status prevailing in each zone (**Fig. 36 a**). It is the most intense for SHAZ ($0.59 \pm 0.38 \text{ mg chla m}^{-3}$) followed by GH0Z and DBZ (respectively 0.21 ± 0.38 and $0.22 \pm 0.18 \text{ mg chla m}^{-3}$), the latter two groups not being significantly dissociated (Mann-Witney test, p-value of 0.31). DAZ clearly presents the lowest values typical of oligotrophic conditions ($0.07 \pm 0.05 \text{ mg chla m}^{-3}$).

Daily PAR at the nitracline depth

The daily PAR at the nitracline depth ($iPAR_{Ncline}$) is a metric to assess the potential productivity associated with a DM (**Fig. 36 b**). This value is the highest for SHAZ ($5.0 \pm 7.0 \text{ E}$

$\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$). Next come DBZ and GHZ with intermediate values (mean of $3.3 \pm 4.3 \text{ E m}^{-2}\text{d}^{-1}$ and $3.7 \pm 6.8 \text{ E m}^{-2}\text{d}^{-1}$, respectively), and finally DAZ with the lowest ($0.1 \pm 0.5 \text{ E m}^{-2}\text{d}^{-1}$). The four values are significantly different from one another (Mann-Witney test, highest p-value of 0.04 for DBZ and GHZ).

Nitracline steepness

Nitracline steepness is a proxy for the intensity of the vertical diffusive nitrate flux from enriched deep layers toward the surface (**Fig.36 c**). It is highest for DBZ ($0.40 \pm 0.37 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-1} \text{ m}^{-3}$) and SHAZ ($0.22 \pm 0.25 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-1} \text{ m}^{-3}$), followed by GHZ ($0.11 \pm 0.12 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-1} \text{ m}^{-3}$), and finally DAZ ($0.05 \pm 0.03 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-1} \text{ m}^{-3}$). The four values are significantly different from one another (Mann-Witney test, highest p-value of $2.9 \cdot 10^{-11}$ for SHAZ and GHZ).

Position of the Deep Maximum depth in relation to the nitracline depth

The position of the DM with respect to the nitracline depth indicates the DM's closeness to the nutrient resource (**Fig. 36 d**). In DBZ and SHAZ, the DM is located below the nitracline (respectively $8 \pm 15 \text{ m}$ and $1 \pm 28 \text{ m}$). In contrast, it is above the nitracline ($-14 \pm 70 \text{ m}$) in GHZ, while the DM in DAZ is the furthest from the nitracline ($-39 \pm 60 \text{ m}$). The values of this metric for each of the four zones are significantly different (Mann-Witney test, highest p-value of $1.38 \cdot 10^{-8}$ for DBZ and SHAZ).

Seasonal approach to the stratified zones

Deep Maximum evolutions with light and nutrient fields

Key environmental conditions drive DM dynamics in each of the four main zones (previous section). Here, we assess the seasonal variability of these drivers as a way to confirm their potential significance at even smaller temporal scales. For this purpose, we focused only on the two zones with the maximum occurrences of DMs (DBZ and DAZ, **Fig. 32**) and chose one specific region for each group: the ASEW for the DBZ and the NASTG for the DAZ, both regions being located in the same oceanic basin and representative of both DM features (SI, Annex 1, section Text. S5 and Fig. S15). In each region and regardless of the year (**Fig. 37**), we estimated the mean monthly depths of DM, nitracline and $20 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ isolume (iPAR_{20}) for representative floats (SI, Annex 1, section Text. S5 and Fig. S16).

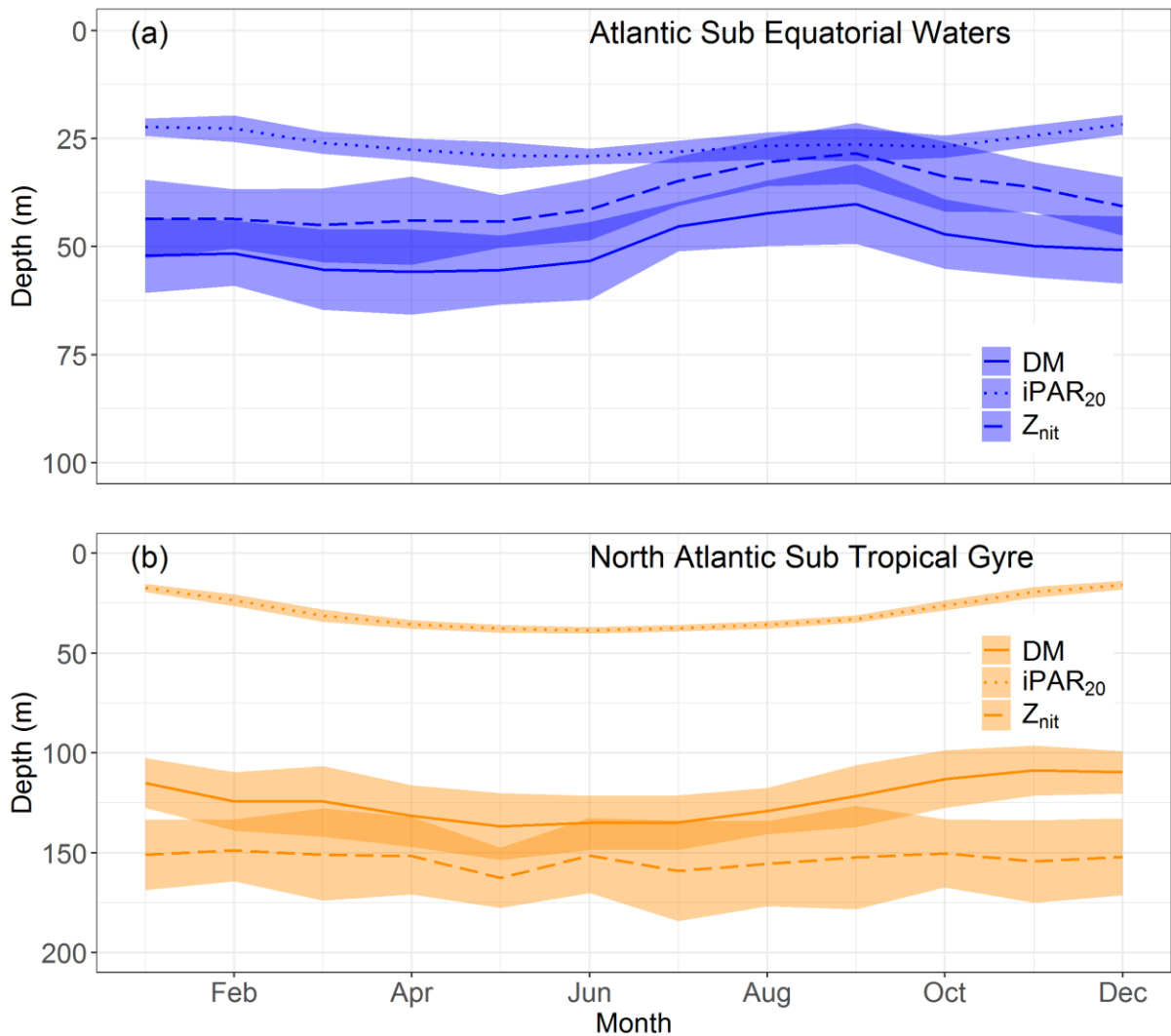


Figure 37. Mean and standard-deviation yearly climatology of the DM depth, the depth of the iPAR 20 E m⁻² d⁻¹ isocline and the nitracline depth for the floats representative (a) of the Deep Biomass Zone, and (b) of the Deep Acclimation Zone.

In the NASTG, the nitracline depth remains stable throughout the year (153 ± 4 m). The iPAR₂₀ deepens from the winter to summer solstice (16 ± 2 m in December to 38 ± 2 m in June), with the DM depth following a similar trend (110 ± 11 m in December to 137 ± 18 m in May). The mean difference between these two depths is 94 ± 4 m over the year. The spring period corresponds to the time when DMs draw closer to the nitracline.

In the ASEW, the iPAR₂₀ shows the same seasonal pattern as in the STG, but with a lower seasonal amplitude (22 ± 2 m in December to 29 ± 3 m in June). The DM follows a different trend, shallowing from winter (mean of 52 ± 9 m in January) to the end summer (40 ± 9 m in September). The nitracline is located above the DM (yearly mean of 11 ± 2 m) and follows the same trend (shallows from 44 ± 9 m in January to 28 ± 7 m in September), reaching the iPAR₂₀ during summer.

Seasonal Shapes of [Chla] and b_{bp} profiles

To study the vertical distribution of [Chla] and b_{bp} and their seasonal evolution, we calculated their median profiles per season (**Fig. 38**). Each [Chla] and b_{bp} couple profile was first interpolated at a one-meter resolution between 0 and 300 m, and further normalized by subtracting the DM depth from each profile depth. At each depth, the median, the first and the third quartiles were calculated for both parameters.

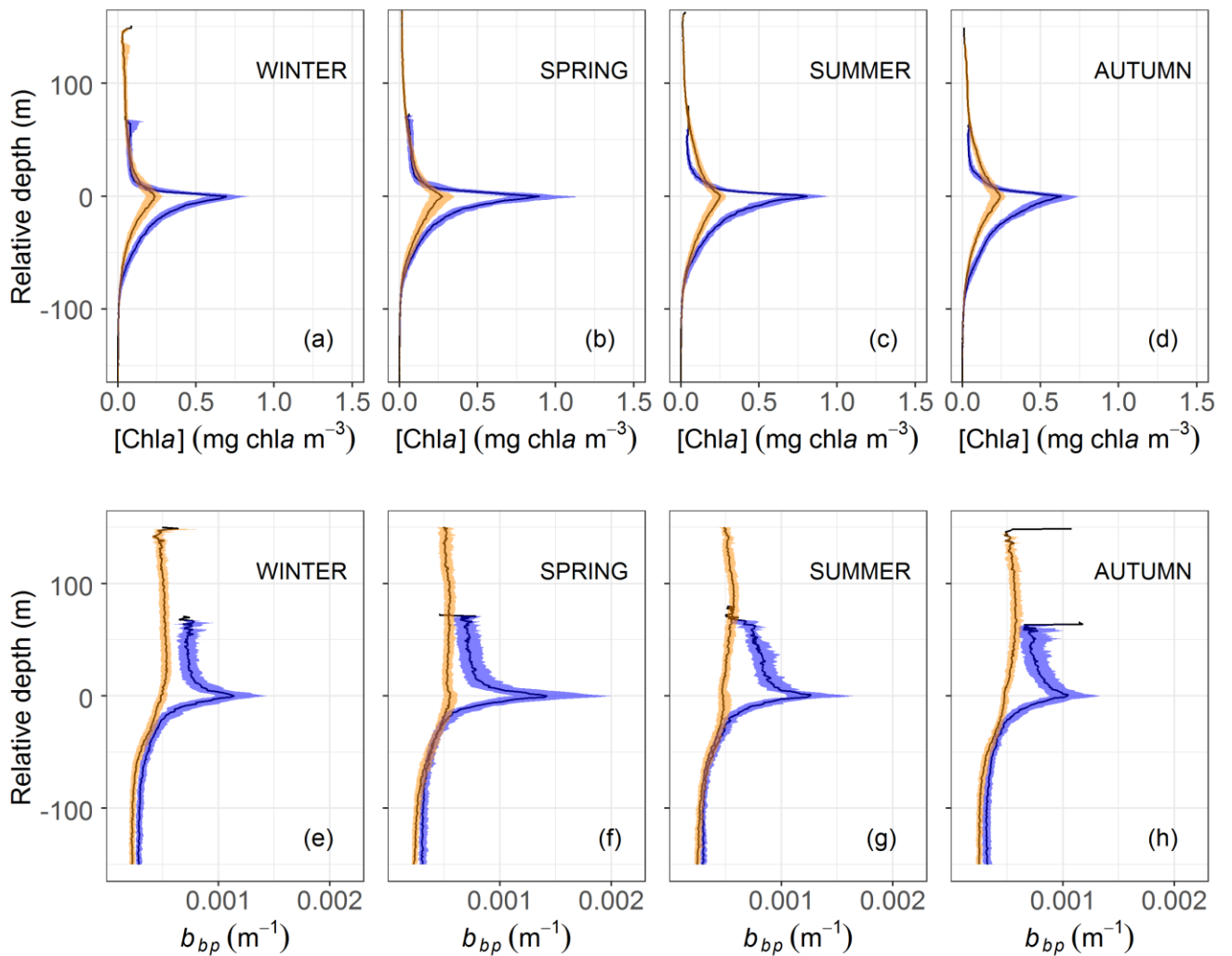


Figure 38. Vertical relative profiles with respect to DM depth for the floats representative of DAZ (orange) and DBZ (blue). The median, first and third quartiles of [Chla] (a-d) and b_{bp} (e-h) are represented for each season: winter (December-February); spring (March-May); summer (June-August); autumn (September-November).

The two regions also differ in the vertical shapes of both [Chla] and b_{bp} profiles and their respective seasonality. In the ASEW, the vertical shape of [Chla] and b_{bp} is asymmetric, with a steeper increase of both parameters from the surface to the DM depth, than from the DM depth to bottom. Both shapes sharpen from autumn to spring, as the mean [Chla] and b_{bp} increase at the DM depth (respectively from 0.63 to 0.90 mg chla m⁻³ for [Chla], and from 10.4 10⁻⁴ to 14.2 10⁻⁴ m⁻¹ for b_{bp}). Meanwhile, in the NASTG, the mean depth-normalized [Chla] profiles show a symmetric vertical structure around the DM depth, also with sharpening reaching a peak in autumn (from 0.24 mg chla m⁻³ in autumn to 0.27 mg chla m⁻³ in spring). On the other hand, the b_{bp} profiles in the NASTG do not present a mean global shape through the year. In winter, the b_{bp} vertical distribution displays no mode while in spring, it presents an increase around the DM depth (5.5 10⁻⁴ m⁻¹). This maximum shifts to 10 m below the DM depth in summer, and a second mode of higher intensity appears around 75 m above the DM depth. In autumn, the deeper mode weakens and a local minimum in the b_{bp} concentration appears at the DM depth (4.8 10⁻⁴ m⁻¹).

3.3.4 Discussion

This study uses the global BGC-Argo float network to assess: (1) DM presence and types (DAMs/DBMs) at a global scale and (2) the environmental drivers prevailing in the formation and maintenance of DMs. The conditions under which a DM and its typology are studied here refer to the theoretical framework of the Typical Stable Water Systems (TSWS) defined by Cullen (2015): water structures presenting stable enough conditions (*i.e.* in terms of intensity of the stratification and endurance of the latter, Estrada *et al.*, 1993) to lead to the establishment of a two-layer system (Dugdale, 1967; Voituriez & Herbland, 1979; Hodges & Rudnick, 2004; Beckmann & Hense, 2007) with nutrients depleted in the upper layer (Herbland & Voituriez, 1979; Cullen, 2015) and vanishing irradiance in the deeper layer. These two-layer systems represent a challenging environment for phytoplankton growth (Kemp *et al.*, 2000) depending on the degree of (co-)limitation of both factors (Beckmann & Hense, 2007; Cullen, 2015; Hodges & Rudnick, 2004). The characteristics of the two fundamental resources for phytoplankton (*i.e.* iPAR availability in the MLD, driven by [Chla]_{sat}, and nitracline depth and steepness) and their interaction (estimated by the iPAR at the nitracline depth) were defined for the four DM types as well as the way in which they influence their different features (*i.e.* their typology, position and magnitude).

Global Deep Maxima assessment

The oceanic regions sampled by BGC-Argo floats cover a wide range of trophic statuses and hydrographic regimes in the global open ocean: from stable oligotrophic regions (*e.g.* subtropical gyres) to highly dynamic and productive ones (*e.g.* north subpolar gyres), and also including semi-enclosed marginal seas (*e.g.* the Mediterranean Sea, Red Sea, South China Sea). A main result from this study is the identification of DAM and DBM presence in the 28 regions, attesting to the ubiquity of these features reflecting the vertical distribution of phytoplankton at a global scale.

Latitudinal and seasonal occurrence are driven by stratification

Primary trends

Even if DMs are identified in each region of our dataset, their presence and typology nevertheless exhibit strong latitudinal dependence, with nearly symmetrical patterns on either side of the Equator. A very clear contrast differentiates low-latitude systems (*i.e.* in equatorial/subequatorial/subtropical waters) from higher-latitudes ones (**Fig. 28**). At low latitudes, DMs emerge as an almost inherent characteristic of [Chl a] profiles, with the highest occurrences recorded at 20°S; at higher latitudes (above 35°), DMs become a rather incidental feature among the measured profiles. This latitudinal delineation confirms previous observations at a regional scale (Kawamiya *et al.*, 2000; DiTullio *et al.*, 2003; Ravichandran *et al.*, 2012; Ardyna *et al.*, 2013; Mignot *et al.*, 2014; Cullen, 2015; Estrada *et al.*, 2016; Thushara *et al.*, 2019; Parslow *et al.*, 2001, Holm Hansen *et al.*, 2004), and is globally coherent with the satellite-based prediction put forward by Silsbe & Malkin (2016): a gradient of increasing occurrences from the poles to the Equator. For high northern latitudes however, the present observations reveal lower DM occurrences than those predicted by Silsbe & Malkin.

This latitudinal gradient in DM occurrence is clearly related to a similar gradient in water-column stability throughout the year. Indeed, rather stable water conditions over time are required for the installation of a two-layer system, a prerequisite to the establishment and maintenance of a sustained DM (Cushing, 1989; Cullen, 2015; Silsbe & Malkin, 2016). Such yearly stability is typical of permanently stratified systems, with weak variations in MLD over the year (Fig. 14). When analyzed as a function of the latitude, the number of months in which profiles presenting a DM feature are dominant (**Fig. 39**, derived from Mignot *et al.* 2014) offers

an indication of the stability of stratification conditions over the year. The duration of the stratification period decreases poleward, combined with an increase in annual MLD amplitude (**Fig. 39**). This latitudinal dependence of stratification conditions is clearly associated with an increasing seasonality of the DM feature (a permanent feature in subequatorial waters, a half-year period in transition latitudes around 30°, and nearly exclusively summer occurrence above 40°, **Fig. 29**). The latitudinal trend in DM occurrence therefore fundamentally reflects the transition from nearly permanently stratified oligotrophic systems, to more dynamic and productive systems. The zone with the highest DM occurrence (0-40° band) is divided into two sub-zones according to the DM types (**Fig. 28**): the subtropical gyres (20-40°) dominated by DAM profiles (with more photoacclimation processes) and the subequatorial zones (0-10°) dominated by DBM profiles (effective biomass accumulation).

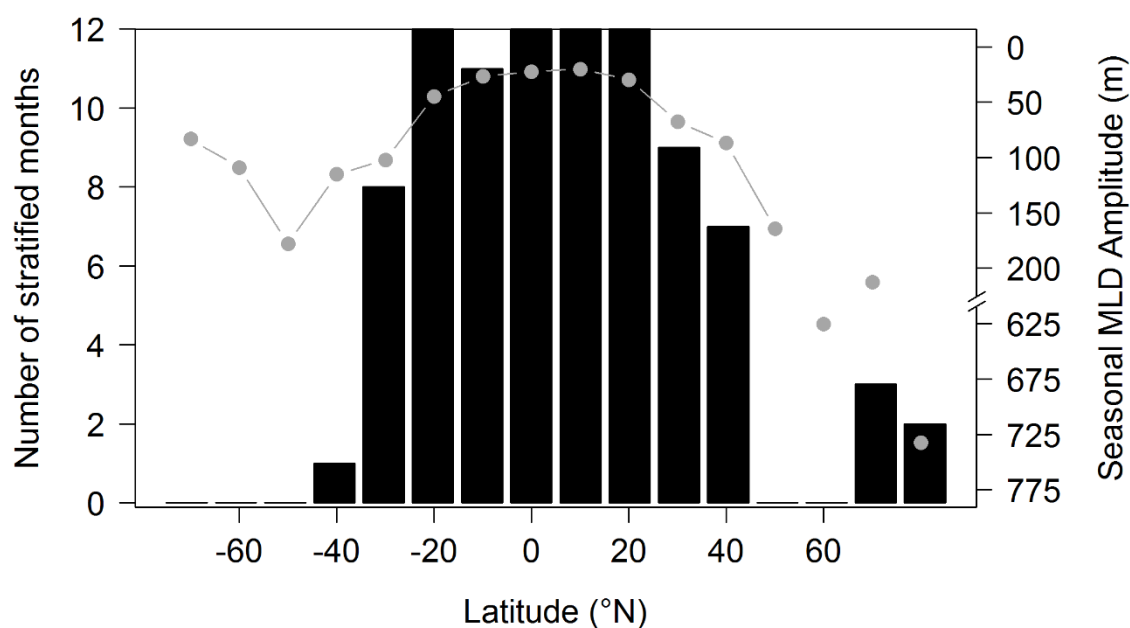


Figure 39 Stratification-period duration (black bars) and seasonal MLD amplitude (grey points and lines) per 10° latitude. The stratification period is calculated for each 10° band as the number of months where the percentage of DM profiles is superior to 50 %. The amplitude is calculated as the difference between the monthly mean shallowest and deepest MLD per 10°-latitude band.

Some nuances on trends

Superimposed on general latitudinal trends, an asymmetry is identified at 30°N and 40°N with higher occurrences of DMs than at the same latitudes in the Southern Hemisphere (**Fig. 28**). This asymmetry reflects a significant contribution of profiles from the Mediterranean Sea to this latitudinal domain (SI, Annex 1, Fig. S17), as well as a higher occurrence of DMs in this sea compared to other regions at similar latitudes (this aspect will be further examined in section *Stratified systems: from photoacclimated to productive deep horizons*).

A second deviation from the global trend is identified at 70°N with a relative peak of DM and DBM occurrence. This local increase is essentially due to the contribution of Baffin Bay profiles (SI, Annex 1, Fig. S18), mostly acquired from summer to late autumn during ice-free conditions (at higher temporal resolution than during ice-covered conditions: indeed, 90% of these profiles were acquired from June to October). In Baffin Bay, this period is characterized by an elevated occurrence of DBM profiles, in contrast with other regions at similar latitudes (cf. section *Stratified systems: from photoacclimated to productive deep horizons*).

Daily PAR in the mixed layer: an index for the presence of Deep Maxima

Overall, the establishment and maintenance of a DM require the daily PAR within the mixed layer \overline{iPAR}_{ML} , to be above a $15 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ threshold (**Fig. 24**). This global threshold integrated over the ML is equivalent to a threshold of $0.5 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at the base of the ML (Silsbe & Malkin, 2016) or $0.1 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ at the DCM depth (Mignot et al, 2014). Note that these criteria signify that a minimum daily photon dose is required at a given depth or within a layer for a DM to occur and be maintained, implicitly disqualifying any criteria based on relative light (*e.g.* euphotic zone depth defined at the depth where remains 1 % of surface PAR). The \overline{iPAR}_{ML} additionally presents the advantage of more mechanistically addressing the link between upper-water-column processes and the establishment of DMs (Mignot *et al.*, 2014), especially when considering regional and seasonal scales. The \overline{iPAR}_{ML} is driven by the combination of three factors: the amount of light at the ocean surface (Morel *et al.*, 2010); the thickness of the ML; and finally, light attenuation within the ML (Mignot *et al.*, 2014). Surface PAR is both latitude- and season-driven: with increasing latitudes, the surface iPAR becomes lower and the amplitude of the seasonal circadian cycle intensifies). Similarly, variations in ML thickness are primarily latitude- and season-driven (Kara *et al.*, 2003; de Boyer Montégut *et al.*, 2004). Light attenuation within the mixed layer is regulated by the concentration of optically-significant

substances which, in the open ocean, consist of phytoplankton and covarying material (*e.g.* non-algal particles, colored dissolved organic matter). It is interesting to note that through photoacclimation, phytoplankton regulates chlorophyll content within the ML, and consequently exerts a feedback mechanism on light attenuation. Indeed, under \overline{iPAR}_{ML} (*e.g.* winter), [Chl a] content per phytoplankton biomass in the ML is higher, and the inverse applies for for high \overline{iPAR}_{ML} (Letelier *et al.*, 1993; Winn *et al.*, 1995; Mignot *et al.*, 2014). In other words, physically-driven mechanisms (MLD, surface PAR) of light availability within (and below) the ML are amplified by phytoplankton photoacclimation. Physical and biological processes can thus work together to control the potential light available for DM development at depth over a range of conditions falling between two well-characterized endpoints. In high-latitude environments, either a deep ML and low light in winter or surface bloom in spring-summer will drastically lower the \overline{iPAR}_{ML} (Wroblewski, 1989). Conversely, in subequatorial and subtropical waters, these three factors will be more favorable to higher and more stable levels of \overline{iPAR}_{ML} , especially during summer months (similar to what was shown by Silsbe & Malkin (2016), looking at the $iPAR$ at the MLD). In between these two situations there exist a multitude of regional and seasonal nuances that preclude the establishment of DMs and that will be further examined in following sections.

Trophic status: an index of Deep Maxima depth and intensity and of Deep Acclimation Maxima occurrence

The establishment and maintenance of a DM at a given depth require a minimum daily photon dose (**Fig. 24**), which in turn is controlled by upper-ocean processes. A way to synthetically assess this link is to use DM depth as the metric for the depth where light requirements are still satisfied while using the chlorophyll content in the upper layer as the metric for upper processes controlling light availability at depth. At a global scale, the DM depth is clearly related to surface [Chl a] (**Fig. 35**), here measured by satellite [Chl a]_{sat}, to obtain a metric independent from float measurements. The depth of the DMs presents a continuous range from nearly 200 m (in the southern subtropical gyres) up to less than 20 meters deep (*e.g.* in the north subpolar gyres) — a range in agreement with the results of Mignot *et al.* (2011) (we recall here that the DM detection method excludes the identification of DMs shallower than 15 m). The [Chl a]_{sat} spans nearly two orders of magnitude (0.01-1 mg chl a m⁻³), whose upper range roughly corresponds to the surface [Chl a]_{sat} threshold above which no DM can develop, essentially because of light limitation.

The latitudinal distribution of DM depth (**Fig. 30**) mirrors the occurrence of DAMs (**Fig. 28** and **29**): very low DAM occurrence at high latitudes, reduced occurrence at relatively shallow depths in subequatorial waters, and high occurrence at great depth in subtropical areas. This overall pattern suggests that increasing DM depths and oligotrophic status (low $[Chla]_{sat}$, **Fig. 36**) are linked and associated with an increasing proportion of DMs with a photoacclimation origin.

DM intensities cover a continuous range (**Fig. 31** and **32**), from less than $\sim 0.3 \text{ mg chla m}^{-3}$ and $b_{bp} \sim 6 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ for weaker DMs (*i.e.* subtropical gyres, consistent with the values described in Mignot *et al.* (2014)) to $\sim 10 \text{ mg chla m}^{-3}$ and $b_{bp} \sim 10^{-2} \text{ m}^{-1}$ for the most intense (*i.e.* in the high northern latitudes, see SI, Annex 1, **Fig. S18 a**) with $[Chla]$ values in the range found in Baffin Bay by Martin *et al.* (2010).

The magnitude of $[Chla]$ in a DM is more related to its depth in stratified regions (*i.e.* between 30°S and 40°N , **Fig. 40**) than at higher latitudes, with increasing values as the DM shallows. What this implies is that, for these latitudes, trophic status (*i.e.* the $[Chla]_{sat}$) is a potential proxy for DM intensity, suggesting the possibility of further exploiting remote-sensing observations to derive the DM magnitude.

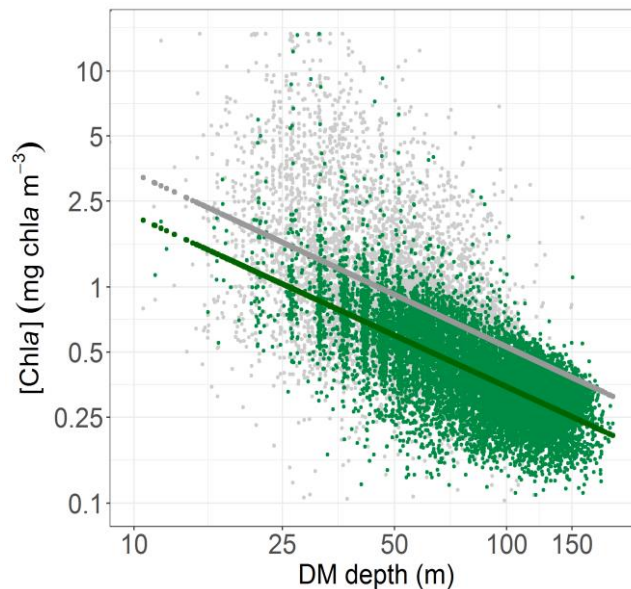


Figure 40. Magnitude of $[Chla]$ at the DM as a function of DM depth. Green dots: locations between 30°S and 40°N , where annual DM occurrence is higher than 50 % (see **Fig.28**). Grey dots: outside the 30°S - 40°N domain. The lines represent the power-law relations between both parameters: $[Chla] = 21.416 \text{ DM_depth}^{-0.8394}$ ($N=3570$; $\text{Adj.R}^2=0.24$) for the outside 30°S - 40°N domain (grey line); $[Chla] = 13.184 \text{ DM_depth}^{-0.7909}$ ($N=12838$; $\text{Adj.R}^2=0.47$) for the 30°S - 40°N domain (green line).

High-latitude Deep Maxima systems

The clustering of regions on the basis of DM characteristics (intensity, depth and typology of the occurrence) condenses the above observations into four typological groups (**Fig. 32**). These groups define four representative zones whose global distribution essentially follows a latitudinal pattern (**Fig. 33**): the high latitudes in both hemispheres, where DM occurrence is weak, and low-latitude stratified areas, with two zones respectively dominated by DAM and DBM profiles.

SHAZ: sporadic and event-driven Deep Maxima

The so-called Shallow Maxima Zone gathers most high-latitude regions in the north hemisphere (except for Baffin Bay, classified in the DBZ region), and the Black Sea. Except in the case of the latter, the DM here exhibit four main characteristics, being: temporally restricted to a few summer months (**Fig. 29** and **32**, and SI, Annex 1, Fig. S19 and S20); intense ($\sim 2 \text{ mg chl}a \text{ m}^{-3}$); shallow ($\sim 35 \text{ m}$); and spatially sparse. They occur exclusively in late spring and summer and correspond to mesotrophic to eutrophic water types, with higher $[\text{Chl}a]_{\text{sat}}$ ($\sim 0.6 \text{ mg chl}a \text{ m}^{-3}$, **Fig. 36**) — observations that confirm previous assessments of summer DM occurrence in high-latitude environments of the Northern Hemisphere (Anderson, 1969; Kawamiya *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2000; Martin *et al.*, 2010; Ardyna *et al.*, 2013). These regions are characterized by strong seasonality in physical forcing and biogeochemical response, that establish conditions preventing DM development (*e.g.* winter deep mixing, spring blooms, rapid surface irradiance decrease and deepening of the mixed layer in autumn). As a consequence, only a restricted time period around the summer solstice allows DM development. Here, the DMs appear to be associated with very shallow MLDs (**Fig. 41 a**) which, combined to the bloom's decline at the surface (allowing more light penetration at depth) (**Fig. 41 b**), ultimately results in a high \overline{iPAR}_{ML} ($\sim 25 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (**Fig. 41 c**). Over this short time period, DMs in SHAZ thus appear to benefit from nearly optimal environmental conditions allowing enhanced biomass (and predictably, production) (**Fig. 32**): high $iPAR$ at the nitracline depth (**Fig. 36**) associated with a flat nitracline (which suggests enhanced vertical exchanges at the nitracline depth), resulting in a DM developing precisely at the nitracline level. The phytoplankton in these DMs thus develop where both light and nutrient resources are synergistically favorable for growth. A question that can nevertheless be raised is why, in such favorable conditions, phytoplankton does not develop above in the mixed layer where nitrates are still available (**Fig. 41 d**). The likely cause is a limitation in nutrients other than nitrate, for

example iron (Hopkinson & Barbeau, 2008) or silicate in the specific case of diatoms (Allen *et al.*, 2005; Yool & Tyrrell, 2003).

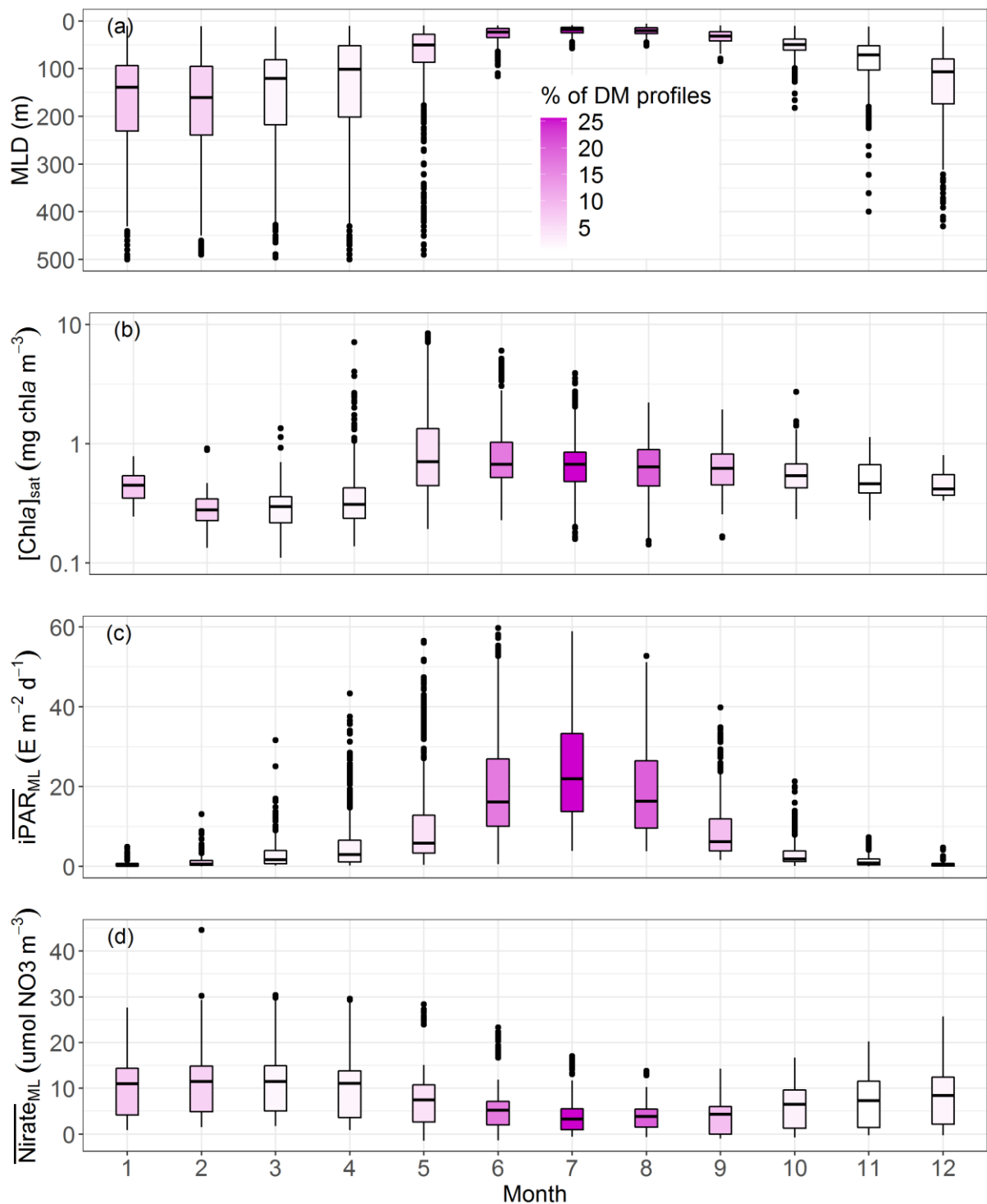


Figure 41. Quartile diagrams of (a) MLD, (b) $[Chla]_{sat}$, (c) mean daily PAR in the mixed layer (\overline{iPAR}_{ML}) and (d) mean nitrate concentration in the ML ($\overline{Nitrate}_{ML}$) per Northern Hemisphere-phased month (regardless of the year) for SHAZ profiles with a monthly occurrence of DM profiles (color gradient). The Black Sea is excluded from this representation.

Interestingly, DMs observed in SHAZ are almost twice more intense than the ones in the DBZ, despite strong similarities in prevailing environmental conditions (**Fig. 38**). Besides possible control by zooplankton, such differences could also potentially arise from differences in the phytoplankton species composing the DMs in the two zones. Indeed, diatoms have often been reported in the DM layer in SHAZ areas (Ondrusek *et al.*, 1991; Hegseth, 1998; Lutz *et al.*, 2003; Hill *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2010;) while more mixed populations including picophytoplankton may shape the DBMs associated with low (Takahashi & Hori, 1984; Partensky *et al.*, 1996; Claustre *et al.*, 1999; Acevedo-Trejos *et al.*, 2013) and mid-latitudes (Marty *et al.*, 2002; Lutz *et al.*, 2003).

Finally, aside from very high biomasses, another intriguing aspect of SHAZ DMs lies in the fact that they remain minor features during the favorable summer window. Their sparseness over this period (**Fig. 32**) implies that conditions for their appearance are not often gathered, possibly reflecting patchiness or instability in prevailing environmental conditions. A number of causes might be advanced. Firstly, considering that the mixed layer is very shallow (**Fig. 41 a**), it is likely to be sensitive to wind stress (*e.g.* Brody & Lozier, 2014). Next, frequent storms, as observed in the area (Lozovatsky *et al.*, 2005), could deepen (even slightly) the ML and destroy the DM intimately associated with it. The DM biomass would subsequently be diluted in the new ML, hence attenuating light and preventing, at least for a while, the establishment of a new DM. Another reason could be mesoscale activity that would favor the uplift of the nutrient field to an even more favorable light environment, hence providing an optimal niche for phytoplankton growth. Finally, last but not least, the possible control and consumption of DM biomass by zooplankton remains a plausible alternative. Such high-latitude environments sustain high secondary production (Parsons & Lalli, 1988) that may be patchy (Richardson *et al.*, 1998). Interestingly, data analysis of the entire BGC-Argo network in search of specific zooplankton-spike signatures on [Chl a] and b_{bp} vertical profiles (Haëntjens *et al.*, 2020) has revealed the uneven presence of zooplankton, mainly in high-latitude environments and especially in the North Atlantic subpolar gyre, with a maximum occurrence in July.

GHOZ: irregular fertilization?

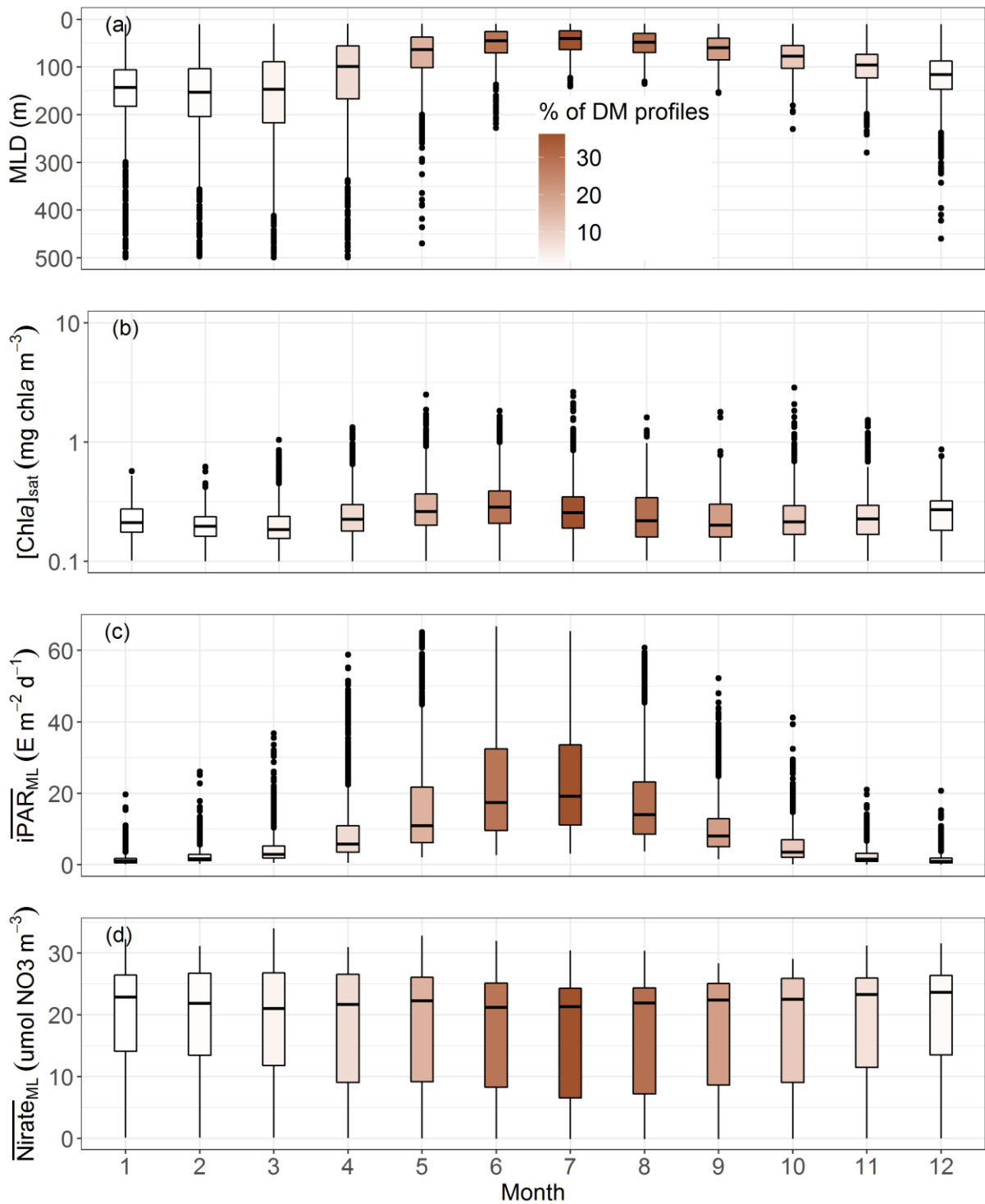


Figure 42. Quartile diagrams of (a) MLD, (b) $[Chla]_{sat}$, (c) mean daily PAR in the mixed layer ($i\overline{PAR}_{ML}$), and (d) mean nitrate concentration in the ML ($\overline{Nitrate}_{ML}$) per Northern Hemisphere-phased month (regardless of the year) for GHOZ profiles with a monthly occurrence of DM profiles (color gradient). The North Atlantic Current is excluded from this representation.

The Ghost Zone includes the four sub-regions of the Southern Ocean, and the North Atlantic Current. As for SHAZ, DMs in GHZOZ are restricted to a few summer months (**Fig. 29** and SI, Annex 1, Fig. S19 and S20) and are also spatially sparse. They differ by being deeper (64 m vs 37 m), less intense (1.4 vs 2.4 mg chl *a* m⁻³) (**Fig. 32**), and most of all, because nitrate, here, is not the limiting nutrient (**Fig. 42 d**). This indeed stands out as a fundamental difference with SHAZ as most of the GHZOZ cluster is dominated by iron-limited high-nutrient low-chlorophyll waters (Martin *et al.*, 1994), essentially represented by profiles from the Southern Ocean. Iron limitation implies less productive surface waters (compare **Fig. 42 b** with **Fig. 41 b**) but nevertheless the \overline{iPAR}_{ML} in summer for GHZOZ remains 20 % lower than for SHAZ (**Fig. 42 c and 41 c**) just as the *iPAR* at the nitracline is 30 % lower (**Fig. 36**). This weaker light availability results from the mixed layer being on average deeper in summer months (**Fig. 42 a vs 41 a**). Light conditions for developing and maintaining a DM are therefore less favorable for the GHZOZ cluster. On top of this light limitation, iron limitation results in the nitracline depth not being the appropriate reference to define the depth horizon where nutrient resources are sufficient for phytoplankton growth. Rather, the effective depth for favorable nutrient growth conditions is the iron-cline, expectedly located deeper (Klunder *et al.*, 2011). In other words, in GHZOZ, contrary to the situation in SHAZ, phytoplankton developing at DMs are potentially limited by both light and nutrients.

Several studies have reported more or less persistent and recurrent DM occurrence, mostly during the summer period, in various regions of the Southern Ocean (Armand *et al.*, 2008; Holm-Hansen *et al.*, 2005; Parslow *et al.*, 2001; Quéguiner, 2001; Westwood *et al.*, 2011; Tripathy *et al.*, 2015). The three generic reasons advanced for DM sparseness in the SHAZ (episodic wind events, mesoscale enrichment of upper layer or control by zooplankton) also apply to this zone. In addition, several reasons more specific to the GHZOZ cluster can also be advanced. First, sparse DMs possibly originate from the local alleviation of iron limitation thanks to specific enrichments, through a variety of possible mechanisms. These mechanisms include ice retreat in the ASZ_SIZ (Cailliau *et al.*, 1999; Garibotti *et al.*, 2003), inputs from coastal shelves (Garibotti *et al.*, 2003; Graham *et al.*, 2015), input of enriched-iron water layers (Holm-Hansen *et al.*, 2005), the vicinity of southern islands (Armand *et al.*, 2008; Blain *et al.*, 2008), shallow bathymetries (Ardyna *et al.*, 2017) or hydrothermal vents (Ardyna *et al.*, 2019). Secondly, sparse DMs might have a more biologically-driven origin linked to phytoplankton communities, their specific adaptation to these local niches and survival strategies. Many studies report a dominance of diatoms in the composition of DMs (Parslow *et al.*, 2001; Quéguiner, 2001; Armand *et al.*, 2008; Gomi *et al.*, 2010). Some large diatoms observed may

be residual of a surface bloom that faced nutrient-limiting conditions (iron and/or silica, Parslow *et al.*, 2001; Armand *et al.*, 2008), and then either faced a change in sinking rate with depth, or regulated their buoyancy when encountering more favorable layers (Fisher & Harrison, 1996; Waite & Nodder, 2001; Acuña *et al.*, 2010). Deep layers enriched by active phytoplankton can also result from subduction of a surface bloom (Bathmann *et al.*, 1997; Wright & Van den Enden, 2000; Llorc *et al.*, 2018). Quéguiner (2001) also described DM layers resulting from an accumulation of phytoplankton detritus. Other observations describe a shift in the community between the mixed layer and the DM (Kopczynska *et al.*, 2001; Parslow *et al.*, 2001; Gomi *et al.*, 2010; Tripathy *et al.*, 2015), and suggest differences in how communities adapt to environmental conditions. This variability may also contribute to explaining why no clear-cut environmental feature allows differentiation between the DBM and DAM profiles.

The Southern Ocean, which dominates the GHZO cluster, is a complex environment, with a large variety of hydrological conditions, associated physical forcing and a resulting biogeochemical response. While the present analysis certainly reveals fundamental DM features and their possible causes, more specific nuances and their associated drivers are yet to be better observed and documented, possibly with additional measurements and derived metrics and proxies.

Stratified systems: from photoacclimated to productive deep horizons

Stratified systems are represented by the DAZ and DBZ groups, where DMs are generally permanent features. Except for some locations (Mediterranean Sea and Baffin Bay, where DMs occur at specific seasons), this yearly stability directly reflects the permanently stratified conditions prevailing at those low and middle latitudes. These conditions lead to a lasting ecological equilibrium at the DM depth for both zones. However, their respective environmental constraints lead to two highly contrasting responses in their DM characteristics.

DAZ: the photoacclimation-driven Deep Maxima

The DAZ group gathers most oligotrophic regions in our database: the five subtropical gyres, the Eastern Mediterranean Sea, and the Archipelagos area. These regions have in common deep, weak and mostly photoacclimated DMs. The oligotrophic character of these regions appears in their low $[Chl a]_{sat}$ values (**Fig. 36 a**), indicating weak surface primary production (Longhurst *et al.*, 1995; Morel & Berthon, 1989).

The deepest DMs are found in the southern Pacific and subtropical gyres, confirming the observations made by Pérez *et al.* (2006) and Mignot *et al.* (2014) regarding northern gyres. Both Pacific and Atlantic southern subtropical gyres show lower $[\text{Chl}a]_{\text{sat}}$ values (SI, Annex 1, Fig. S21 b), the lowest being in the Pacific, as consistent with Claustre *et al.* (2008a) and Ras *et al.* (2008). As the nitracline is generally deep, it is never eroded by winter mixing (McGowan & Hayward, 1978), with the result that nutrient inputs into the upper layers are essentially driven by vertical diffusivity through the nutricline (Lewis *et al.*, 1986), which can sometimes be modified by local physical features (Letelier *et al.*, 2004). The water clarity of upper layers (*e.g.* Morel *et al.*, 2007a) resulting from these low nutrient fluxes leads to high levels of \overline{iPAR} in the mixed layer, which combined with permanent stratification at those latitudes (**Fig. 41**), gather favorable conditions for the development and maintenance of DMs at great depths. This deep DM position nevertheless implies low light availability (*e.g.* see $iPAR$ at the nitracline depth, **Fig. 36 b**). In addition, the location of this DM far above the nitracline (**Fig. 36 d, 37 b**), and the marked steepness of the latter (**Fig. 36 c**) (conversely to what is observed in the three other zones), reflect strong nutrient limitation and weak nutrient fluxes. This extreme light and nutrient context explains the high proportion of DAM profiles in such oligotrophic systems, with photoacclimation processes (progressive increase of $[\text{Chl}a]$ from surface to DAM depth, but not associated with any increase in the POC) being responsible for the establishment of a DM (Claustre *et al.*, 1999; Fennel & Boss, 2003; Claustre *et al.*, 2008b; Mignot *et al.*, 2014; Cullen, 2015).

The seasonal evolution of DMs and their environmental drivers (*i.e.* light and nutrient availability during the year in a permanently stratified system) shows that the DM location is associated to a constant isolume (*e.g.* for the North Atlantic Subtropical Gyre, **Fig. 37 b**, mean of $0.07 \pm 0.08 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, data not shown). The mean monthly DM depth is more tightly coupled with the mean $iPAR_{20}$ depth (**Fig. 43**) than with the mean nitracline depth, from which it seems somewhat decoupled. This observation is in agreement with the observations of Letelier *et al.* (1993), Winn *et al.* (1995), and Mignot *et al.* (2014). The implication is that phytoplankton are positioned in the lower limit of their light range in order to have as close access to the nitracline as possible, but this positioning is constrained by the seasonality of the $iPAR$. In most regions, we observed an increase in the proportion of DBMs over a more or less lasting period but this rise was generally concentrated in spring-summer (**Fig. 29**). For the NASTG (**Fig. 38**), the period around the solstice is associated with an increase of $[\text{Chl}a]$ and the appearance of peak of b_{bp} at the DM depth, also observed by Eppley *et al.* (1988), Claustre *et al.* (1999), Letelier *et al.* (2004), Claustre *et al.* (2008b) and Mignot *et al.* (2014). This accumulation of biomass

corresponds to the crossing over of the DM depth with the nitracline, as the photon flux becomes stronger at depth following higher intensities at the ocean surface and within the mixed layer (**Fig. 37**). This suggests that phytoplanktonic cells reach a sufficient level of nutrients to start thriving (Anderson, 1969; Varela *et al.*, 1994; Letelier *et al.*, 2004; Beckmann & Hense, 2007; Hense & Beckmann, 2008; Mignot *et al.*, 2014; Gong *et al.*, 2015), as also revealed by progressive erosion of the nitracline supported by a decreasing trend of nitracline steepness until late summer (SI, Annex 1, Fig. S22). The shallowing of the photon flux in autumn and winter draws away and decouples the DM from the nitracline. As described by Mignot *et al.* (2014), the reduction of the photon flux at the DM during winter is due to a combination of seasonal fluctuation of surface irradiance and phytoplankton photoacclimation (increasing their internal pigment concentration) in the deepening ML, contributing to the enhancement of light attenuation.

The magnitudes of [Chl a] and b_{bp} in oligotrophic DMs are globally low. This can be explained both by a restrictive environment for nutrient resources and phytoplankton growth, and by the dominance of picophytoplanktonic cells (*i.e.* *Synechococcus*, *Plochlorococcus* and picoeucaryotes) in the DMs (Furuya & Marumo, 1983; Eppley *et al.*, 1988; Partensky *et al.*, 1996; Liu *et al.*, 1997; Claustre *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 2008; Bouman *et al.*, 2011), whose biomass is kept stable by microzooplankton grazing (Cullen *et al.*, 1992).

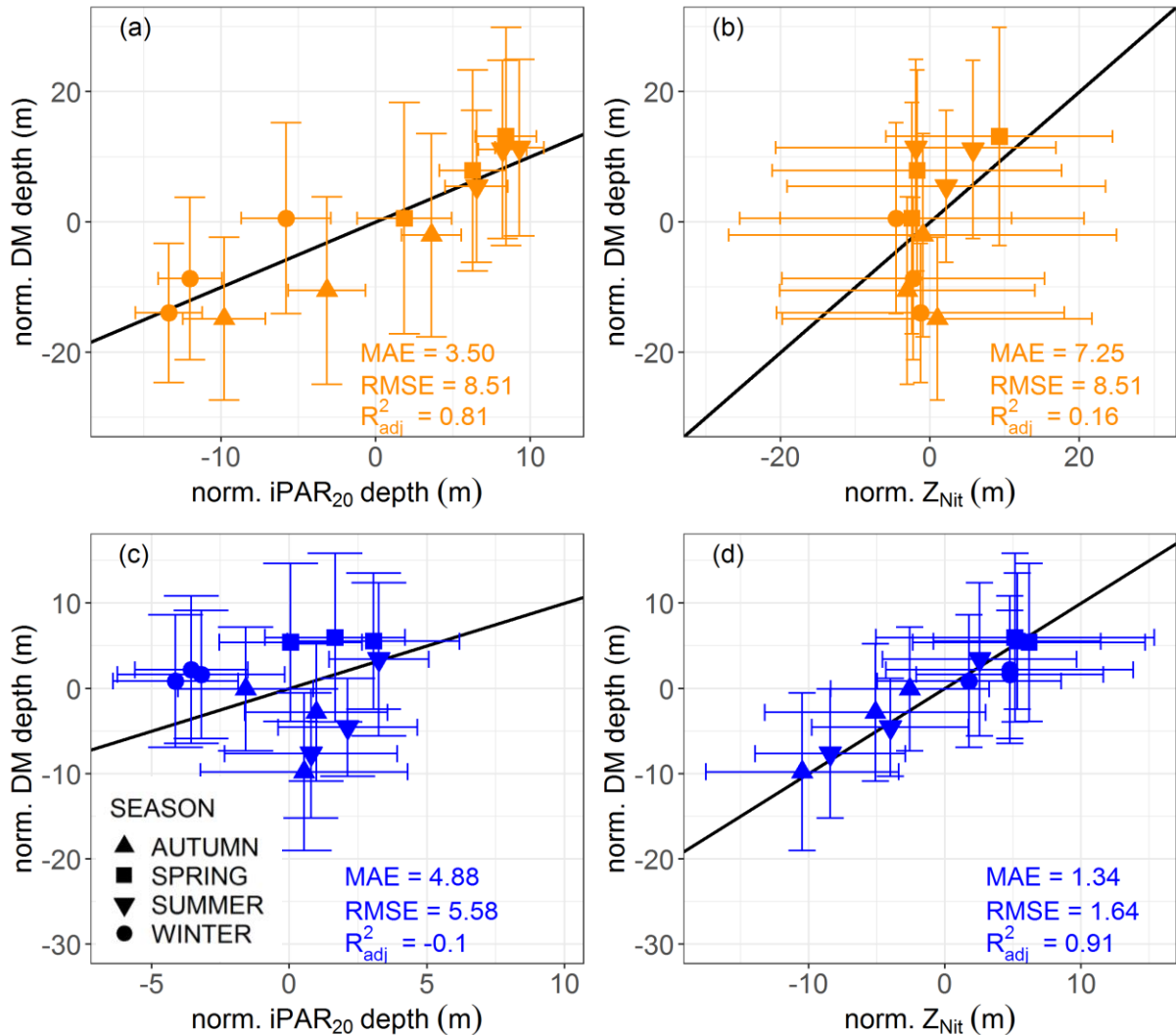


Figure 43. Normalized monthly mean DM depth (a, c) as a function of the normalized monthly mean depth of the iPAR 20 $E m^{-2} d^1$ isocline and (b, d) as a function of the normalized monthly mean depth of the nitracline for the representative floats of DAZ (orange, a, b), and DBZ (blue, c, d). The black line represents the 1:1 reference. The depth normalization procedure is described in SI, Annex 1, Text S5.

DBZ: an optimal productive niche driven by hydrodynamics

The general patterns

The DBZ group includes all equatorial and subequatorial regions, along with the Western Basin of the Mediterranean Sea, the Red Sea, and Baffin Bay. It is the zone where the occurrence of DBM profiles is the most elevated in terms of their proportion of DMs (**Fig. 32 d**), and these persist throughout most of the year (depending on the region, SI, Annex 1, Fig. S20). DBMs are found all year around in the equatorial and northern subequatorial waters, and progressively around the summer solstice in the southern ones (MOONS and AUS) and the WMS, RDS and KURIO. Compared to DAZ, DBZ maxima features are stronger and shallower

(**Fig. 32 a & b**), as a result of more mesotrophic characteristics (*i.e.* more intense $[Chla]_{sat}$, Fig. 11 b). They are also under more active hydrodynamical influence (closer to coastal and/or current systems) than the subtropical gyres (Mann & Lazier, 2013). As in the case of the SHAZ, the environmental metrics (**Fig. 36**) characterize potential favorable growth conditions at the DM depth: high iPAR values at the nitracline depth, a DM position slightly above the nitracline and a very flat nitracline revealing an enhanced gradient favoring upward diffusivity fluxes. Indeed, these criteria suggest an optimal crossover of nutrient and light fields for the DM communities to thrive. The lasting character of the DBM features also suggests the stability of the systems, with maintenance of a steady state in both biological and chemical exchanges. Unlike the DAZ, the DBZ have DM depths related more to the nitracline than to light availability: the ASEW example presents a tight coupling of the DM depth with the nitracline depth, independently of light seasonality (**Fig. 37 and 43**). This correlation of the nitracline and DM depths confirms the observations of Herbland & Voituriez (1979) and Cullen & Eppley (1981). In addition, the DM depth and nitracline manifestly follow the seasonal pattern of the MLD (**Fig. 44**), suggesting a tight coupling of biological and hydrological dynamics. Such coupling is likely to drive the shallowing of the DM depth during autumn (**Fig. 37**). However, this shallowing is not associated with any increase in DM intensity, but rather a vertical spreading of the $[Chla]$ and b_{bp} profiles above the DM depth (**Fig. 38**), as already observed by Herbland *et al.* (1987). Nevertheless, and contrary to what Herbland & Voituriez described, here no relationship is observed between the depth of the DM and its magnitude. Rather, an increase in DM intensity was noted in spring (both in $[Chla]$ and b_{bp} profiles), possibly caused by reduced stratification enhancing the vertical flux of nutrients.

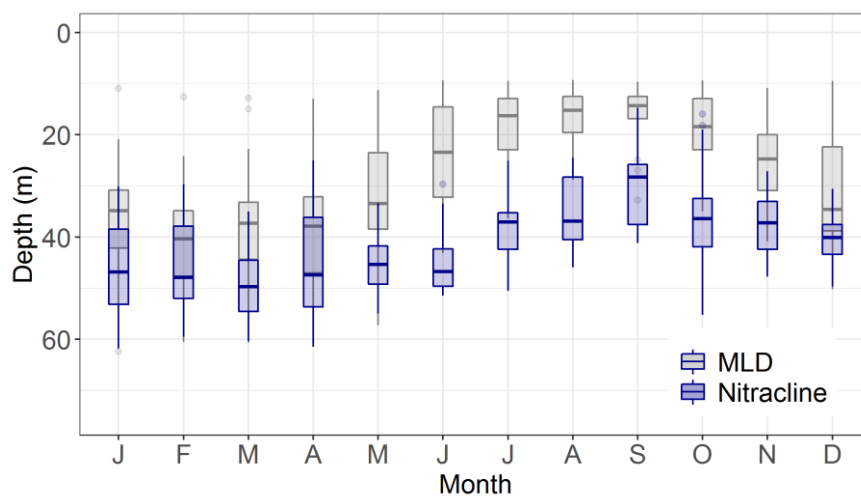


Figure 44. Quartile diagrams of the MLD and the nitracline depth per Northern Hemisphere-phased month (regardless of the year) for the ASEW region.

The tight coupling between hydrological and biological dynamics also emerges from the sharp, narrow, and asymmetrical shape of the [Chl a] and b_{bp} profiles (**Fig. 38**). Furthermore, with respect to the global relationship linking DM depth to trophic status (*i.e.* [Chl a]_{sat}), the DBZ regions differentiate by a shallower DM (described in section *Daily PAR at the nitracline depth*, **Fig. 35** and SI, Annex 1, Fig. S14). This observation supports the idea that, unlike the case in DAZ, DBM phytoplankton do not need to descend to their extreme low-light niche to reach a level with adequate nutrient concentration. The present description of DBZ is consistent with the extreme mesotrophic systems of the typical stable water structure (TSWS) framework (Herbland & Voituriez, 1979; Varela *et al.*, 1992; Cullen, 2015), which show close and stable coupling between biological and physical processes and lead to biomass accumulation. The persistence of the DBM at an optimal light layer depends on a nearly constant input of nutrients (Jamart *et al.*, 1977; Fairbanks & Wiebe, 1980; Sharples & Tett, 1994; Varela *et al.*, 1994) that is not exhausted by phytoplankton consumption. This continuous inflow from the deep nutrient-enriched layer may result from intense vertical diffusivity, combined with or enhanced by local and/or episodic features such as upwelling (Liu *et al.*, 1997; Vinogradov, 1981; Murty *et al.*, 2000; Thushara *et al.*, 2019), turbulent mixing (McGowan & Hayward, 1978; Herbland & Voituriez, 1979; Kaiser & Postel, 1979; Herbland *et al.*, 1987; Liccardo *et al.*, 2013), weather influence (Sugimoto *et al.*, 1995; Murty *et al.*, 2000) or local hydrological perturbations (*e.g.* mesoscale features, Steele & Yentsch, 1960; Cullen *et al.*, 1983; McGillicuddy & Robinson, 1997; Lévy, 2003; F. F. Pérez *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2008; Huang & Xu, 2018).

In the case of the ASEW, local cyclonic circulation revealed by thermal doming (Mazeika, 1967; Voituriez & Dandonneau, 1974) is likely involved in the establishment and permanence of the DBM feature (Herbland & Voituriez, 1979; Picaut, 1984), by promoting nutrient availability in a favorable light environment. A similar cyclonic feature may also be responsible for DBM presence in the PSEW, located at the same latitude in the Pacific Ocean, westward from the Costa Rica Dome. Though not as well defined as the Guinea Dome hydrographic structure, a shallowing of the thermocline at those latitudes has also been observed in this area between the North Equatorial Current and the North Equatorial countercurrent, and away from any equatorial upwelling influence (Fiedler & Talley, 2006; Kessler, 2006).

Some special features

The Western Basin of the Mediterranean Sea differs from other regions in the zone by stronger seasonality for both DM and DBM features (SI, Annex 1, Fig. S19 and S20). These are absent during winter and show an increasing occurrence from spring to summer, then a decrease in autumn. The lack of DMs during the winter period can be explained by the similarity of the region's seasonal dynamic to that of the NAPSG: strong vertical mixing events (Marty *et al.*, 2002), which can lead to intense spring blooms (Morel & André, 1991). However lasting DBM presence (*i.e.* more than six months) is observable and regularly reported (Estrada *et al.*, 1993; Lavigne *et al.*, 2015; Barbieux *et al.*, 2019). It can be explained by local cyclonic circulation in the northern part (Millot, 1999) combined with the presence of cyclonic eddies (Pujol & Larnicol, 2005) which enhance vertical inputs of local nutrients in a favorable light environment.

Baffin Bay also shows a high occurrence of shallow and intense DBMs during the summer (SI, Annex 1, Fig. S18 and S20). This period corresponds to post-bloom timing of the sea-ice-free season (Ardyna *et al.*, 2013). The position of the DM below the nitracline (SI, Annex 1, Fig. S21), as highlighted by Ardyna *et al.* (2011), suggests a close coupling between DM dynamics and the nutrients from below (likely to be depleted in the upper layer by the spring bloom (Tremblay *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2010; Ardyna *et al.*, 2011). These characteristics reflect dynamics that can be likened to those in the SHAZ. However, Baffin Bay is distinguished by its significant occurrence of DBMs (higher than 75% in July and August, SI, Annex 1, Fig. S20). This may be due to enhanced haline stratification during the ice-free period (Carmack & Wassmann, 2006), which allows the establishment of stable and lasting conditions for DBMs.

3.3.5 Summary and Conclusion

This study took advantage of the global network of BGC-Argo floats to assess DM presence and characteristics at a global scale in the open ocean. A method for the detection and classification of DMs was developed, based on a homogeneous dataset of $Chla$ and b_{bp} fluorescence (the respective proxies for $[Chla]$ and $[POC]$) vertical profiles. Once detected, the DMs were further classified either as features of photoacclimation (DAM) or the accumulation of phytoplankton biomass (DBM). The 28 sampled regions were then further divided into four groups based on the DMs' main characteristics.

DMs were found to be a ubiquitous feature in all 28 sampled regions, as is globally consistent with previous localized observations, hence allowing some generalization into a global context. Since the occurrence of DMs as well as their associated biomass and vertical features clearly appear to be seasonally and regionally dependent, it is possible to classify DMs into four representative groups based on their main characteristics.

DM distribution is latitudinally and seasonally driven. DMs are permanent and frequent features at low latitudes (*i.e.* equatorial/subequatorial and subtropical waters, represented by the DAZ and DBZ groups) while being sparse and generally associated with end of spring-summer appearances at higher latitudes (represented by the SHAZ and GHOZ groups). This observation confirms the importance of water-mass stability (whose endurance depends on the latitude) as a first-order driver to allow the establishment of a DM feature.

DMs require a minimum light level in the mixed layer (conditioned by the MLD depth and $[Chla]$ in its layer) as a necessary (but not, by itself, sufficient) condition for their development and maintenance. The maximum occurrence of DMs, and more particularly DBMs, appears to follow the summer solstice by ~50 days (**Fig. 45**). In temperate and high-latitude zones, this period not only corresponds to an increase in surface solar irradiance but also post-bloom conditions where the upper layer progressively loses its organic material, hence allowing deeper penetration of light. At low latitudes (*e.g.* subtropical waters), the summer-solstice period corresponds to the lowest $[Chla]$ content in the upper layer, also favoring the deepening of isolumes.

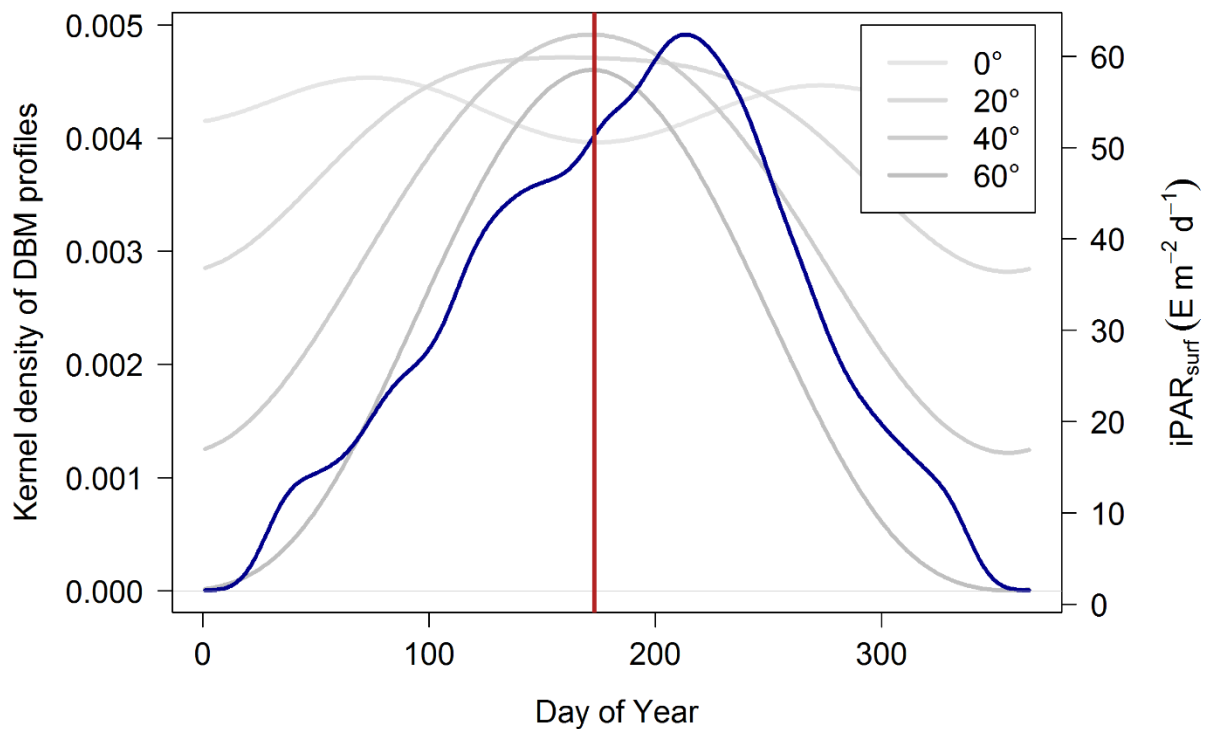


Figure 45. Density distribution of all DBM profiles as a function of the day of the Northern Hemisphere-phased year (blue line) with surface iPAR at 0°, 20°, 40° and 60° latitude (grey lines). The vertical red line corresponds to the summer solstice.

The latitudes with a high occurrence of DMs (from 0 to 30°) are divided into two subzones in relation to biomass accumulation at the DM, and the prevailing mechanisms behind it (DBZ and DAZ). Oligotrophic regimes (corresponding mostly to subtropical waters, at around 25°) are generally marked by significant DAM frequency with a low level of biomass accumulation. Their annual depth cycles are driven by light availability (as shown by Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014), and their intensity may increase as they reach out for the deep nitracline in the summer period. Meanwhile, equatorial and subequatorial latitudes present frequent biomass-accumulation features during the year. Their dynamics rely on nutrient inputs from layers below into favorable light levels at depth, as described by Herbland & Voituriez (1979).

In low-latitude areas (below 30°), both DBZ and DAZ have the potential to significantly contribute to global primary production. This is due to permanent and relatively intense biomass associated with DMs as well as the global coverage of these zones (>60 % of the ocean surface

for oligotrophic regions alone, Longhurst *et al.*, 1995). Observations of DM features in such low-latitude environments need to be further reinforced, as observational gaps subsist, especially in the southern subequatorial waters of the Pacific and Atlantic basins. Also, most equatorial profiles (*i.e.* below 5° latitude) were acquired in the Indian Ocean. Additional data at low latitudes, especially in the two other oceanic basins, should offer insights into the spatial extent of DBMs, as such equatorial systems may differ from subequatorial ones (Claustre *et al.*, 1999; Mann & Lazier, 2013; Estrada *et al.*, 2016) through specific hydrological features in the divergence zone. Importantly, more in-depth investigations are required to evaluate the impact of mesoscale eddies in oligotrophic gyres (Vaillancourt *et al.*, 2003; Letelier *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2008) as mechanisms fuelling the DM depth horizon with nutrients, hence favoring local DBM formation in regions that were classified as DAZ in the present study.

At temperate and high latitudes (above 30°), DMs are sparse even if optimal environmental conditions appear to be present for their appearance around the solstice period. These seasonal DMs are more intense than those observed at low latitudes, some of them possibly being byproducts of surface spring blooms slowly exported to DMs. The difficulty of making more generalizations on the conditions that prevail in the development of these types of DMs is likely to be due to the diversity and patchiness of possible driving processes in these dynamic areas, including the time of the surface bloom's initiation and disappearance, variability of the stratification duration, and grazing pressure. Importantly, the constraints of other limiting factors (*e.g.* iron, silicate) also need to be evaluated, considering that many regions at these high latitudes are iron-limited (aside from the fact that the North Pacific area is still weakly instrumented by BGC-Argo floats). Further investigations taking into account other nutrients apart from nitrates, and the prospect of new insights into zooplankton communities thanks to new sensors embedded on BGC floats (Chai *et al.*, 2020; Haëntjens *et al.*, 2020), could improve understanding about the mechanisms constraining DM dynamics in these regions.

Acknowledgements and data availability statement.

This study is a contribution to the following projects: remOcean (European Research Council, Grant agreement 246777); REFINE (European Research Council, Grant agreement 834177); AtlantOS (European Union's Horizon 2020 research and innovation program, Grant 2014-633211); NAOS (Agence Nationale de la Recherche, grant agreement J11R107-F); SOCLIM (BNP Foundation); BGC-Argo-France (CNES-TOSCA). Haili Wang is acknowledged for

giving access to data from three floats in the South China Sea. All other data are available from the Argo Global Data Assembly Center (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo>). These data were collected and made freely available by the International Argo Program and the national programs that contribute to it: (<http://www.argo.ucsd.edu>, <http://argo.jcommops.org>). The Argo Program is part of the Global Ocean Observing System. The authors wish to thank the Argo Data Management team (ADMT) and the BGC-Argo Data Management team (BGC ADMT).

3.4 Conclusions et perspectives de l'étude

Grâce à une méthode de détection appliquée à l'ensemble de la base de profils de $[Chl a]$ et de b_{bp} des flotteurs BGC-Argo, ce premier chapitre a permis d'établir une description globale de la distribution des DCMs, de leurs typologies (DAM ou DBM) ainsi que de leurs caractéristiques. La préparation de la base de données et la mise en place de méthodes d'estimation des paramètres environnementaux ont permis une étude homogène de ces structures phytoplanctoniques à l'échelle de l'océan global, et, ainsi, de tester les postulats du système bicouche (Cullen, 2015). Le caractère ubiquitaire des DCMs est confirmé par leur observation dans chacune des 28 régions de l'océan mondial. L'étude de l'occurrence des DCMs dans les différentes régions a permis d'observer qu'elle varie fortement en fonction de la latitude et des saisons. Ceci résulterait d'une combinaison de l'état de stratification régional, mais également de la variation des conditions d'éclaircements dans la couche de mélange. La période autour du solstice estival semble réunir ces deux conditions (stratification et éclairciment) manière optimale, favorisant notamment la formation de DBMs. Le regroupement des 28 régions en quatre grands classes a permis de les associer à différentes configurations du cadre théorique des TSWS. Elles illustrent les gradients entre deux systèmes extrêmes, représentés par l'exemple des eaux subéquatoriales (dominées par les DBMs) et subtropicales (dominées par les DAMs) de l'océan Atlantique Nord. La dynamique des maxima est respectivement liée avec la distribution saisonnière des nutriments et de la lumière, ce qui réunit et conforte les observations de Herbland & Voituriez (1979) et Mignot et al. (2014).

Ces observations nécessitent aujourd'hui d'être enrichies par de nouvelles observations dans des zones demeurant encore sous-échantillonnées (*e.g.* régions subéquatoriales). L'intégration d'un jeu de capteurs plus complet sur les futures générations de flotteurs permettra aussi de pouvoir compter sur des mesures *in situ* plus précises (et notamment en ce qui concerne les conditions d'éclairciment). Il permettra également l'intégration éventuel d'autres paramètres, comme le broutage du zooplancton par exemple (Chai et al., 2020; Haëntjens et al., 2020).

Cette étude a par ailleurs montré que la considération des nitrates, seuls, pour représenter la disponibilité des nutriments, ne semble pas être pertinente pour toutes les régions de l'océan global. L'intégration d'autres nutriments (notamment le Fer, les phosphates, et les silicates) permettraient d'approfondir notre compréhension de la dynamique de certaines régions, comme celle des eaux HNLC de l'océan Austral (Baldry et al., 2020). Les flux verticaux de nutriments mériteraient également d'être mieux quantifiés pouvant permettre de mieux expliquer les variations régionales et saisonnières de l'intensité des systèmes productifs. Une partie de ces variations pourrait s'expliquer par l'intervention de facteurs pouvant perturber la stabilité des systèmes stratifiés. Ces facteurs intègrent des structures physiques de type mésoéchelles, susceptible de modifier localement la distribution verticale des paramètres environnementaux (McGillicuddy et al., 1998; Letelier et al., 2000; Vaillancourt et al., 2003; Cullen, 2015). Le chapitre suivant se focalise sur l'impact d'un de ces types de structures mésoéchelle sur les DCMs, les tourbillons.

Impact des tourbillons de mésoéchelle sur les maxima profonds de Chlorophylle *a*

4.1 Introduction

Les processus océaniques de mésoéchelle regroupent l'ensemble des processus se manifestant sur une échelle spatiale de l'ordre de la centaine de kilomètres. On les distingue des processus de sub-mésoéchelle, plus petits (~ dizaine de km) comme les filaments, et des processus plus importants (~1000 km) comme les grands courants de circulation. La mésoéchelle comprend les fronts, les méandres de courants, et certains tourbillons. Les tourbillons de mésoéchelle sont des structures hydrodynamiques quasi-circulaires et cohérentes. Ils présentent un système rotatif sur le plan horizontal (Carton, 2001) et sont présents dans toutes les régions de l'océan mondial (Chelton et al., 2011, **Fig. 46**). Ils ont une longévité de quelques dizaines de jours à plusieurs mois et constituent des fluctuations hydrodynamiques vis-à-vis de la circulation globale. Ils résultent généralement de conditions d'instabilité des courants ou de l'interaction des courants avec la côte (présence de caps, baies) et la topographie (talus continentaux, monts et canyons sous-marins, îles). Cette diversité de formations entraîne des variabilités de l'intensité des tourbillons, de leur morphologie et des caractéristiques des eaux qu'ils transportent.

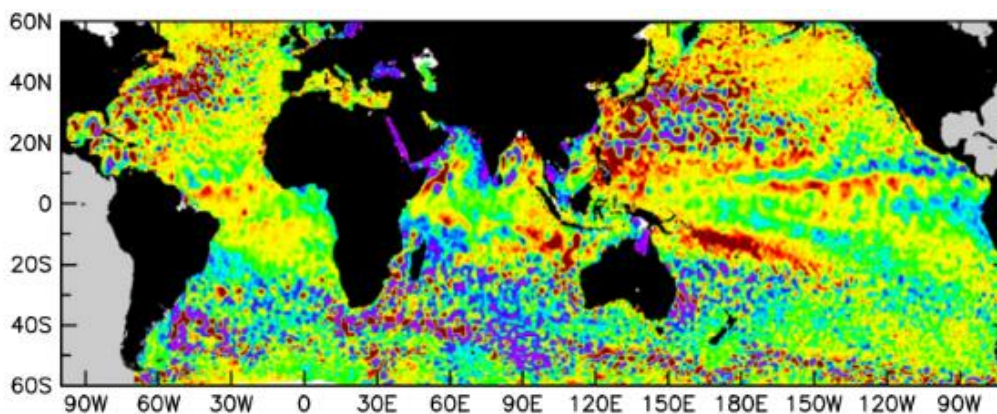


Figure 46. Carte journalière de la hauteur de la surface de l'océan (« Sea Surface Height ») mesurée par satellite (26 août 1996). Figure extraite de Chelton et al. (2011).

Outre un rôle de régulateur énergétique des courants, les tourbillons impactent leur environnement par le transport de masse d'eau et de leurs propriétés biophysiques et biogéochimiques associées. Ils représentent donc un facteur environnemental déterminant dans la distribution spatiale des organismes phytoplanctoniques. Les observations satellites ont permis, notamment, de mettre en évidence le rôle des tourbillons dans des processus de piégeage et de dispersion du phytoplancton dans les eaux de surface (« eddy trapping » et « eddy stirring », Lévy 2008; McGillicuddy, 2016 ; Dawson et al., 2018). Les mouvements verticaux des masses d'eau des tourbillons influencent également la distribution des paramètres physiques et biologiques de la colonne d'eau. Le sens de ces flux varie selon le sens de rotation des tourbillons qui se divisent en deux catégories : les tourbillons cycloniques caractérisés par un sens de rotation anti-horaire dans l'hémisphère Nord (et horaire dans l'hémisphère Sud), et les tourbillons anticycloniques caractérisés par un sens de rotation horaire dans l'hémisphère Nord (et anti-horaire dans l'hémisphère Sud).

Le centre des tourbillons cycloniques est caractérisé par un mouvement vertical ascendant des masses d'eau qui induit une remontée des isopycnes (**Fig. 47**). A l'inverse, le centre des tourbillons anticycloniques présente des mouvements verticaux globalement verticaux descendants (« downwelling ») qui se traduisent par un approfondissement des isopycnes. Cette redistribution locale des masses d'eau et des propriétés biogéochimiques au sein des tourbillons constitue donc un vecteur des flux d'éléments nutritifs dans la colonne d'eau par rapport aux eaux adjacentes qui ne sont pas sous l'influence des tourbillons. L'importance de ce processus de pompage (Falkowski et al., 1991; Klein & Lapeyre, 2009; McGillicuddy, 2016) et de son impact sur la biomasse phytoplanctonique et la production primaire nouvelle associée est encore cependant discutée : plusieurs études ont montré que les flux verticaux de nutriments associés aux tourbillons contribuent significativement à la production primaire nouvelle à l'échelle des bassins océaniques (McGillicuddy et al., 1998, 2003; Siegel et al., 1999), tandis que d'autres estiment qu'ils ne constituent qu'un apport négligeable de nutriments dans la couche euphotique (Oschlies, 2002; Martin & Pondaven, 2003; Mouriño et al., 2005). Il est à noter que la majorité de ces postulats qui se veulent généralisables reposent sur des observations localisées, souvent extrapolées à l'échelle régionale, ou encore sur des approches par la modélisation.

La stabilité des DCMs peut être perturbée par le passage de tourbillons, notamment dans les systèmes stratifiés (Letelier et al., 2000). Le mouvement de ces structures peut induire localement l'injection d'éléments nutritifs au-dessus de la profondeur du DCM, à des niveaux de profondeurs où l'éclairement est plus intense (Oschlies & Garçon, 1998; Barone et al., 2019),

sans que ces effets soient nécessairement détectables par les observations satellites (Huang & Xu, 2018). La connaissance de l'impact des tourbillons de mésoéchelle sur les DCM est encore aujourd'hui limitée. Mais un intérêt croissant pour ce sujet ainsi que l'augmentation du nombre d'observations disponibles contribuent à enrichir la littérature depuis environ une dizaine d'années. Diverses études ont ainsi observé la formation et l'intensification de DCMs dans le centre de tourbillons cycloniques, et, à l'inverse, une atténuation de l'intensité du DCM dans les tourbillons cycloniques, dans plusieurs régions océaniques stratifiées (Menkes et al., 2002; Vaillancourt et al., 2003; Corredor et al., 2004; Prasanna Kumar et al., 2007; Hopkinson & Barbeau, 2008; Gao et al., 2017 ; Barone et al., 2019; Chai et al., 2020). Cependant, d'autres études montrent que l'effet de pompage des tourbillons peut être fortement modulé par certains processus de sub-mésoéchelle (Lévy, 2003; Brannigan, 2016) comme l'effet de l'interaction des tourbillons avec le vent (Siegel et al., 2011; Gaube et al., 2013) ou encore le stade de vie du tourbillon (Sweeney et al., 2003). Ces modulations mènent parfois à l'observation de tendances inverses par rapport au postulat selon lequel les tourbillons cycloniques (anticycloniques) favorisent (défavorisent) la production phytoplanctonique (Gaube et al., 2014; Dufois et al., 2016; Frenger et al., 2018; Song et al., 2018).

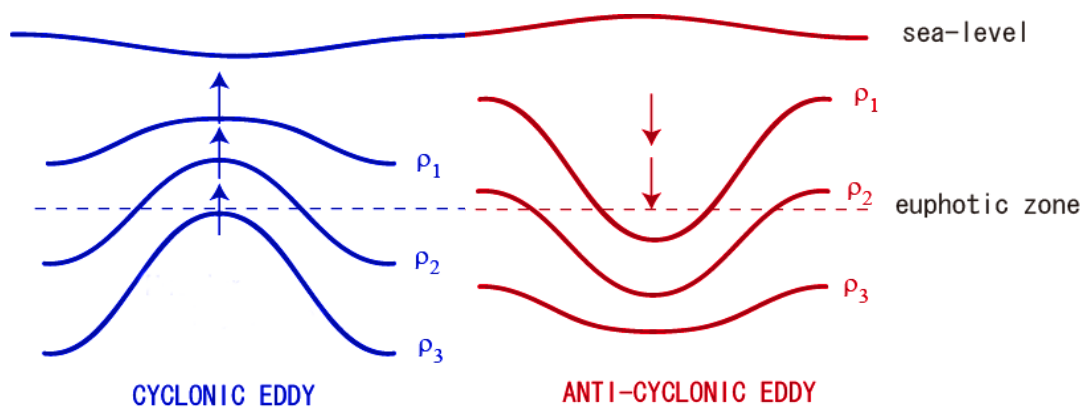


Figure 47. Schéma conceptuel de l'effet du pompage par les tourbillons cycloniques (bleu) et anticycloniques (rouge) sur les isopycnes (traits pleins) par rapport à la couche euphotique (traits pointillés).

L'objectif général de ce chapitre est d'étudier l'impact des tourbillons de mésoéchelle cycloniques et anticycloniques sur les DCMs (préalablement divisés DAM ou DBM, cf. chapitre 2.6) en combinant la base de données globale de profils de $[Chl a]$ et de b_{bp} avec l'atlas de tourbillons détectés par altimétrie avec l'algorithme Ocean Eddy Detection and Tracking Algorithms (TOEddies, Laxenaire et al., 2018, cf chapitre 2.7). Le rôle des deux types de

tourbillons sur la distribution des DCMs (et des DAMs/DBMs), est abordé dans un premier temps à l'échelle globale, puis au niveau saisonnier dans les systèmes stratifiés (*e.g.* régions subéquatoriales et subtropicales). Enfin, l'effet des deux types de tourbillon sur les variations des caractéristiques des DCMs (*i.e.* profondeur et intensité), et des conditions environnementales du système bicouche (*i.e.* distribution des horizons d'éclairement et de concentrations en nitrates), est analysé pour ces régions.

4.2 Résumé de l'étude

Les profils de la base globale de flotteurs BGC-Argo ont été co-localisés avec un atlas de tourbillons mésoéchelles détectés à partir de cartes d'altimétrie mesurée par satellite. Pour chacun des profils, la présence ou non de DCMs et leur type (*i.e.* maxima de photoacclimatation, DAMs, ou de biomasse, DBMs) ont été déterminés. Leur position par rapport à la présence d'éventuels tourbillons (dans le centre ou la périphérie d'un tourbillon, ou à l'extérieur) et à leur polarité (cyclonique, ou anticyclonique) a ensuite été déterminée. A l'échelle globale, la proportion des profils DBMs augmente dans les tourbillons cycloniques, tandis que la proportion de profils DAMs est plus importante dans les tourbillons anticycloniques (par rapport aux proportions des profils hors de l'influence des tourbillons). L'influence saisonnière de la polarité des tourbillons sur cette distribution typologique des profils a ensuite été étudiée spécifiquement dans les systèmes stratifiés (*i.e.* latitudes subéquatoriales et subtropicales) caractérisés par la présence permanente de DCMs. Dans les tourbillons cycloniques, la proportion totale de DCMs diminue en hiver et augmente pendant la période estivale. La diminution de la fréquence de DCM en hiver semble résulter du développement de communautés phytoplanctoniques dans la couche de surface. Dans les tourbillons anticycloniques, les DCMs ont tendance à disparaître pendant la plus grande partie de l'année, exceptée autour du solstice estival, où la proportion de DAMs augmente au détriment de la proportion de DBMs. Pour les différentes régions caractérisées par un système stratifié, les anomalies des caractéristiques des DCMs (*i.e.* profondeur et intensité) et des paramètres environnementaux (*i.e.* profondeur de la nitracline et de la MLD, iPAR à la profondeur de la nitracline, et iPAR moyen dans la couche de mélange) ont été estimés pour les tourbillons cycloniques et anticycloniques, et comparés à celles des DCMs évoluant hors de l'influence des tourbillons. Un gradient net est observé entre le centre des tourbillons cycloniques et anticycloniques. Dans les tourbillons cycloniques, l'effet d'un « upwelling » est marqué par la remontée de la profondeur de la couche de mélange et de la nitracline vers des

couches où l'éclairement est plus important. Les DCMs associés sont également moins profonds, et marqués par une augmentation de la [Chl a] et du b_{bp} à la profondeur du maximum de chlorophylle. La tendance opposée est observée dans les tourbillons anticycloniques où l'approfondissement de la nitracline à des profondeurs bénéficiant d'un éclairement moindre est liée à un affaiblissement de l'intensité du DCM. Pour l'ensemble de ces paramètres (biologiques et environnementaux), les zones périphériques des deux types de tourbillons présentent respectivement des caractéristiques intermédiaires par rapport à celles observées dans les centres.

4.3 Article : Impact of mesoscale eddies on Deep Chlorophyll Maxima (étude soumise à *Geophysical Research Letters*)

M. Cornec¹, R. Laxenaire², S. Speich³, and H. Claustre¹

¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

² Center for Ocean-Atmospheric Prediction Studies, Florida State University, Tallahassee, FL, USA

³ Laboratoire de Météorologie Dynamique, LMD-IPSL, UMR 8539, Ecole Polytechnique, ENS, CNRS, Paris, France

Corresponding author: Marin Cornec (cornec@obs-vlfr.fr)

Key Points:

- Deep Chlorophyll Maxima are key biological features of stratified environments that escape satellite ocean-color detection.
- The impact of mesoscale eddies on Deep Chlorophyll Maxima is assessed by matching a global BGC-Argo database with eddies detected from satellite altimetry.
- While cyclonic eddies increase biomass maxima occurrences, anticyclonic eddies favor the development of maxima resulting from photoacclimation.

Abstract

Deep Chlorophyll Maxima (DCM) are ubiquitous features in stratified oceanic systems. Their establishment and maintenance result from hydrographical stability favoring specific environmental conditions with respect to light and nutrient availability required for phytoplankton growth. This stability can potentially be challenged by mesoscale eddies impacting the water column's vertical structure and thus the environmental parameters that condition the subsistence of DCMs. Here, data from the global BGC-Argo float network are collocated with mesoscale eddies to explore their impact on DCMs. We show that cyclonic eddies, by providing optimal light and nutrient conditions, increase the occurrence of DCMs characterized by Deep Biomass Maxima for phytoplankton. In contrast, DCMs in anticyclonic eddies seem to be driven by photoacclimation as they coincide with Deep Acclimation Maxima without biomass accumulation. These findings suggest that the two types of eddies potentially have different impacts on the role of DCMs in global primary production.

Plain language summary

In the global ocean, phytoplankton can be found at depths where their growth is limited by their access to light from the surface and nutrient supply from below. Depending on the combination of environmental conditions, phytoplankton at depth can either accumulate in densely populated layers or deploy adaptive survival strategies such as multiplying their internal light sensors. Given their dependence on environmental variations, phytoplankton can be affected by physical disturbances that alter the vertical structure of the water column's properties. Among these are mesoscale eddies, large water structures dominated by rotation on the horizontal plane which also induce vertical physical movements. In this study, we associate data from autonomous robots that drift with ocean currents and sample physical and biological properties down to a depth of 2000 meters, with mesoscale eddies detected by satellite. We show that on a global scale, cold mesoscale eddies promote the growth of phytoplankton at depth.

4.3.1 Introduction

Deep Chlorophyll Maxima (DCM) are ubiquitous phytoplanktonic features observed in the global ocean (Cullen, 2015; Mignot *et al.*, 2014; Silsbe & Malkin, 2016; Baldry *et al.*, 2020; Cornec *et al.*, in revision), and more specifically in stratified systems (Estrada *et al.*, 1993; Cullen, 2015). These active phytoplankton layers at depth are often indiscernible via satellite observation (Platt *et al.*, 1988; Joint & Groom, 2000). Depending on environmental conditions, a DCM can either reflect an effective accumulation of biomass (Deep Biomass Maximum, DBM, Herbland & Voituriez, 1979; Beckmann & Hense, 2007; Cullen, 2015), or result from an increase in the chlorophyll-*a* concentration ([Chl*a*]) of phytoplankton cellular content in response to low light levels (Deep photoAcclimation Maximum, DAM), without any associated increase of biomass (Steele, 1964; Fennel & Boss, 2003; Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014). DCMs, and more particularly DBMs, are likely to contribute significantly to global primary production (Hanson *et al.*, 2007; Cullen, 2015; Silsbe & Malkin, 2016). Their occurrence and characteristics depend on a favorable combination of light and nutrient supply over time periods long enough for the development of a stable deep phytoplankton layer (Klausmeier & Litchman, 2001; Letelier *et al.*, 2004; Huisman *et al.*, 2006; Cullen, 2015; Beckmann & Hense, 2007). To better understand their dynamics, it is necessary to assess the drivers affecting their environmental properties, in particular, those affecting light and nutrient availability at depth.

Small-scale ocean dynamics, such as internal waves or mesoscale eddies, may act as altering factors synced with phytoplankton responses, as they can induce vertical perturbations of the water column (McGillicuddy *et al.*, 1998; Uz *et al.*, 2001). Mesoscale eddies are ubiquitous structures in the global ocean (Chaigneau *et al.*, 2009; Chelton *et al.*, 2007, 2011), which affect phytoplankton distribution via eddy pumping along the vertical (Falkowski *et al.*, 1991; McGillicuddy *et al.*, 1998; Siegel *et al.*, 2011; Mahadevan *et al.*, 2012; Dufois *et al.*, 2014; Gaube *et al.*, 2014; McGillicuddy, 2016; Frenger *et al.*, 2018). At the core of cyclonic (anticyclonic) eddies, eddy pumping induces a shallowing (deepening) of isopycnets, which accordingly translates into an upward (downward) displacement of the nutricline with respect to a specific light horizon. The standard hypothesis regarding this paradigm is that cyclonic (C) and anticyclonic (AC) eddies respectively increase and decrease the accumulation of phytoplankton biomass (McGillicuddy, 2016). However, nuances are increasingly reported in eddy mechanisms and associated phytoplankton responses, highlighting the complexity of the phenomena in play (*e.g.* variations in physical fields through the eddy lifetime, vertical motions

in the core vs. along the eddy's edge, contribution of lateral exchanges, eddy-wind interaction, submesoscale pumping, eddy-eddy interaction: Lévy *et al.*, 2001; Sweeney *et al.*, 2003; McGillicuddy *et al.*, 2007; Guidi *et al.*, 2012; Siegel *et al.*, 2013). Moreover, the respective influences of C and AC eddies on phytoplankton dynamics are still debated (Brannigan, 2016; Dufois *et al.*, 2016; Barone *et al.*, 2019; Xiu & Chai, 2020).

Observations of the impact of mesoscale eddies on DCMs remain sparse, either limited to specific locations or time periods. Additionally, such impacts often differ from those observed by satellites which capture surface layers only. A general assessment and quantification of the impact of eddies on DCM characteristics as well as on light and nutrients, their main drivers, is still missing. Yet such an assessment is particularly critical for the quasi-permanently stratified subequatorial and subtropical waters as eddies may represent the key factor regulating fluctuations of environmental drivers in these stable systems (Letelier *et al.*, 2000; Cullen, 2015).

To help fill in this gap, our study investigates the role of eddies in modifying DCM depth and intensity by driving changes in light and nutrient fields. Our analysis of DCMs relies on BGC-Argo's global dataset of vertical measurements of fluorescence of Chla (Fchl_a) and optical backscattering of particles (b_{bp}) in addition to hydrological parameters and up to four additional core BGC parameters (Roemmich *et al.*, 2019; Chai *et al.*, 2020; Claustre *et al.*, 2020). Fchl_a and b_{bp} are respectively proxies of the concentrations of [Chla] (Roesler *et al.*, 2017) and particulate organic carbon (POC) (Loisel & Morel, 1998; Stramski *et al.*, 1999; Cetinić *et al.*, 2012), whose combined analysis allows identification of DCMs and discrimination between DAMs and DBMs (Cornec *et al.*, 2020). Meanwhile, to probe into eddies, we co-located the global dataset of BGC-Argo profiles with the TOEddies database (Laxenaire *et al.*, 2018) providing a global atlas of mesoscale eddies automatically detected from Absolute Dynamical Topography (ADT) obtained via multi-satellite altimetry.

This study first assesses the effect of mesoscale eddies on DCMs in the world ocean with a specific focus on the impact of the inner cores of C and AC on the occurrence of DAMs and DBMs. DCM seasonality is then examined in the quasi-permanently stratified systems of subtropical and subequatorial waters. Finally, the influence of eddy polarity on DCM characteristics, and on the changes in environmental drivers are described.

4.3.2 Materials and methods

BGC Argo database and regionalization

Data from 505 BGC-Argo floats (~50 000 profiles collected from 2010 to 2020, Argo, 2020) equipped with [Chl a] and b_{bp} sensors (in addition to sensors for CTD (conductivity, temperature, depth), and up to four additional BGC core parameters) were processed and qualified as described in Bellacicco *et al.* (2019) and Wong *et al.* (2020). Vertical profiles were classified as presenting a DCM or not (NO) based on the analysis of bio-optical profiles. DCM profiles were then further segregated into photoacclimation (DAM) or biomass maxima (DBM) following Cornec *et al.* (2020). The characterization of DCM profiles was assessed through the depth of the DCM (Z_{DCM}) as well as [Chl a] and b_{bp} at the DCM depth ([Chl a] $_{DCM}$ and b_{bpDCM} , proxies of DCM intensity; Hopkinson & Barbeau, 2008).

To specify the environmental context of DCMs, daily-integrated Photosynthetically Available Radiation (iPAR) and nitrate concentration profiles were estimated for each BGC-Argo vertical profile. Nitrate concentration at each depth was retrieved from the dissolved oxygen profiles (as a parameter measured on most profiles, conversely to nitrate concentration) through the neural network-based method CANYON-B (Sauzède *et al.*, 2017; Bittig *et al.*, 2018). Surface values of Photosynthetically Available Radiation (PAR) were computed with a clear-sky model (Gregg & Carder, 1990), then propagated at depth using a regional attenuation coefficient based on empirical bio-optical relations with [Chl a] (Cornec *et al.*, 2020, adapted from Morel *et al.*, 2007). Cloud-cover coefficients were applied per month and per 10°-latitude band on the PAR profiles (Lacour *et al.*, 2017; Cornec *et al.*, 2020). The iPAR was then derived at each profile depth by integrating the PAR profiles over the day-length (Lacour *et al.*, 2017). The depth of the nitracline (Z_{Nit}) was calculated as the shallowest depth at which the nitrate concentration is 1 $\mu\text{mol NO}_3$ higher than the surface concentration (Cornec *et al.*, 2020). The iPAR value at the nitracline depth (iPAR $_{Nit}$) gives an estimation of the potential productivity of the DCM (Cullen, 2015). Mean iPAR in the Mixed Layer (iPAR $_{ML}$) gives an estimation of light availability in the upper layer of the water column, and was calculated as the average of the iPAR values within the Mixed Layer Depth (MLD). The MLD was calculated as the depth where the potential density increased by 0.03 kg m^{-3} in relation to the surface value (de Boyer Montégut *et al.*, 2004).

Mesoscale eddy database and monthly occurrence data

In the geostrophic framework, mesoscale eddies can be characterized by concentric circles of Sea Surface Height (SSH), highlighting the predominance of rotation in their dynamics. This particular property has prompted the development of algorithms for automatic eddy detection from satellite altimetry maps (*e.g.* Chaigneau *et al.*, 2008, 2009; Chelton *et al.*, 2011).

In this study, we take advantage of the global eddy atlas obtained by applying the TOEddies algorithm (Laxenaire *et al.*, 2018) to daily $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ AVISO ADT maps produced by Ssalto/Duacs and distributed by Copernicus-Marine Environment Services (CMEMS), either in delayed time (1993 to early 2019) or near-real time (early 2019 to present). This algorithm identifies, on ADT maps, local maxima (minima) as the possible center of AC (C) eddies. The features are classified as eddies if the outermost closed ADT contour containing only one possible center is characterized by a difference in ADT with the center greater than 1 mm (see Laxenaire *et al.* (2018) for details including validation of their method using surface drifters). This closed contour defines the outer limit of each eddy, which, in general, is affected by the external field (Laxenaire *et al.*, 2019). The eddy's core is defined as the surface encompassed by the ADT contours with the highest mean absolute azimuthal velocity (Laxenaire *et al.*, 2019).

On the basis of the resulting database, we divided up the ocean surface, and thus flagged collocated BGC-Argo profiles, according to their position, either as regions outside eddy influence, within an eddy core (either AC or C) or within an eddy edge (defined as the area between the core and the eddy's outermost contour). This study focuses on the main effects of C and AC. Our results therefore compare profiles lying within eddy cores with those outside their geometrical limits. Properties associated with eddy edges are shown and briefly discussed in the SI, Annex 3.

To obtain a climatological view of eddy presence, we computed the percentage of time per month from 2010 to 2018 for which each pixel of the ADT maps lay in one of the three areas (outside, core and edge of eddies) defined by the TOEddies atlas. From these data, we estimated monthly and yearly climatologies covering the period of the BGC-Argo sampling by computing mean values (respectively monthly and yearly) of the percentage of occurrence per pixel for each eddy polarity and area (*i.e.* AC_{core} , AC_{edge} , C_{core} and C_{edge}).

Matchup of BGC-Argo profiles with mesoscale detection and related metrics

For each eddy, we computed the proportions of DAM and DBM profiles, which we then compared to those outside eddy influence (*i.e.* EXT). We also defined the difference in percentage of DAMs and DBMs between each eddy type (*i.e.* AC_{core} and C_{core}) and with EXT as a metric of DCM anomalies associated with the presence of mesoscale eddies. We computed such anomalies on both global and monthly scales. Note that we shifted the southern hemisphere by 6 months to phase with northern-hemisphere seasonality.

We divided the subequatorial and subtropical latitudes (30°S-30°N) into 14 different regions with coherent *a priori* hydrographical and/or biogeochemical patterns to which we assigned the BGC Argo floats (Cornec *et al.*, 2020, SI, Annex 3: Table S2 and Fig. S3). We also computed anomalies on the same basis as described above for the three DCM descriptors ([Chl_a]_{DCM}, b_{bpDCM} , and Z_{DCM} , SI, Annex 3: Fig.S7 and S9) and the four environmental parameters (Z_{Nit} , MLD, $iPAR_{Nit}$, and \overline{iPAR}_{ML} , SI, Annex 3: Fig. S8 and S10), assuming that intraregional variations of these parameters are smaller than their interregional variations.

4.3.3 Results and Discussion

Global DCM and eddy repartition

To assess the global distribution of DCMs and their typology, as well as the occurrence of eddies, we grouped the data of BGC-Argo profile types (SI, Annex 3: Table S1) per 20°-latitude band, from the equator to 60° in both hemispheres (**Fig. 48**). The BGC-Argo database's representativeness of eddy occurrence was verified by comparison with the TOEddies climatologies (SI, Annex 3: Text S1 and Fig. S3).

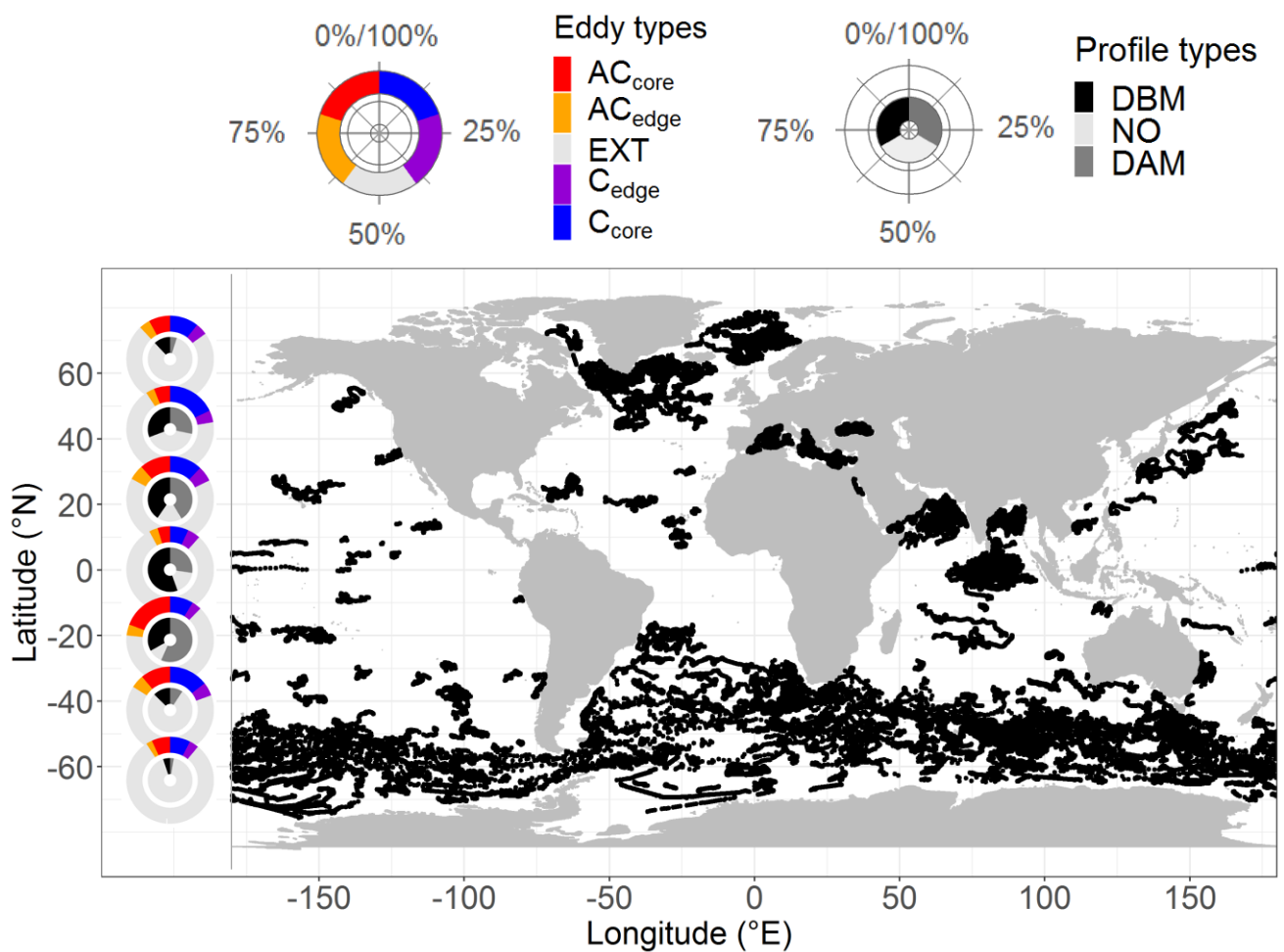


Figure 48. Map of the BGC-Argo profile database and percentages of distributions of profile types (inner circles), and mean percentages of eddy polarities and sections (outer circles).

Profiles indicating the presence of DCMs (i.e. DBM and DAM) dominate from 30°S to 50°N (respectively 90% and 59% in the 10-30°S and 30-50°N latitudinal bands), but are less frequent at higher latitudes (respectively 17% and 8% at 50-70°N and 50-70°S). This asymmetrical distribution with comparatively higher DCM occurrence in the northern

hemisphere is due to significant contribution to the dataset by data from the Mediterranean Sea and Baffin Bay, both regions presenting a strong seasonal occurrence of DCM profiles (Martin *et al.*, 2010; Ardyna *et al.*, 2011; Barbieux *et al.*, 2019). DCMs are generally dominated by DBMs in the equatorial band (67% of DCM profiles between 10°S–10°N), DAMs between 30°S–10°S (63%), and DBMs between 50°–70° in both hemispheres (respectively 63% and 75% in the southern and northern hemispheres) whereas both types have equal proportions between 10°N–30°N and 30°N–50° N. The low occurrence of DCMs at high latitudes is related to their highly seasonal dynamics both in terms of hydrological conditions and surface primary production. At those latitudes, DCMs occur during a short period (*i.e.* in summer) when the water column is stratified and organic material in the upper layer undergoes post-bloom depletion (Ardyna *et al.*, 2013; Baldry *et al.*, 2020). The high occurrence of DCMs in subequatorial and subtropical water systems confirms the quasi-permanence of upper-water stratification and organic depletion at these latitudes (Herbland & Voituriez, 1979; Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014). Subequatorial systems (centered around 0°) are more favorable to DBM occurrence, suggesting near-optimal conditions for phytoplankton to thrive at depth (Herbland & Voituriez, 1979; Beckmann & Hense, 2007; Cullen, 2015). In subtropical systems, DAM proportions increase (and dominate DCM profiles in the southern hemisphere) as deep nutriclines with low light levels lead to strong photoacclimation at the DCM depth (Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014).

Impact of eddies on DAM/DBM occurrence (globally and in stratified systems)

Global proportions of DCM types outside (EXT) and within the different eddy polarities (C_{core} and AC_{core} , **Fig.49**) were compared. C present a higher occurrence of DBM profiles (30% in C_{core} , compared to 20% in EXT), and a slightly lower proportion of DAM profiles (18% of DAM in AC_{core} , compared to 20% in EXT). The opposite is true for AC: DAM occurrence increases (23%) while the DBM proportion remains steady (20%). We note that C_{edge} present an intermediate situation between EXT and C_{core} , whereas AC_{edge} show a higher proportion of DAM than AC_{core} and also a slight increase in DBM (SI, Annex 3: Fig. S4). The increased proportion of biomass accumulation profiles within cyclonic eddies compared to those outside eddy influence suggests the former's enhancement of environmental conditions favorable to phytoplankton growth. Conversely, the environmental conditions within anticyclonic eddies seem to favor the development of photoacclimation.

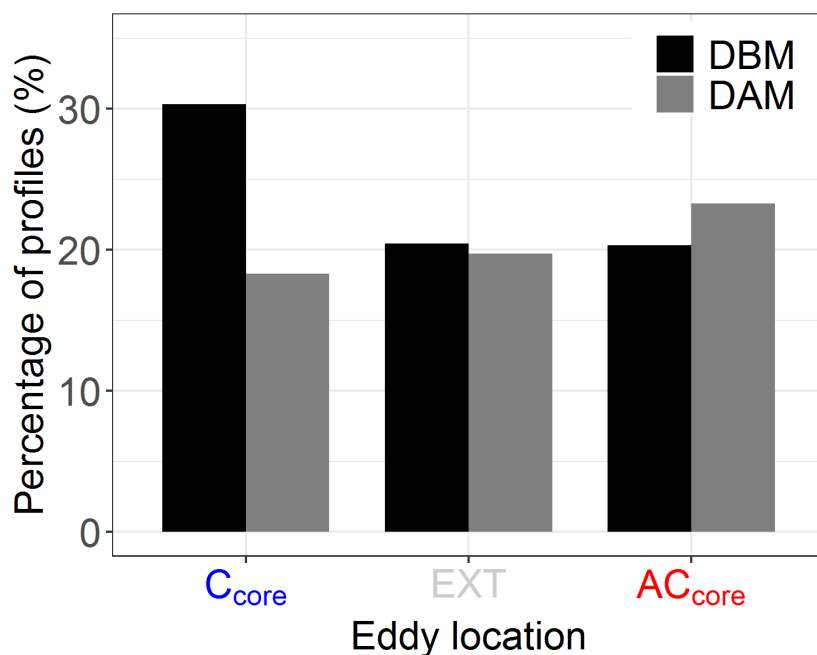


Figure 49. Percentages of DCM profile types within C and AC cores, and outside eddy influence.

The issue of how seasonality affects eddy influence on DCMs was specifically addressed for the 30°S to 50°N latitudinal band where DCMs are virtually permanent year-round. This sample thus excludes high-latitude regions where DCMs only develop during summer in both hemispheres. We analyzed the monthly anomalies of DBM and DAM profiles within C and AC and compared these to their occurrence outside eddy influence (**Fig.50 a and b**). In C cores, DBM anomalies are always positive year-round, and DAMs always negative, suggesting a system where photoacclimation processes are depreciated in favor of biomass accumulation at depth. A global increase in total DCM anomalies occurs from April (+3%) to September (+4%), with a peak around the summer solstice (+8% in July). This period is marked by a lesser decrease in the DAM proportion (-4% in July) and a strong increase in DBMs (+17% in April and September). However, from October to March, the global DCM proportion decreases with a minimum in January (-8%). Still positive but reduced, the DBM anomaly (+5% in December and January) is dominated by the strong decrease in DAM proportion. This implies that during late autumn-early winter, even if the proportion of DBMs in cyclonic eddies increases, there is a net decrease in the total proportion of DCMs compared to that in regions outside the eddies. This decrease could result in surface blooms (as suggested by an increase in [Chl_a] in the upper layer and a decrease in \overline{iPAR}_{ML} in profiles showing no DCM compared to profiles with a DCM, SI, Annex 3: Fig. S5) resulting from a possible injection of nutrient following an erosion of the nitracline.

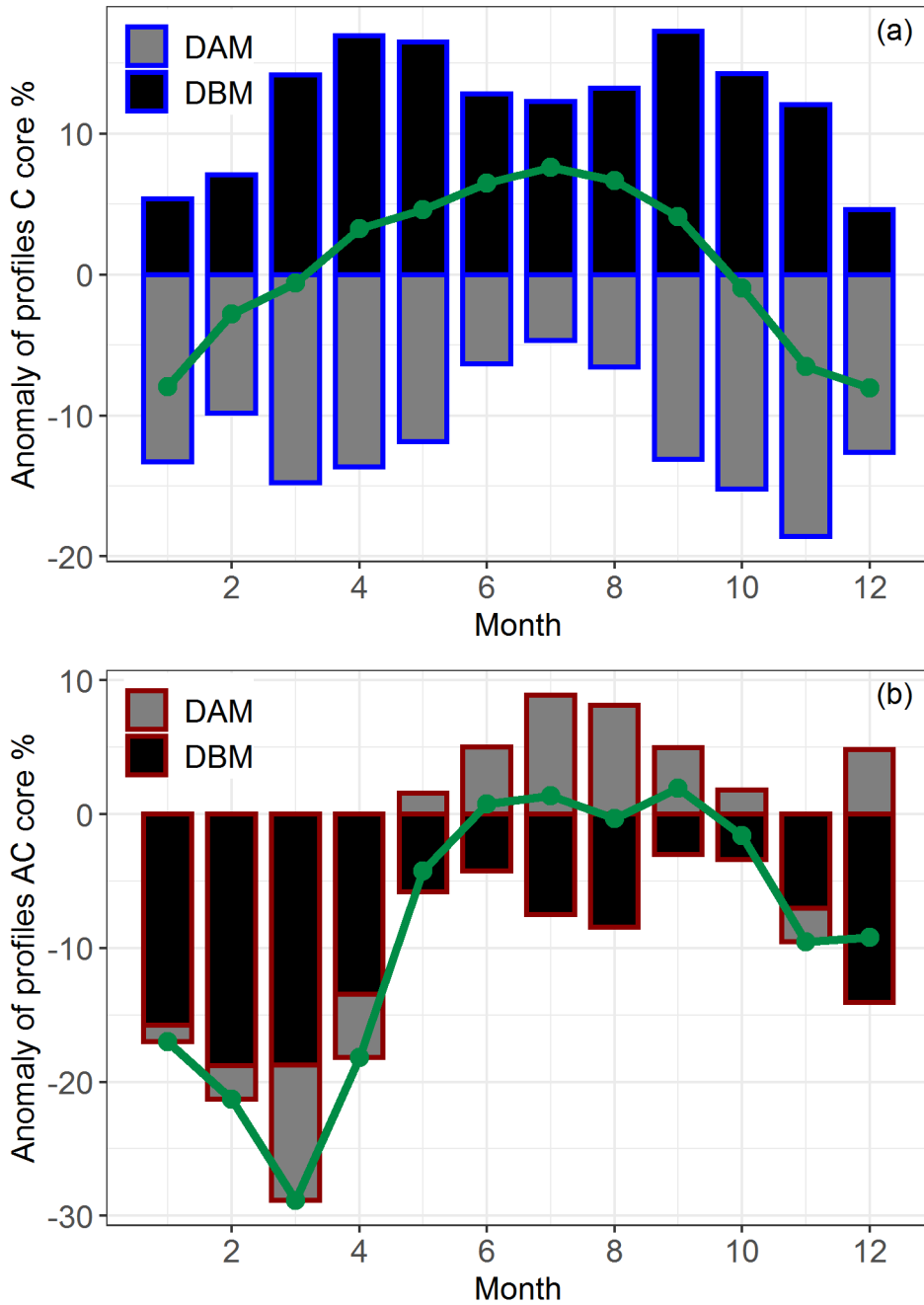


Figure 50. Monthly anomalies as percentages of each DCM profile type in cyclonic (a) and anticyclonic (b) eddies compared to the percentages outside eddy influence within the 30°S-50°N latitudinal band. The green line represents total DCM profile anomalies.

In AC, total DCM anomalies are essentially negative (with a maximum in March of -29%) or close to zero in summer. These results highlight that AC discourage the presence of DCMs. Throughout the year, DBM anomalies are also negative, with a minimum in winter and early spring (-19% in February and March). However, DAM anomalies become positive from June to October with a maximum in July (+9%). The period around the summer solstice represents

a critical period in the DAM/DBM transition, especially in oligotrophic systems, as this is when light penetrates deeper in the water column, hence enhancing the probability of more photons reaching the nitracline. These conditions favor biomass accumulation until the autumnal uplift of isolumines (Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014) when AC again tend to diminish DBMs and favor AMs instead.

Impact of eddies on DCM properties and their environment

For stratified regions, mean anomalies of the descriptors of DCM properties (**Fig. 51 a**) and of associated environmental parameters (**Fig. 51 b**) were computed for C and AC for the 14 regions of stratified systems. For both types of descriptors, C and AC clearly present opposite effects (Mann Whitney test, p-values <0.05). In C, DCM intensity significantly increases (**Fig. 51 a**) as shown by positive anomalies in $[Chla]_{DCM}$ (+12%) and b_{bpDCM} (+9%), combined with a shallowing of DCM depth (-9%). The simultaneous increase in b_{bpDCM} and $[Chla]_{DCM}$ can explain the transition toward deep biomass accumulation observed in sections *Impact of eddies on DAM/DBM occurrence (globally and in stratified systems)* (**Fig. 49 and 50**). The opposite is observed in AC, with a decrease in DCM intensity (-9% for $[Chla]_{DCM}$; -5 % for b_{bpDCM}), associated with a deepening of the Z_{DCM} (-9%). These analyses confirm recent observations of DCM characteristics within AC and C (Li & Hansell, 2016; Gao *et al.*, 2017; Pasqueron De Fommervault *et al.*, 2017; Barone *et al.*, 2019; Xiu & Chai, 2020).

As for environmental parameters, upward shifts of the Z_{Nit} and MLD are observed in C (**Fig. 51 b**: respectively -10% and -11%). Positive anomalies are also recorded for $iPAR_{Nit}$ (+62%) and \overline{iPAR}_{ML} (+11%). Meanwhile, AC eddies present the reverse features: a downward shift of the Z_{Nit} (+13%) and MLD (+12%), and negative anomalies for $iPAR_{Nit}$ (-60%) and \overline{iPAR}_{ML} (-10%). These estimates show that on average, cyclonic eddies favor environmental conditions in which DCM thrive. They suggest that the typical vertical isopycnal shoaling at the center of C (represented by the shallowing of the MLD in the anomalies) maintains an uplift of the nitracline (Vaillancourt *et al.*, 2003; Chai *et al.*, 2020). This upward shift toward the sunlit layer leads to an increase in $iPAR_{Nit}$, as observed by Letelier *et al.* (2000) and Hopkinson & Barbeau (2008). Meanwhile, the reverse occurs for AC: the downward displacement of isopycnal in eddy cores distances the nitracline from the euphotic zone, deterring phytoplankton growth. Note that the behavior of properties in eddy edge zones is intermediate in relation to that in cores and that outside eddies (SI, Annex 3, Fig. S6).

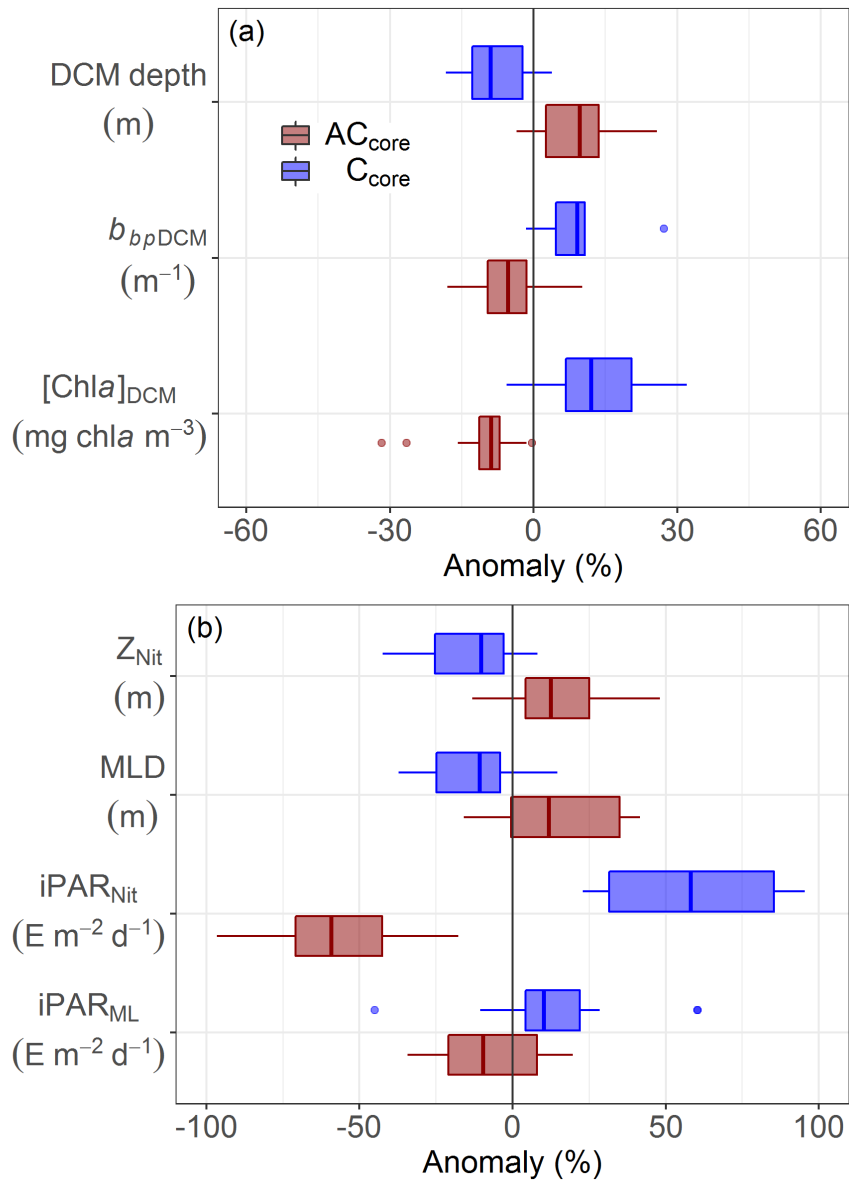


Figure 51. Quartile diagrams of regional anomalies of DCM characteristics (a) and environmental parameters (b) within the 30°S-50°N band in AC and C cores compared to the parameters outside eddy influence. Note that for the seven descriptors, the variables are significantly different (Mann Whitney test, p-values <0.05).

4.3.4 Conclusion

In this study, we addressed the effect of mesoscale eddies on DCM characteristics as well as the environmental context that controls their development and persistence in the global ocean. We found that at a global scale, cyclonic and anticyclonic eddies have opposite effects on DCM occurrence: the largest proportion of profiles with biomass maxima (DBMs) are found inside the cores of cyclonic eddies whereas the largest proportion of photoacclimation-related maxima (DAMs) are inside the cores of anticyclonic eddies.

In low-latitude stratified environments dominated by quasi-permanent DCMs (*i.e.* subtropical and subequatorial regions), 20–30% of surfaces are impacted by mesoscale eddies. Cyclones favor a global shift of the system from DAMs towards DBMs. Conversely, anticyclones lead toward the disappearance of DCMs (with an intermediate shift from DBMs toward DAMs during the summer solstice period).

In cyclonic eddies, the strengthening of DCMs is related to an uplift of the isopycnal and nitracline toward the sunlit layer that provides an optimal environment for phytoplankton development and growth (while the opposite occurs in anticyclones). The increase in DCMs may result from either a proliferation of the phytoplankton community typical of DCMs outside eddy influence, or from a change in the local community (Waite *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2008; Jyothibabu *et al.*, 2015; Waga *et al.*, 2019). In cyclonic eddies, a rise in DBM occurrence explains their enhanced DCM intensity. The enhancement of DCM intensity in cyclonic eddies explains the rise in DBM occurrence. Nevertheless, the reasons for DCM decrease inside the cores of cyclonic eddies during winter still need further investigation. This decrease could be the effect of enhanced surface productivity, or a process other than eddy pumping (*e.g.* submesoscale processes, eddy-wind interaction or MLD effect (Lévy *et al.*, 2001; McGillicuddy *et al.*, 2007; Siegel *et al.*, 2011; Mahadevan, 2016; Waga *et al.*, 2019).

Our results highlight that in cyclonic and anticyclonic eddies, eddy pumping –visibly the dominant process within eddy cores – has opposite effects on DCMs, in particular in subequatorial and subtropical latitudes where environmental conditions are more stable year-round. Continued expansion of the BGC-Argo database will allow further investigation of these processes, for example, the impact of eddy size and intensity, the positions of eddy cores with respect to the ocean surface (*e.g.* Assassi *et al.*, 2016; Laxenaire *et al.*, 2020), the position of the DCM with respect to the core center, as well as processes acting at eddy edges (Klein & Lapeyre, 2009). On the basis of regional anomalies of DCM intensities, an investigation of the

impact on primary production could also help to assess the contribution of mesoscale eddies to the global carbon budget.

Acknowledgments and data

This study is a contribution to the following projects: remOcean (European Research Council, Grant agreement 246777); REFINE (European Research Council, Grant agreement 834177); SOCLIM (BNP Foundation); AtlantOS (European Union's Horizon 2020 research and innovation program, Grant 2014-633211); NAOS (Agence Nationale de la Recherche, grant agreement J11R107-F); BGC-Argo-France (CNES-TOSCA).

All BGC-Argo data are available at <ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/>. These data were collected and made freely available by the International Argo Program and the national programs that contribute to it. (<https://argo.ucsd.edu>, <https://www.ocean-ops.org>). The Argo Program is part of the Global Ocean Observing System. Haili Wang is acknowledged for giving access to data from three floats in the South China Sea. The gridded altimeter products were produced by SSALTO/DUACS and distributed by the Copernicus Marine Environment Monitoring Service. The authors wish to thank the Argo Data Management team (ADMT) and the BGC-Argo Data Management team (BGC ADMT). Authors declare no conflict of interest.

4.4 Conclusion et perspectives de l'étude

Dans ce chapitre, la co-localisation de la base de flotteurs BGC-Argo avec un atlas de tourbillons de mésoéchelle a permis d'étudier pour la première fois à l'échelle globale l'impact de ces structures et de leur polarité sur le DCM avec un focus particulier sur les régions présentant un état de stratification permanent. L'étude a mis en évidence l'effet dominant du processus pompage engendré par les tourbillons, processus dont l'orientation dépend de la polarité des tourbillons. Les tourbillons cycloniques constituent un environnement favorable à la présence de maxima profonds de biomasse, bien qu'ils semblent également entretenir une production en surface, notamment durant la période hivernale. L'environnement d'un tourbillon cyclonique est caractérisé par une remontée de la nitracline à des profondeurs où l'éclairement est favorable à la croissance phytoplanctonique. Les tourbillons anticycloniques entraînent l'éloignement de la nitracline de la couche éclairée, et entretiennent ainsi davantage les

processus de photoacclimatation, engendrant parfois même la disparition complète de la structure des DCMs lors de certaines saisons. L'extension de la base de profils BGC-Argo devrait permettre de consolider ces observations et d'approfondir la compréhension des phénomènes dans la zone périphérique des tourbillons qui reste encore peu échantillonnée. Une estimation des surfaces occupées par les deux types de tourbillons permettrait de quantifier ces observations au DCM à l'échelle régionale. La combinaison de mesures de profils hydrographiques avec la détection satellite permettrait également d'accéder à la détection des tourbillons de subsurface (« mode-water eddies ») dont la signature altimétrique ne permet pour le moment pas la distinction avec les tourbillons de surface (Assassi et al., 2016).

Impact des maxima profonds de Chlorophylle *a* sur la production primaire

5.1 Introduction

La mesure directe ou la modélisation de la production primaire océanique par le phytoplancton est essentielle en amont de beaucoup de recherches sur le cycle biogéochimique du carbone et d'autres éléments majeurs. A l'échelle des océans, les flux de carbone assimilé grâce à la photosynthèse sont généralement exprimés en masse de carbone fixée par unité de temps, et par unité de volume (d'eau) ou de surface (la masse de carbone étant dans ce cas intégrée sur un intervalle de profondeurs la colonne d'eau). A l'échelle globale, les estimations sont généralement basées sur des modèles bio-optiques semi-empiriques, qui utilisent notamment la [Chl*a*] en reliant notamment la concentration en Chl*a* avec la production primaire (plusieurs modèles ont été décrits dans les étude de Antoine and Morel, 1995; Behrenfeld & Falkowski, 1997; Carr et al., 2006; Saba et al., 2010; Lee et al., 2015). Ces modèles permettent d'utiliser les mesures satellites synoptiques de la [Chl*a*] pour quantifier la production primaire dans l'océan mondial (Longhurst et al., 1995; Antoine et al., 1996; Behrenfeld et al., 2002). La portée de la télédétection est cependant limitée à la couche superficielle de l'océan (et plus précisément à la couche de première pénétration, Z_{pd}). Les valeurs de [Chl*a*] qu'elle fournit sont donc intégrée sur cette couche uniquement (Gordon & McCluney, 1975). Les estimations des taux de production primaire spécifiquement liée au DCM reposent donc essentiellement sur des mesures *in situ* restreintes, ou des estimations par modélisation à l'échelle globale (Silsbe & Malkin, 2016).

En prenant en compte les variations de la distribution verticale en [Chl*a*], plusieurs modèles ont été développés dans le but d'inférer la forme de profils de [Chl*a*] à partir des mesures de la [Chl*a*] effectuées par les satellites (*e.g.* Lewis et al., 1983; Platt et al., 1988; Morel & Berthon, 1989; Richardson et al., 2003; Uitz et al., 2006; Mignot et al., 2011; Bouman et al.,

2020). Morel & Berthon (1989) ont ainsi établi une relation entre le contenu en Chl a dans la couche euphotique (Z_{eu}), la [Chl a] de surface, et la distribution verticale de la [Chl a]. A partir de ~ 4000 profils pigmentaires (Chl a et , les auteurs ont défini sept profils types caractéristiques de l’océan global (en fonction du gradient trophique des eaux de surface), et paramétré les profils présentant un maximum profonds suivant une loi gaussienne (Lewis et al., 1983) qui détermine l’intensité des DCMs, leur profondeur, et leur étendue verticale. En 2006, Uitz et al. ont proposé un nouveau paramétrage du modèle de Morel et Berthon (1989) basé sur ~ 2400 profils de mesures phytoplanctoniques analysés par « High Performance Liquid Chromatography » (HPLC). Cette méthode se distingue en particulier de la précédente par l’ajout sur le modèle de la loi gaussienne d’une décroissance linéaire en profondeur pour améliorer la restitution de la forme des profils de [Chl a]. Ces deux modèles sont aujourd’hui, parmi d’autres, largement utilisés pour quantifier et estimer la distribution de la [Chl a] dans diverses régions de l’océan global.

En utilisant la base de données de profils verticaux de [Chl a] des flotteurs BGC-Argo, l’étude présentée dans ce chapitre vise à estimer la production primaire générée au niveau des DCMs à l’échelle globale en utilisant le modèle de Morel (1991), avec un accent sur la production sous la couche limite de détection des satellites. Dans un second temps, l’impact des tourbillons cycloniques et anticycloniques sur la production primaire des DCMs (décrit dans le Chapitre 5) est étudié dans les régions où la stratification est quasi-permanente (*e.g.* dans les latitudes subéquatoriales et subtropicales). Enfin, la précision des modèles de Morel et Berthon (1989) et Uitz et al (2006) quant à l’estimation des profils verticaux de [Chl a] est évaluée par comparaison avec les profils [Chl a] mesurés par les flotteurs. Cette évaluation se base sur les différences entre les profils de production primaire calculés à partir des profils de [Chl a] modélisés et mesurés, à l’échelle globale et régionale.

5.2 Résumé de l’étude

Les profils de [Chl a] de la base globale de flotteurs BGC-Argo ont été analysés individuellement afin de ne conserver que ceux caractérisés par la présence d’un DCM. En utilisant le modèle de Morel (1991), des profils de production primaire ont ensuite été estimés pour les profils présentant un DCM. La production intégrée moyenne liée aux DCMs a ensuite été calculée par bandes de 10° de latitudes pour chacune des trois couches optiques suivantes :

entre la surface et la première profondeur de pénétration (Z_{pd}), entre Z_{pd} et la profondeur euphotique (Z_{eu}), et entre Z_{eu} et $1.5 * Z_{eu}$ ($Z_{eu1.5}$). Les estimations de production primaire intégrée sur la couche Z_{pd} - Z_{eu} ont ensuite été pondérées par la proportion de profils où un DCM a été détecté pour chacune des 28 régions de l'océan global échantillonnées par les flotteurs.

Il apparaît que la majeure partie de la production primaire liée aux DCMs est réalisée dans la couche Z_{pd} - Z_{eu} , et la plus importante au niveaux des hautes latitudes (*i.e.* 50-60° Nord et Sud) et dans les régions subéquatoriales (*i.e.* 10°S-10°N). Cependant, la pondération par le pourcentage régional de présence de DCMs montre une distribution latitudinale presque symétrique des valeurs de production primaires, avec un gradient croissant des régions des hautes latitudes vers les régions subéquatoriales.

L'impact des tourbillons de mésoéchelle sur la production au DCM dans les régions stratifiées a ensuite été évalué en mettant en commun des profils BGC-Argo et une base de tourbillons de mésoéchelle détectés par altimétrie satellite. Il apparaît que la production primaire des DCMs augmente significativement dans les tourbillons cycloniques par rapport à la production primaires des DCMs hors de l'influence des tourbillons.

L'influence de la distribution verticale de la [$Chl a$] telle que mesurée par les flotteurs BGC-Argo, et telle qu'estimée par les modèles de Morel et Berthon (1989) et Uitz et al (2006) à partir d'une valeur de [$Chl a$] de surface, a été testée sur les profils de production primaire. La production primaire est globalement sous-estimée en utilisant les profils de [$Chl a$] modélisés dans la couche Z_{pd} - Z_{eu} , et en particulier dans les régions subéquatoriales. L'utilisation d'une distribution de la [$Chl a$] suivant une loi gaussienne atténue l'intensité du pic de production primaire au DCM, et ne représente pas la forme générale des profils régionaux, souvent asymétrique et suivant plutôt une loi de Laplace ou de log-Laplace.

5.3 Article : On the impact of Deep Chlorophyll Maxima on net primary production and its modelling (étude en projet de soumission à *Geophysical Research Letters*)

M. Cornec¹ H. Claustre¹

¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, Villefranche-sur-Mer, France

Corresponding author: Marin Cornec (cornec@obs-vlfr.fr)

Key Points:

- Accurate knowledge of [Chl a] vertical distribution is essential for modeling net primary production (PP), especially in the presence of Deep Chlorophyll Maxima (DCMs).
- Using an extensive BGC-Argo dataset, we assess the impact of DCMs on PP over various spatial scales ranging from zonal patterns to mesoscale eddies.
- DCMs associated with subequatorial waters, playing a role largely underestimated until now, are key contributors to global PP.

Abstract

Deep Chlorophyll Maxima (DCMs) are ubiquitous features in the global ocean that may incorporate layers of active phytoplankton and contribute significantly to phytoplankton net primary production (PP) in the upper water column. Assessing the potential contribution of DCMs to global PP is, however, challenging. Indeed, as DCMs escape remote-sensing detection, PP data at adequate vertical resolution are too scarce for any reliable estimation of the global budget. Until now, the most reliable solution has consisted in bio-optical models of PP relying on satellite ocean color, with vertical profiles of [Chl a] inferred from surface [Chl a] through statistical models as critical inputs. Here, for the first time, we use an extensive dataset of vertical [Chl a] profiles acquired by BGC-Argo floats to model primary production (Morel, 1991) associated with DCMs in the global ocean. We show that PP associated with DCMs is particularly significant at high latitudes and in subequatorial areas. The highest impact of DCMs on PP is recorded in the layer comprising between 10% and 1% of surface irradiance. Regional estimations of PP within this layer show that productivity associated with DCMs decreases from the equator towards high latitudes. We additionally show that in permanently stratified regions, cyclonic eddies tend to favor DCM primary production. Finally, the impact of DCMs on PP appears largely misestimated in subequatorial regions when using statistical parametrization of [Chl a] profiles as opposed to direct *in-situ* measurements. On an annual basis, this underestimation represents 18 GT of carbon, *i.e.* 35% of current estimates of global PP.

5.3.1 Introduction

Primary production (PP, *i.e.* the amount of organic carbon photosynthesized by phytoplankton minus phytoplankton respiration, unit of $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) is a fundamental quantity for evaluating the role and importance of phytoplankton in constraining carbon-flux budgets (Platt *et al.*, 1988; Joint & Groom, 2000; Antoine *et al.*, 1996; Behrenfeld *et al.*, 2005). On a global scale, PP estimates, which roughly correspond to ~ 50 GT of carbon fixed annually, are essentially quantified through bio-optical PP models (Antoine *et al.*, 1996; Westberry *et al.*, 2008; Uitz *et al.*, 2010). These PP models, relying heavily on vertical profiles of chlorophyll *a* concentration [Chl*a*] as inputs (*e.g.* Antoine *et al.*, 1996), were developed to take advantage of satellite observations that offer a synoptic view of [Chl*a*] distribution (Longhurst *et al.*, 1995; Platt *et al.*, 1988). This synoptical view is however restricted to the so-called first optical depth (Z_{pd} , Gordon & McCluney, 1975) which corresponds to the depth retaining 10% of surface irradiance. Satellite measurements therefore overlook the often inhomogeneous vertical distribution of [Chl*a*], especially when Deep Chlorophyll Maxima (DCMs) are present. In such situations, the accuracy of PP models is likely to be flawed.

Ubiquitous in the global ocean, DCMs characterize the presence of physiologically active cells at depth, especially in stratified systems (Cullen, 2015). Driven by a particular environmental framework, delineated by the availability of nutrients towards the surface and by irradiance at depth, they appear to be sensitive to and dependent on variations in both these resources (Klausmeier & Litchman, 2001; Fennel & Boss, 2003; Letelier *et al.*, 2004; Beckmann & Hense, 2007; Cullen, 2015). While DCMs are likely to make significant contributions to regional and global PP budgets (Richardson *et al.*, 1998; Ardyna *et al.*, 2013; Macias *et al.*, 2014; Silsbe & Malkin, 2016; Bouman *et al.*, 2020), measurements of PP at DCMs are rather scarce (and their vertical resolution generally inadequate), hence preventing assessment of their impact on global PP. Until now, bio-optical models of PP have offered the only alternative for obtaining in-depth understanding of the role of DCMs in potentially driving PP. As inputs, these models use vertical [Chl*a*] profiles generally derived from surface satellite [Chl*a*], combined with statistical parametrizations of their shapes largely based on gaussian-shape models of varying complexity (Lewis *et al.*, 1983; Platt *et al.*, 1988; Morel & Berthon, 1989; Uitz *et al.*, 2006; Mignot *et al.*, 2011). These parametrizations are expected to capture the inhomogeneous features associated with DCMs.

On top of this historical parametrization of Chl a profiles, the BGC-Argo network of profiling floats (Roemmich *et al.*, 2019; Claustre *et al.*, 2020) now provides a new alternative for testing the impact of DCMs on PP. Indeed, a dense global dataset of [Chl a] profiles is progressively being assembled from *in vivo* fluorescence measurements, a widely used proxy for [Chl a] (Roesler *et al.*, 2017). Since the implementation of fluorometers on BGC-Argo floats (Johnson *et al.*, 2009; Claustre, 2010), more than 80,000 [Chl a] profiles have been acquired at high resolution and in various regions of the global ocean, permitting analysis of their DCM characteristics and environmental drivers (Cornec *et al.*, 2020a).

In light of this recent availability of *in-situ* measurements of [Chl a] vertical profiles, the present study aims to address two main objectives relating to the impact of DCMs on PP estimates and variability. The present analysis relies on the bio-optical PP model of Morel (1991), widely used in several configurations, either on a global scale or on a more regional scale (Uitz *et al.*, 2010).

The first part of the study takes advantage of the global representativity of [Chl a] vertical profiles from the BGC-Argo dataset to undertake an analysis of the impact of DCM presence on PP at various spatial scales. Data are specifically analyzed at a latitudinal scale (e.g. along 10°-latitudinal bands) or within coherent biogeochemical provinces. A specific focus is additionally placed on the impact of mesoscale eddies on DCMs and associated PP, as recently highlighted in Cornec *et al.* (2020b).

The second objective of this paper is to evaluate potential bias when using [Chl a] vertical-profile parametrizations as inputs in bio-optical PP models instead of direct *in-situ* measurements. We refer to two parametrizations of vertical profiles proposed by Morel & Berthon (1989) and Uitz *et al.* (2006), used respectively in the global PP estimations of Antoine *et al.* (1995) and Uitz *et al.* (2010), and compare them to the use of BGC-Argo profiles as inputs. Our analysis reveals that such parametrization potentially under-evaluates the role of DCMs in contributing to PP, especially in subequatorial regions where we attempt to calculate the potential bias of previous PP estimates on a global scale.

5.3.2 Materials and methods

BGC Argo database and regionalization

Up to August 30, 2020, 78,865 vertical profiles of [Chla] were measured by the global BGC-Argo float network, in addition to CTD parameters. Bio-optical and physical data were qualified and processed as described in Bellacicco *et al.* (2019) and Wong *et al.* (2020). Vertical profiles were grouped into 28 regions of the world ocean, presenting *a priori* coherent hydrological, geographical, and/or trophic regimes (Cornec *et al.*, 2020, SI, Annex 3: Fig. S1). Based on the vertical distribution and shape of [Chla] profiles (Cornec *et al.*, 2020, adapted from Lavigne *et al.*, 2015), profiles presenting no DCMs were removed from the dataset. The remaining profiles in the dataset are henceforth referred to as DCM profiles.

To assess the impact of [Chla] vertical shapes on the vertical distribution of primary production at depth, three optical depths were calculated for each profile: the first optical depth (Z_{pd}), the euphotic depth (Z_{eu}), and 1.5 times the euphotic depth ($Z_{eu_{1.5}}$), which respectively correspond to 10%, 1% and 0.1% of surface irradiance. As not all floats are equipped with downwelling irradiance sensors, a bio-optical model for light propagation (Morel & Maritorena, 2001, adapted from Morel, 1988) was used to infer Z_{eu} from the [Chla] profiles. Z_{pd} was obtained by dividing Z_{eu} by 4.6 (Gordon & McCluney, 1975). Three optical layers were subsequently defined from these reference depths: the Surf_ Z_{pd} layer (between the surface and Z_{pd}), the Z_{pd} - Z_{eu} , and the Z_{eu} - $Z_{eu_{1.5}}$.

Primary-production model

The bio-optical primary-production model of Morel (1991) used in this study can be summarized by equation (1):

$$PP = 12 [Chla] a^* PAR Fc \quad (1)$$

Equation (1), which in practice corresponds to a triple integral over wavelength, time and depth, specifies that PP ($\text{gC m}^{-3} \text{s}^{-1}$) depends on [Chla] (the chlorophyll *a* concentration, unit of mg Chla m^{-3}), a^* (the Chla specific absorption coefficient, unit of $\text{m}^2 \text{mg Chla}^{-1}$), PAR (the Photosynthetic Available radiation, unit of $\text{mole quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and Fc (the quantum yield for carbon fixation, unit of $\text{mole C (mole quanta}^{-1})$), while the factor 12 corresponds to the conversion of moles into grams of carbon. This equation reveals that the modeled PP essentially relies on two main processes: the absorption of radiant energy through the product [Chla] a^*

PAR, and the conversion of this absorbed radiation into chemical energy through the Fc quantum yield.

Estimation of [Chla] profiles

Two empirical models for the retrieval of [Chla] profiles - Morel & Berthon (1989, MB89) and Uitz (2006, U06) - were compared with BGC-Argo *in-situ* measurements. These models, widely used for modeling primary production (*e.g.* Moore & Abbott, 2000; Behrenfeld *et al.*, 2005b; Carr *et al.*, 2006; Lee *et al.*, 2007; McClain, 2009; Brewin *et al.*, 2011; Ardyna *et al.*, 2013), were established via statistical analysis respectively of ~4000 fluorometry- or spectrophotometry-determined [Chla] profiles (MB89), and ~2400 HPLC Chla profiles (U06).

Both models rely on the introduction of two dimensionless variables allowing straightforward comparison between profiles. The dimensionless depth, ζ , is obtained by dividing the geometrical depth by Z_{eu} :

$$\zeta = \frac{z}{Z_{eu}}$$

The dimensionless Chla concentration $\frac{[Chla](\zeta)}{[Chla]_{Z_{eu}}}$ is obtained by dividing [Chla] (ζ) by the average chlorophyll concentration within Z_{eu} $\overline{[Chla]}_{Z_{eu}}$.

For both datasets, the dimensionless profiles were grouped according to trophic categories on the basis of $\overline{[Chla]}_{Z_{pd}}$ values in which the dimensionless vertical profile was modeled according to a gaussian shape. While in MB89, the gaussian model is superimposed on a constant [Chla] background, in U06 this constant term is replaced by a linear decrease with depth in order to take into consideration the tendency of surface values to exceed deeper ones. Since all parameters of the gaussian shape (and of the linear decrease with depth) can be modeled from $\overline{[Chla]}_{Z_{pd}}$, a vertical [Chla] profile can be restituted from a satellite product alone. Here, namely to allow a comparison of modeled and measured vertical profiles, we use $\overline{[Chla]}_{Z_{pd}}$ as measured by the float profiles as the input variables of both models. This can be considered as an *a posteriori* validation of both models.

Mean annual estimations

For the 28 regions of BGC-Argo profiles, mean monthly PP profiles were calculated according to the model of Morel (1991), using BGC-Argo [Chla], or MB89 and U06 profiles, as well as the monthly mean of Z_{pd} , Z_{eu} , $Z_{eu1.5}$ depths. Monthly mean PP profiles were then

integrated within each of the three optical layers. Finally, for each region and each month, the integrated PP was multiplied by the percentage of occurrence of DCM profiles (from Cornec *et al.*, 2020a, SI, Annex 3: Table S3).

Matchup with mesoscale eddies

BGC-Argo profiles were matched up with an atlas of mesoscale eddies (TOEddies, Laxenaire *et al.*, 2018) detected from daily $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ AVISO Absolute Dynamical Topography (ADT) maps produced by Ssalto/Duacs and distributed by Copernicus-Marine Environment Services (CMEMS), either in delayed time (1993 to early 2019) or near-real time (early 2019 to present). The TOEddies algorithm detects cyclonic (C) and anticyclonic (AC) mesoscale eddies and defines their cores as the ADT contours with the highest mean absolute azimuthal velocity. Collocated BGC-Argo profiles were flagged, according to their position, either as regions outside eddy influence or within an eddy core (either AC or C). For each eddy polarity, and for the 14 regions within the 30°S - 30°N band (*e.g.* permanently stratified regions), anomalies in primary production in relation to that of DCM profiles outside eddy influence (*i.e.* EXT, SI, Annex 3: Fig. S5), were computed within the three layers.

5.3.3 Results and Discussion

Estimation of primary production from DCM profiles

Integrated PP estimated from the floats' [Chl a] within the three optical layers and for the DCM profiles were grouped per 10° -latitude band (**Fig. 52**). PP values are lowest in the Surf_ Z_{pd} layer (mean global values of 0.08 ± 0.09 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$), intermediate in the Z_{eu} - $Z_{eu1.5}$ layer (mean global values of 0.21 ± 0.23 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$), and highest in the Z_{pd} - Z_{eu} layer (mean global values of 0.59 ± 0.40 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$). In the Surf_ Z_{pd} layer, PP values show a nearly symmetrical distribution on either side of the equator: low values from 30°S to 40°N , then an increase toward higher latitudes (from 40 to 60°S , and from 50 to 60°N), and finally a decrease at 70° in both hemispheres. Latitudinal distributions differ for the Z_{pd} - Z_{eu} layer as values are equally strong in subequatorial waters (from 10°S to 10°N) and at higher latitudes (0.80 ± 0.40 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ at the Equator). Minimum values are found at 30° in both hemispheres (respectively 0.40 ± 0.22 and 0.37 ± 0.19 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ in the south and in the north). In the Z_{eu} - $Z_{eu1.5}$, the symmetrical pattern fades: values vary by around 0.3 mg C $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ from 0° to 70°S ,

with local minima at 40°S ($0.18 \pm 0.25 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), and a steady decrease from 0° to 70°N ($0.14 \pm 0.28 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

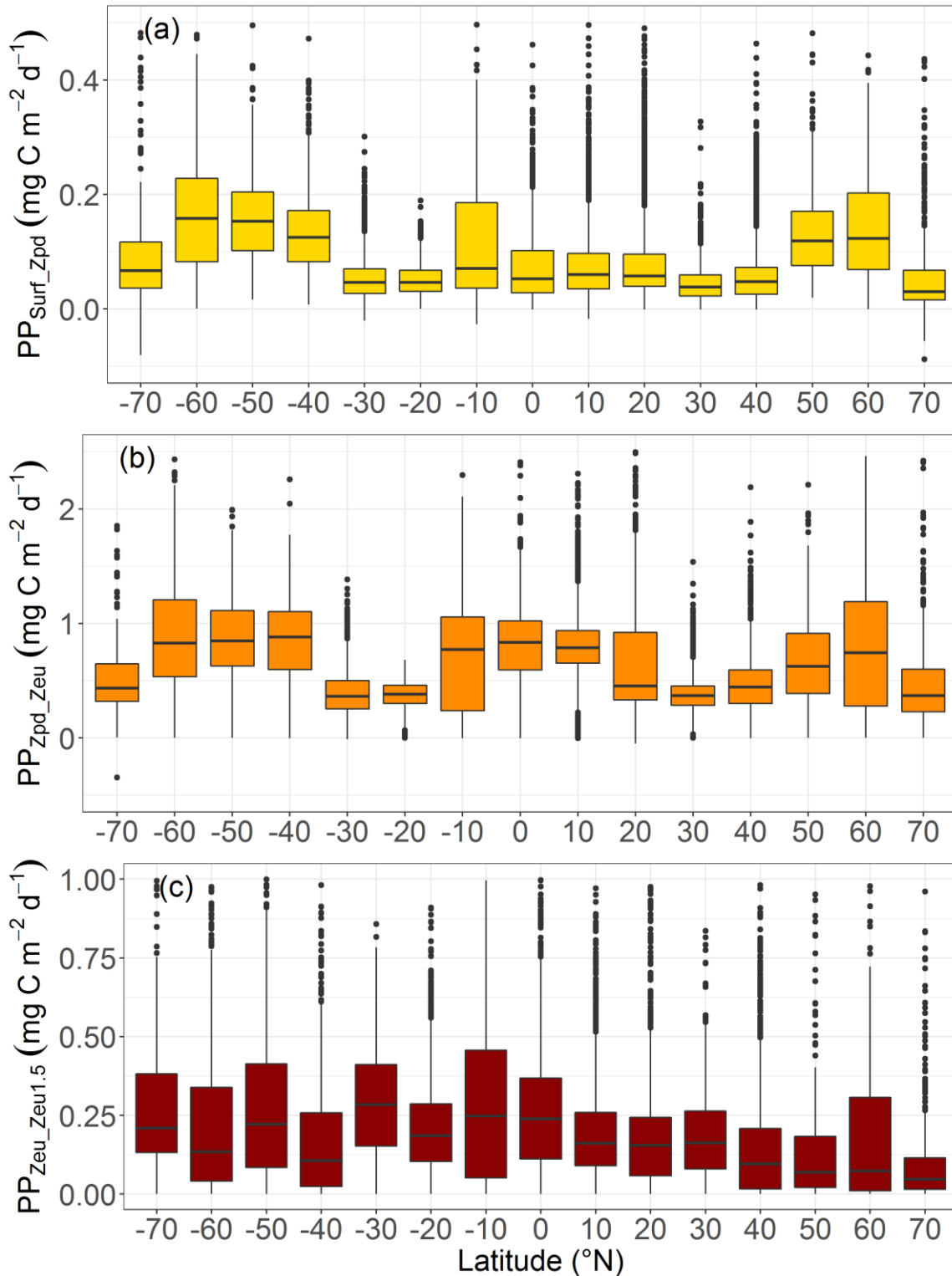


Figure 52. Quartile diagrams of integrated primary production for profiles presenting a DCM per 10° -latitude band within the surface- Z_{pd} (a), the Z_{pd} - Z_{eu} (b), and the Z_{eu} - $Z_{\text{eu1.5}}$ (c) layers.

DCM contribution to PP appears to be more significant within the Z_{eu} - Z_{pd} layer, a layer which escapes remote-sensing observations. We have therefore chosen to focus on the regional impact of the annual occurrence of DCM profiles on PP in this specific layer (**Fig. 53**). PP at the DCM presents a symmetrical distribution over latitudes for different regions. High latitudes are characterized by low PP with a mean of $0.11 \pm 0.07 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for regions above 40°N , and $0.09 \pm 0.05 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for regions of the Southern Ocean. In subtropical regions, PP increases with a mean of $0.33 \pm 0.04 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for the five subtropical gyres. The highest PP values are observed in the subequatorial bands with a mean of $0.66 \pm 0.05 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

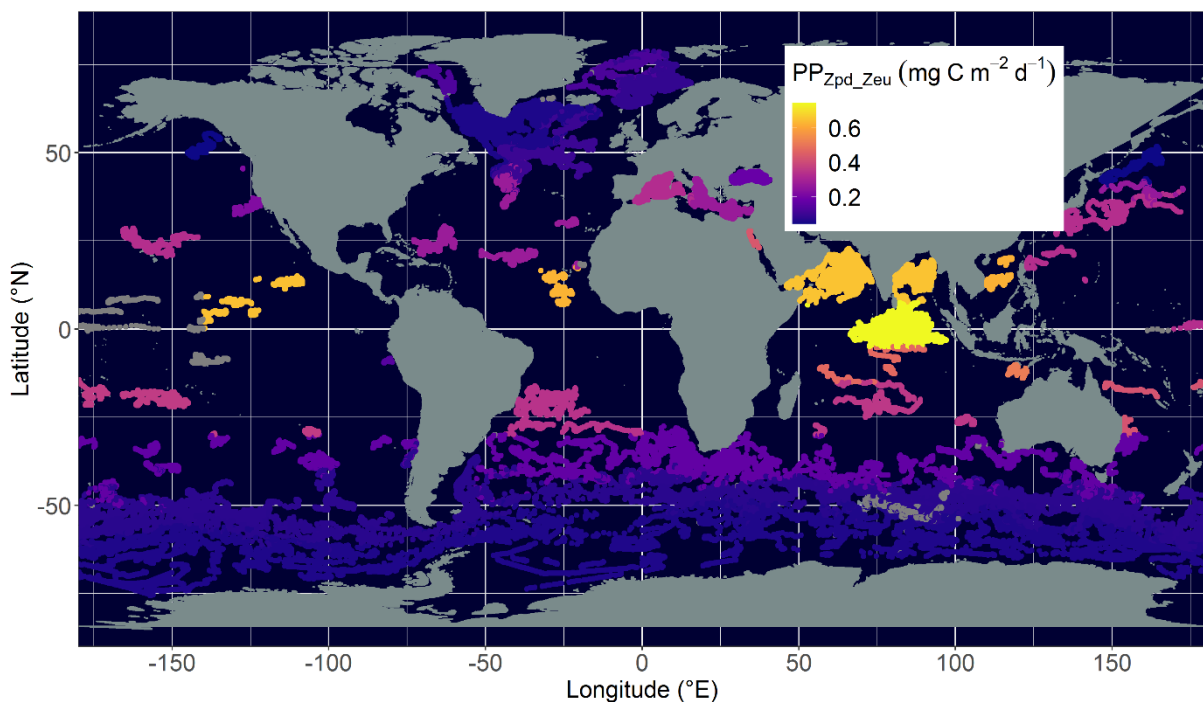


Figure 53. Map of daily primary production within the Z_{pd} - Z_{eu} layer of DCMs at annual scale in the 28 regions sampled by BGC-Argo floats.

The majority of DCM-related primary production takes place between Z_{pd} and Z_{eu} , which is consistent with the general postulates of DCMs, although the subtropical gyres present deeper maxima, generally positioned in the Z_{eu} (Letelier *et al.*, 2004). PP rates are lowest in DCMs in oligotrophic regions (i.e. subtropical gyres around $\sim 25^\circ$ latitude in both hemispheres). Indeed, these regions correspond to low-intensity DCMs dominated by photoacclimation processes (Fennel & Boss, 2003; Mignot *et al.*, 2014). On the other hand, PP rates are higher in subequatorial and high latitudes. In subequatorial latitudes, these maxima are often associated with productive biomass maxima (Venrick *et al.*, 1973; Herbland & Voituriez, 1979; Cullen,

2015) where environmental conditions are more favorable (optimal confluence of light and nutrient distribution). At high latitudes, DCMs are often intense, likely to be related to the accumulation of microphytoplankton communities (Baldry *et al.*, 2020; Ardyna *et al.*, 2013; Martin *et al.*, 2010). Weighting by the annual frequency of DCM occurrence shows that regions stratified year-round contribute the most to PP below the Z_{pd} . In this way, even in subtropical gyres where DCM-related PP is the lowest, the permanence of these structures generates higher annual PP than at high latitudes where DCMs are more ephemeral. At high latitudes, stratification of the water column combined with sufficient irradiance at depth allows the establishment of DCMs over a short window only around the summer solstice. Compared with other latitudes, subequatorial regions are the ones in which DCM layers are permanently productive.

Impact of mesoscale eddies on primary production in permanently stratified regions

In stratified regions (*i.e.* between 30°S and 50°N), the presence of cyclonic eddies significantly increases primary production at DCMs, especially within the Z_{pd} - Z_{eu} layer compared with PP associated with DCMs outside eddy influence (positive anomaly of 8 ± 14 %, p-value of 0.03, Mann-Whitney test) (**Fig. 54**). Conversely, PP appears to diminish within anticyclonic eddies (negative anomaly of -2 ± 18 %), to a significant extent when compared to PP associated with DCMs in cyclonic eddies (p-value of 0.01, Mann-Whitney test), but not when compared to PP associated with DCMs outside eddy influence (p-value of 0.52, Mann-Whitney test). These global observations validate the principle of vertical pumping of vortices according to their polarity (Falkowski *et al.*, 1991; McGillicuddy, 2016; Barone *et al.*, 2019, Cornec *et al.*, 2020b). Cyclonic eddies cause a vertical upward flow of nutrients to horizons where irradiance is more favorable to phytoplankton growth, and are thus more conducive to primary production. The situation is reversed in anticyclonic eddies, which tend to deepen nitraclines and move them away from favorable light horizons. However, deviations to this first-order influence of eddies on PP are also observable (SI, Annex 3: Fig S4), notably with an inversion of anomalies between the two polarities of eddies in certain regions (e.g. SISTG). In these regions, other processes could be involved such as the effect of Ekman pumping, sub-mesoscale processes, or mixing-layer redilution processes (Lévy, 2003; Siegel *et al.*, 2011; Dufois *et al.*, 2016).

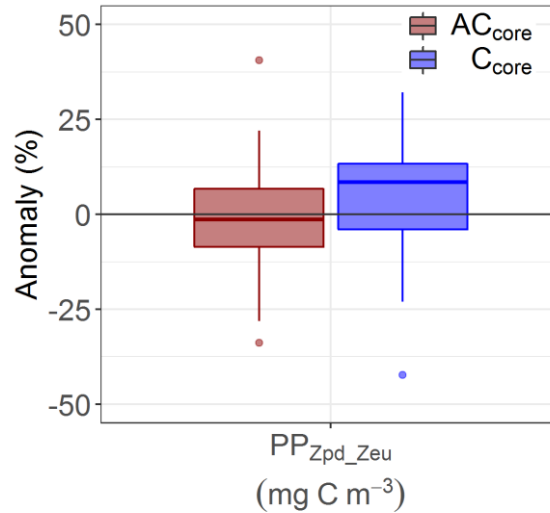


Figure 54. Quartile diagrams of PP anomalies from DCM profiles within the Z_{pd} - Z_{eu} layer for regions within the 30°S-50°N band as a function of their location in terms of eddy polarity (*i.e.* AC core and C core, both locations being compared to parameters outside eddy influence, *i.e.* EXT).

Impact of Chla profiles on PP estimates at latitudinal and regional scales

Differences between the latitudinal-integrated PP as estimated from the floats' [Chla] and the PP as estimated from the [Chla] retrieved by MB89 and U06, were assessed for the three optical layers (**Fig. 55**). For the Surf_ Z_{pd} layer, MB89 presents globally coherent PP estimations (mean of 0.002 ± 0.051 mg C m⁻³ d⁻¹), but U06 tends to overestimate PP from 30°S to 30°N (mean of -0.013 ± 0.034 mg C m⁻³ d⁻¹). In the Z_{pd} - Z_{eu} layer, both models show global underestimation of the integrated PP (respectively 0.225 ± 0.400 mg C m⁻³ j⁻¹ for MB89, and 0.200 ± 0.383 mg C m⁻³ d⁻¹ for U06). This underestimation is strongly marked in the 10°S-10°N band (respectively 0.535 ± 0.422 mg C m⁻³ d⁻¹ for MB89, and 0.471 ± 0.409 mg C m⁻³ d⁻¹ for U06), and for high northern latitudes (60-70°N, respectively 0.276 ± 0.417 mg C m⁻³ d⁻¹ for MB89, and 0.303 ± 0.412 mg C m⁻³ d⁻¹ for U06). Differences are minimal at 20-30° in both hemispheres, and at 70°S (respectively 0.076 ± 0.201 mg C m⁻³ d⁻¹ for MB89, and 0.111 ± 0.175 mg C m⁻³ d⁻¹ for U06). In the Z_{eu} - $Z_{eu1.5}$ layer, MB89 presents a systematic overestimation of PP at 40°S (-0.161 ± 0.240 mg C m⁻³ d⁻¹) and in the 50-60°N band (-0.198 ± 0.474 mg C m⁻³ d⁻¹), while U06 shows values globally coherent with the PP estimated from float measurements (0 ± 0.245 mg C m⁻³ d⁻¹).

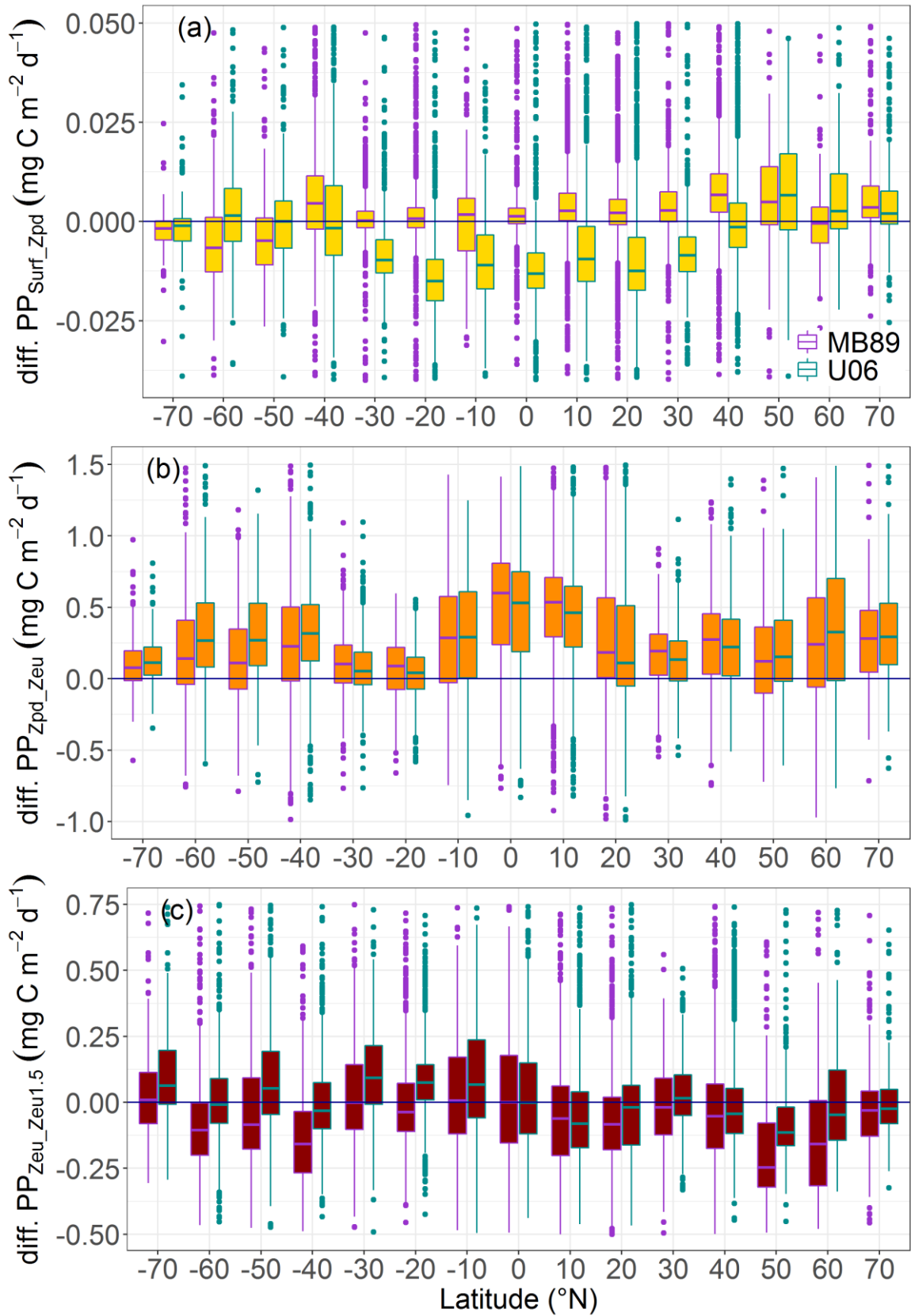


Figure 55. Quartile diagrams of the difference between the integrated primary production of DCM profiles from [Chl a] measured by the floats, and [Chl a] as estimated by Uitz *et al.* (2006, U06, green) and Morel & Berthon (1989, MB89, purple) layers per 10° -latitude band within the surface- Z_{pd} (a), the Z_{pd} - Z_{eu} (b), and the Z_{eu} - $Z_{eu1.5}$ layers.

In addition, the mean regional profiles of primary production derived from [Chl a] measured by the floats were compared to estimates based on vertical retrieval of [Chl a] through MB09 and U06 (**Fig. 56**) for the 28 regions of the global ocean. Profiles centered on the DCM depth (estimated from *in-situ* measurements) show that both modeled profiles fail to match the depth and underestimate the intensity of the *in-situ* maximum. In high-latitude regions except for Baffin Bay, both methods manage to match the depth of the maximum, but underestimate its intensity. In subtropical gyres (*i.e.* NASTG, NPSTG, SASTG, SPSTG and SISTG), U06 profiles are more aligned with *in-situ* profiles than those of MB89, which estimate deeper DCMs (SI, Annex 3: Fig. S2). The highest differences are observed in subequatorial waters (*i.e.* ASEW, PSEW, IEQ, IOMZ, SCS, and MOONS), where *in-situ* profiles, unlike the estimated profiles, present a marked asymmetrical shape with a strong peak at the maximum.

In general, both models underestimate primary production in the Z_{pd} - Z_{eu} layer, and also markedly underestimate primary production in subequatorial regions (*i.e.* in the 10°S-10°N latitudinal band), while disparities are smaller in subtropical regions (*i.e.* ~20-30°). Comparing the vertical PP profiles adjusted to the depth of the maximum for each region, it appears that the two models reproduce neither the shape of the profiles nor the peak intensity. In subequatorial and subtropical latitudes, the PP peak is deeper on PP profiles where [Chl a] is estimated compared to those where it is measured. However, this shift is less marked for the U06 model, and explains the negative anomaly in the Z_{eu} - $Z_{eu1.5}$ layer for the MB89 model. It should be noted that a majority of the distributions of PP (and [Chl a]) profiles measured by the floats globally follow a Laplace distribution (or double exponential) law. Meanwhile, the use of a gaussian distribution (Lewis, 1983) and its subsequent refinement (*e.g.* MB89, U06, Mignot *et al.*, 2011) to model the vertical distribution of [Chl a] leads to attenuation of the production peak at the depth of the DCM. It can also contribute to increasing the intensity of the PP in the Surf- Z_{pd} layer (negative anomaly in this layer with the U06 model). Several studies have shown the interest of a Lagrangian approach (where the profiles are centered on the maximum) to better capture the shape of the profiles (Hense & Beckmann, 2008). In addition, a Lagrangian approach allows removal of the effects of vertical displacements of the DCM in response to the season (Letelier *et al.*, 2004; Mignot *et al.*, 2014), or to the presence of particular hydrodynamic features (*e.g.* internal waves, (Letelier *et al.*, 1996), especially in subtropical gyres.

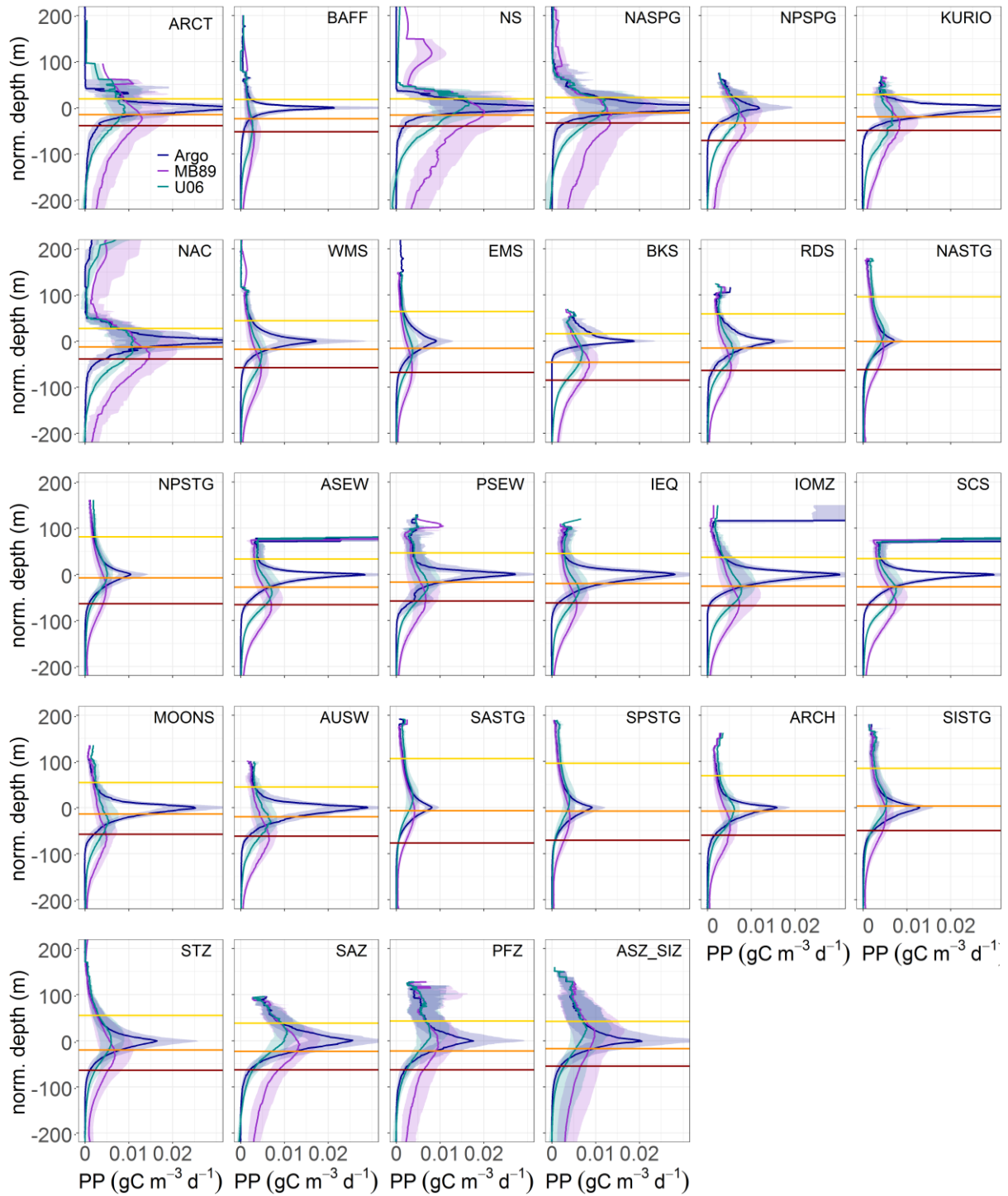


Figure 56. Median, first and third quartile of the vertical profiles of modeled PP normalized by the DCM depth per region and using the three different [Chl*a*] profiles (BGC-Argo floats, U06 and MB89). Yellow, orange, and red lines correspond respectively to the mean regional Z_{pd} , Z_{eu} , and $Z_{eu1.5}$.

Differences in PP profiles between those based on *in-situ* or modeled [Chla] profiles are the most pronounced for subequatorial regions. The PP peaks from models are often below the Z_{eu} , compared to those from *in-situ* measurements. In these regions (often associated with biomass maxima, Herbland Voituriez 1979; Cornec *et al.*, 2020a), the shape of [Chla] profiles is also asymmetric, following a log Laplace law, with a more pronounced gradient in [Chla] concentration as a function of depth in the upper part of the profile than in the lower part. These observations show, once again, that a Lagrangian approach is more adapted for producing more accurate [Chla] profile shapes. The underrepresentation of subequatorial regions in the fluorescence (MB89) or HPLC (U06) dataset used to develop the statistical modeling of [Chla] profiles could be the main reason for the large PP discrepancies observed here (**Fig. 55 and 56**). Subequatorial regions are in fact characterized by shallower DCMs than what may be expected from surface [Chla] observed by satellite (Cornec *et al.*, 2020). Consequently, and because they develop in more favorable irradiance environments and in very close proximity to the nitraclines, their chlorophyll biomass (and carbon content, as assessed by simultaneous measurements of the particle backscattering coefficient, SI, Annex 3: Fig. S2 and Fig.S3) can explain high PP rates here.

Up to now, global annual rates of PP based on modeled [Chla] profiles have given estimates falling roughly around a canonical value of $\sim 50 \text{ GT y}^{-1}$ (Antoine & Morel, 1996; Westberry *et al.*, 2008; Uitz *et al.*, 2010). For subequatorial waters where DCMs seem to have a strong impact on PP potentially neglected by previous approaches, it is possible to roughly estimate the difference in PP when *in-situ* rather than modeled [Chla] profiles are taken into consideration. On average, in the Z_{pd} - Z_{eu} layer, modeled vertical profiles lead to an PP underestimation of $\sim 500 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (**Fig. 55**) with respect to *in-situ* ones. We assume that this underestimation concerns subequatorial waters between 15°S - 15°N , encompassing an area of $\sim 100,000 \text{ km}^2$. This translates into an additional 18 GT carbon annually fixed by DCM environments in subequatorial waters, *i.e.* more than 35% of the generally admitted PP on a global scale.

5.3.4 Conclusion and recommendations

The dense BGC-Argo database of [Chla] profiles reveals the significant impact of DCMs on PP on a global scale. DCM-related PP shows increasing contributions from high latitudes to subequatorial regions where DCMs are permanent structures and contribute to most PP estimated in the upper water column (*i.e.* from the surface to $1.5 * Z_{eu}$), with a particular importance in the Z_{pd} - Z_{eu} layer.

In addition, the collocation of profiles with an atlas of mesoscale eddies detected by satellite altimetry has allowed testing of the impact of these structures on DCMs and their associated PP. In stratified regions, mesoscale cyclonic eddies significantly increase primary production at the DCM, compared to profiles both outside eddy influence and profiles in anticyclonic eddies. Spatial quantification of these structures would certainly improve definition of their impacts on DCM primary production and their potential effect on a global scale.

One important finding of the present study is the key importance of correctly estimating the contribution of DCMs that are not visible in the first optical depth. In this respect, the parametrization of vertical [Chl a] profiles, historically used to evaluate PP and compared in the present study to *in-situ* measurements, reveal some limitations for the accurate retrieval of DCM shape and depth location, especially in subequatorial waters. This discrepancy is potentially responsible for a ~35% underestimation in global PP estimates based on such parametrization.

Parameterization closer to *in situ* vertical distribution of the [Chl a] in the models would allow better reproduction of the shape of [Chl a] profiles. A Lagrangian approach centering profiles on the maximum shows that parameterization of the profile's shape according to an exponential power law (also called a p-generalized normal distribution) would be more appropriate (Subbotin, 1923; Nadarajah, 2006; Leach *et al.*, 2018), or even a Log Laplace law in the case of subequatorial regions. The planned extension of the BGC-Argo float fleet (Roemmich *et al.*, 2019; Claustre *et al.*, 2020) is expected to allow reassessment of these global relationships through the use of larger databases, and the testing of alternative estimation methods based on pattern recognition of [Chl a] profiles, such as neural networks (e.g. Sauzède *et al.*, 2015). More generally, this study also anticipates the great potential of the BGC-Argo network for supporting the investigation of new research topics thanks to its interoperable dataset ranging from the meso- to the global scale and encompassing diverse variables key to the understanding of oceanic biogeochemical cycles.

5.4 Conclusion et perspectives

L'étude menée sur l'estimation de la production primaire au DCM à partir de profils de [Chl a] a permis de montrer que ces structures contribuent de manière importante à la production générée sous la couche de première pénétration, notamment aux basses latitudes où les DCMs sont permanents et représentent des accumulations de biomasse (et non des processus de photoacclimatation). Les régions subéquatoriales étant encore sous-échantillonnées, il apparaît nécessaire d'y augmenter la fréquence de mesures afin de mieux quantifier cette contribution. Un effet positif et significatif de l'effet des tourbillons de mésoéchelle cycloniques sur la production DCMs a également été mis en évidence dans les régions où la stratification est quasi-permanente (*i.e.* régions subéquatoriales et subtropicales). Ces résultats viennent appuyer ceux présentés dans chapitre précédent, et attestent que l'effet de pompage présent au cœur des tourbillons cycloniques mène à la mise en place d'une configuration environnementale favorable au développement phytoplanctonique. La comparaison entre les profils de production primaire calculés à partir des profils de [Chl a] mesurés *in situ*, et à partir des profils de [Chl a] modélisés a montré que ces derniers sous-estiment la production au DCM, en particulier dans les régions subéquatoriales. Une conséquence est que la production primaire globale océanique telle est estimée actuellement avec les paramétrisations standards des profils de [Chl a] pourrait être significativement sous-estimée. Les zones subéquatoriales représentent en effet une surface non négligeable des océans (~ 100,000 km² pour la bande 15°N-15°S soit 28 % de l'océan mondial). Cette paramétrisation insatisfaisante apparaît liée à la fois à l'utilisation d'une loi gaussienne pour représenter la distribution verticale de la [Chl a], et à la fois à la sous-représentation régionale des régions subéquatoriales dans le paramétrage de ces modèles. La base de données alimentée par les flotteurs BGC-Argo pourrait permettre d'actualiser ces paramétrages des distributions verticales de [Chl a] à l'échelle globale à partir des observations satellites, ou en utilisant des algorithmes basés sur la reconnaissance des profils comme les réseaux de neurones (*e.g.* Sauzède et al., 2015). L'utilisation d'une approche lagrangienne (centrée sur la profondeur du maximum de [Chl a], Hense & Beckmann, 2008) dans le cadre de ces paramétrisations permettrait de restituer la forme des DCMs avec plus d'exactitude.

Conclusion générale et perspectives

Cette étude a établi une description globale des DCMs et de leurs caractéristiques (*i.e.* intensité, profondeur et typologie, DAM ou DBM), testé les hypothèses environnementales des postulats des « Typical Stratified Water Systems » dans le cadre d'un système vertical en bicouche (*i.e.* gradients verticaux des concentrations en nitrates et de l'éclairement opposés) et étudié l'impact des tourbillons de mésoéchelle sur les DCMs. Enfin, la contribution de ces structures à la production primaire nette globale a été estimée.

L'étude des DCMs à l'échelle globale à partir des mesures récoltées par les flotteurs BGC-Argo a permis de confirmer le caractère ubiquiste des DCMs, qui ont pu être identifiés dans chacune des 28 régions océaniques échantillonnées. Leur fréquence saisonnière, leur maintien dans le temps, ainsi que leurs caractéristiques diffèrent cependant selon ces régions. En se basant sur ces critères, les 28 régions ont pu être divisées en quatre grands groupes caractérisés par des DCMs de types différents. La saisonnalité de la présence des DCMs varie suivant une distribution latitudinale : ils permanents dans les régions subéquatoriales et subtropicales, tandis qu'aux plus hautes latitudes, ils sont détectés de manière plus ponctuelle et ne sont présents que durant la période estivale dans les régions arctiques et antarctiques. Ces variations de la saisonnalité des DCMs est en partie liée à l'état de stratification de la colonne d'eau, qui varie elle aussi avec les saisons. Aux basses latitudes, cette stratification est permanente (comme les DCMs), alors qu'elle est caractérisée par une dynamique saisonnière de plus en plus marquée (caractérisée par une plus grande amplitude de la variation saisonnière de la couche de mélange) vers les pôles.

La saisonnalité des DCMs est également affectée par la distribution verticale de l'éclairement (largement affecté par la latitude, entre autres). Aux hautes latitudes, bien que la colonne commence parfois à se stabiliser tôt au printemps, le développement des communautés phytoplanctoniques dans la couche de surface limite le développement phytoplanctonique dans les couches plus profondes. Par processus d'atténuation, le phytoplancton de la couche superficielle diminue la pénétration de l'éclairement en profondeur (processus d'auto-ombrage). A la fin des efflorescences printanières prenant place dans la couche de surface, la

concentration en matière organique de cette dernière décroît (*i.e. via* l'action combinée des processus d'export, de reminéralisation et de broutage zooplanctonique), ce qui permet à la l'éclairement d'atteindre la couche de subsurface, plus riche en nutriments. Un seuil critique global d'éclairement dans la couche de mélange a ainsi été mis en évidence comme condition nécessaire à la formation de DCMs, et ce indépendamment des conditions de stratification de la colonne d'eau.

Les régions subéquatoriales et subtropicales (définissant majoritairement les deux premiers groupes de régions) représentent les deux configurations extrêmes des TSWS, pressenties par les observations effectuées par Herbland & Voituriez (1979) dans le dôme de Guinée, et par celles de Letelier et al. (2004) ainsi que Mignot et al., (2014) dans les gyres subtropicaux de l'océan Pacifique. Nos observations ont permis de généraliser la distinction faite entre le régime des DCMs des régions oligotrophes et celui des régions mésotrophes. Les cinq gyres subtropicaux et le bassin Est de la Méditerranée se distinguent de toutes les autres régions par la prédominance de DAMs (maxima profonds de photoacclimatation, Fennel & Boss, 2003). Comme montré par Letelier et al. (2004) ainsi que Mignot et al., (2014), la dynamique saisonnière des DCM est, dans ces systèmes, inféodée à celle de l'éclairement : les isolumes remontent en automne à cause d'une diminution de du rayonnement atteignant la surface combinée à une atténuation de l'éclairement accrue par les processus de photoacclimatation des cellules phytoplanctoniques dans la couche superficielle de l'océan. L'approfondissement des isolumes durant le printemps permet au DCM de se rapprocher de la nitracline et peut entraîner l'apparition de DBMs (maxima profonds de biomasse). Malgré leur faible productivité, ces structures peuvent potentiellement contribuer significativement à la production primaire globale à cause de leur caractère permanent et de de leur importante couverture spatiale par rapport à l'océan global (56 %, Antoine et al., 1996)

A l'opposé, les systèmes subéquatoriaux présentent des conditions environnementales permettant un développement net des cellules phytoplanctoniques au niveau du DCM, puisque les profondeurs enrichies en nitrates sont atteintes par un éclairement plus important. Ce groupe de régions se distingue par le caractère mésotrophe de ses eaux de surface, et réunit l'ensemble des régions entre $\sim 15^{\circ}\text{S}$ et $\sim 15^{\circ}\text{N}$ (incluant également les régions présentant un minimum d'oxygène comme la baie de Bengale et la Mer d'Arabie, ainsi que la Mer de Chine). Les DCMs y sont dominés par les DBMs, dont les profils verticaux de [Chla] suivent une loi de Log Laplace. Ces DBMs contribuent de manière significative à la production primaire régionale et globale à cause de leur caractère permanent. Au niveau du dôme de Guinée (dans les eaux subéquatoriales de l'océan Atlantique Nord, un flux vertical de nutriments continu remonte des

couches profondes vers la surface, maintenu par une circulation cyclonique locale). Mise à part ce système particulier, les dynamiques hydrographiques des autres régions de ce groupe nécessiteraient d'être approfondies pour mieux comprendre les facteurs responsables du maintien de la production au cours de l'année. Une meilleure compréhension de l'importance de cet apport de nutriments bénéficierait d'une estimation de l'intensité des flux verticaux diffusifs qui peuvent aussi influencer sur la productivité et la profondeur des DCM (Huisman et al., 2006; Beckmann & Hense, 2007). Les régions subéquatoriales sont encore sous-échantillonnées, notamment dans les bassins Atlantique Sud et Pacifique Sud. Les futurs déploiements de flotteurs devraient permettre d'augmenter la couverture spatiale d'échantillonnage à ces latitudes et ainsi de poursuivre la généralisation de ces observations afin de mieux en adresser les dynamiques régionales (e.g. une saisonnalité bimodale dans l'apparition des DCMs dans l'océan indien liée au rythme de la mousson, Murty et al., 2000; Thushara et al., 2019).

Les deux systèmes définis dans l'hémisphère Nord et l'hémisphère Sud (correspondant aux deux autres groupes de régions) apparaissent comme des environnements peu favorables à la formation de DCMs qui y sont rares mais souvent intenses. La faible fréquence de formation des maxima profonds montre qu'ils ne représentent qu'une faible partie de la production primaire dans ces régions (à l'exception de la baie de Baffin, où les DBMs sont permanents durant la période où la région est libre de glace). Leur caractère dynamique (à la fois d'un point de vue hydrodynamique, et d'un point de vue biologique de par la cyclicité saisonnière des efflorescences phytoplanctoniques dans la couche superficielle), rend l'approche généralisée de la compréhension environnementale des DCMs plus complexe qu'elle peut être dans les systèmes plus stables. De nombreux mécanismes, agissant parfois de manière très localisée, peuvent être responsables de la présence disparate des DCMs : fertilisation, stratification temporaire, diminution de la quantité de matière organique dans la couche supérieure, prédation par les organismes zooplanctoniques, présence de communautés spécifiques dans la succession saisonnière, ou encore subsidence de cellules phytoplanctoniques issues de la couche superficielle (Baldry et al., 2020). L'étude de ces processus demande la mise en place d'approches spécifiques pour adresser chaque processus individuellement. Ces études pourraient être menées avec des plateformes de type planeurs sous-marins qui permettent un échantillonnage à plus haute résolution spatiale et temporelle que les flotteurs, ainsi que la possibilité d'être pilotés en mode « étude de processus ». De plus, la seule mesure de paramètres relatifs à la distribution verticale de la concentration en nitrates pour établir un diagnostic environnemental des DCMs (issus des postulats des TSWS) n'est pas adaptée à certaines

régions. C'est notamment le cas des eaux « High Nutrients Low Chlorophyll » de l'océan Austral (où le Fer représente un facteur limitant dominant, Martin et al., 1994). L'intégration de la distribution d'autres nutriments qui peuvent limiter la production phytoplanctonique dans les océans (comme le Fer, les silicates et les phosphates) permettrait d'affiner notre compréhension de l'influence des variables nutritives sur la formation DCMs (*e.g.* par l'utilisation du réseau de neurone CANYON-B pour estimer les profils de phosphates et de silicates, Sauzède et al., 2017; Bittig et al., 2018).

Les tourbillons de mésoéchelle, en perturbant la stabilité du système bicouche (en particulier dans les régions où la stratification est permanente), peuvent avoir un impact significatif sur les DCMs. Globalement, il apparaît que les DCMs soient sensibles à l'effet de pompage vertical des tourbillons. Ceux-ci modifient l'environnement des DCMs par une redistribution verticale des nutriments, de manière inversée selon leur polarité : les tourbillons cycloniques entraînent une remontée de la nitracline à des profondeurs où l'éclairement peut être suffisant pour permettre la croissance phytoplanctonique, et donc favorable à l'apparition de DBMs. À l'inverse, les tourbillons anticycloniques entraînent un découplage des conditions favorables à la croissance phytoplanctonique par un approfondissement de la nitracline. Ces structures générant un effet de « downwelling » entraînent, dans un premier temps, la diminution de l'intensité des DCMs associée avec l'augmentation des processus de photoacclimatation, puis dans un second temps une disparition totale des DCMs. Les principes généraux observés pour les deux types de tourbillon présentent cependant des variations régionales et saisonnières. En hiver, par exemple, les tourbillons cycloniques semblent favoriser la prolifération de phytoplancton dans la couche de surface, phénomène potentiellement provoqué par une érosion de la nitracline par la couche de mélange (et une dilution du DCM). Dans certaines régions, l'effet de la polarité des tourbillons présente une tendance inverse sur les DCMs, par rapport aux observations globales (*e.g.* gyres subtropical de l'océan indien). Ces modulations peuvent être liées à d'autres processus comme les flux verticaux liés aux processus de sub-mésoéchelle, ou le pompage d'Ekman lié au vent (Lévy et al., 2001; Lévy, 2008; Siegel et al., 2008; McGillicuddy, 2016). Cette étude s'est focalisée essentiellement sur les changements se produisant essentiellement au centre des tourbillons, mais les résultats préliminaires montrent que les zones périphériques des tourbillons présentent des situations intermédiaires (*i.e.* au niveau des caractéristiques des DCMs et de la distribution verticale des paramètres environnementaux) par rapport aux situations observées en leurs centres. Un échantillonnage accru de ces zones périphériques permettrait de mieux comprendre leur impact, sachant qu'elles sont le lieu de flux verticaux plus complexes que ceux aux centres, en

particulier dans le cas de l'interaction entre deux tourbillons Une actualisation de la base de données des futurs profils avec l'atlas de tourbillon utilisé ici (TOEddies) permettrait donc à priori d'augmenter l'échantillonnage dans ces sections pour pouvoir affiner l'étude de leur influence sur le DCM de manière robuste. Une des limites de l'algorithme TOEddies (et plus généralement des méthodes de détection des tourbillons par altimétrie) est sa tendance à assimiler certains tourbillons de subsurface à des tourbillons de surface. Les tourbillons de subsurface présentent en effet une signature altimétrique inversée au regard de leur polarité, par rapport aux tourbillons de surface (Assassi et al., 2016). L'amélioration des méthodes de détection par l'association des techniques de détection altimétrique et de mesures hydrographiques (*e.g.* profils de densité issus des profileurs BGC-Argo) permettraient de différencier ces différentes structures et d'étudier leur influence respective sur les DCMs.

Notre étude a permis d'illustrer la pertinence de l'utilisation de mesures de flotteurs BGC-Argo dans l'identification des DCMs et dans l'amélioration de la compréhension de leur dynamique. La couverture spatiale et temporelle des profils bio-optiques a permis de mieux comprendre la distribution des maxima profonds à l'échelle globale qui comprend une gamme d'environnements caractérisés par des conditions trophiques variables, et ce en partie dans des régions où le DCM demeurait encore peu étudié. Le contrôle qualité des profils BGC-Argo, ainsi que l'homogénéisation du traitement des différents paramètres, ont permis d'établir une base de données interopérable. Cette base offre donc l'avantage d'avoir pu aborder la thématique des DCMs avec une méthode singularisée, et en utilisant des mesures similaires (ce qui pallie aux observations discrètes, souvent régionalisées et réalisées avec des méthodes et/ou instruments différents). L'étude de des mesures de $Fchl_a$ et de b_{bp} (estimateurs respectifs de la $[Chl_a]$ et du POC) a permis d'établir une distinction concrète entre les DBMs et les DAMs. Les flotteurs effectuant des mesures à des résolutions plus basses peuvent cependant limiter la capacité à détecter les maxima, conduire à une sous-estimation de l'intensité du DCM, et parfois détecter des DCMs virtuels liés à des « spikes » positifs.

Les méthodes d'estimation de paramètres physiques et biogéochimiques ont permis d'étudier la distribution verticale de l'éclairement et de la concentration en nitrates (respectivement par l'application de relations bio-optiques, et par l'utilisation d'un réseau neuronal basé sur les profils de la concentration en oxygène dissous). Ces méthodes sont cependant basées sur un échantillonnage localisé. L'extension de la mesure ces deux paramètres est fondamentale pour affiner notre compréhension du cadre environnemental des DCMs. C'est pourquoi les missions à venir prévoient notamment d'équiper les flotteurs de six variables fondamentales (*i.e* $Fchl_a$, b_{bp} , PAR, O_2 , nitrates, et le pH), et si possible, de capteurs mesurant

la composition et l'abondance des particules en suspension (« Underwater Vision Profiler », UVP, Chai et al., 2020). Les mesures réalisées par l'UVP permettront également d'explorer le rôle du zooplancton dans la dynamique du DCM, une thématique encore peu connue.

La base de données BGC-Argo compte aujourd'hui plus de 80 000 profils verticaux de [Chl a] (en plus de la mesure de paramètres physiques et biogéochimiques complémentaires), répartis dans une grande diversité de régions de l'océan mondial. Cette base est amenée à rapidement croître considérant le plan d'implémentation du programme BGC-Argo qui vise 1000 flotteurs opérationnels dans un avenir proche (Roemmich et al., 2019 ; Claustre et al., 2020) au travers du lancement de projets d'envergure par la communauté internationale (e.g. programme GO-BGC : 500 flotteurs). La base de données que nous avons utilisée, complétée par les données qui seront ainsi acquises va constituer une formidable matière de travail pour de nombreuses études. Il paraît évident qu'elle permettra notamment de réactualiser les modèles empiriques de la distribution verticale de [Chl a] à partir des observations satellites, ou encore de développer de nouveaux types de paramétrisations notamment basées sur l'intelligence artificielle dont l'utilisation fournit déjà une vision synoptique en 3D de la distribution du b_{bp} (Sauzède et al., 2016), et ainsi de mieux contraindre la production primaire liée aux DCMs. De façon plus générale, l'extension croissante de l'acquisition des profils ouvre de multiples opportunités d'accroître notre compréhension des processus biogéochimiques à différentes échelles (des processus régionaux et journaliers, aux tendances annuelles et globales). Si cette étude ne s'est focalisée que sur une partie de l'activité phytoplanctonique à la limite de la zone crépusculaire, les mesures déjà disponibles, et bientôt accessibles, permettront de mieux contraindre, à la fois la description et la quantification des processus biogéochimiques à l'œuvre dans cette zone, mais également d'étendre la compréhension du devenir du phytoplancton dans les couches aphotiques (e.g. export de carbone de la couche euphotique vers les couches profondes par les différentes pompes de l'océan, Boyd et al., 2019).

Bibliographie

- Anderson, D. M., Glibert, P. M., & Burkholder, J. M. (2002). Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25(4), 704–726. <https://doi.org/10.1007/BF02804901>
- Anderson, G. C. (1969). Subsurface chlorophyll maximum in the Pacific ocean. *Limnology and Oceanography*, 14(3), 386–391. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.3.0386>
- Antoine, D., André, J.-M., & Morel, A. (1996). Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (Coastal Zone Color Scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles*, 10(1), 57–69. <https://doi.org/10.1029/95GB02832>
- Ardyna, M., Babin, M., Gosselin, M., Devred, E., Bélanger, S., Matsuoka, A., & Tremblay, J. É. (2013). Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal and annual primary production estimates. *Biogeosciences*, 10(1), 1345–1399. <https://doi.org/10.5194/bg-10-1345-2013>
- Assassi, C., Morel, Y., Vandermeirsch, F., Chaigneau, A., Pegliasco, C., Morrow, R., ... Cambra, R. (2016). An index to distinguish surface- and subsurface-intensified vortices from surface observations. *Journal of Physical Oceanography*, 46(8), 2529–2552. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-15-0122.1>
- Balch, W. M., Drapeau, D. T., Fritz, J. J., Bowler, B. C., & Nolan, J. (2001). Optical backscattering in the Arabian Sea - Continuous underway measurements of particulate inorganic and organic carbon. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(11), 2423–2452. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00025-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00025-5)
- Baldry, K., Strutton, P. G., Hill, N. A., & Boyd, P. W. (2020, August 14). Subsurface Chlorophyll-a Maxima in the Southern Ocean. *Frontiers in Marine Science*, Vol. 7, p. 671. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00671>
- Banase, K. (1977). Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Marine Biology*, 41(3), 199–212. <https://doi.org/10.1007/BF00394907>
- Banase, Karl. (1987). Clouds, deep chlorophyll maxima and the nutrient supply to the mixed layer of stratified water bodies. *Journal of Plankton Research*, 9(5), 1031–1036. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.5.1031>
- Banase, Karl. (1995). Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES*

- Journal of Marine Science*, 52(3–4), 265–277. [https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80043-3](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80043-3)
- Banse, Karl. (2013). Reflections About Chance in My Career, and on the Top-Down Regulated World. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 1–19. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172359>
- Barbieux, M., Uitz, J., Gentili, B., Pasqueron De Fommervault, O., Mignot, A., Poteau, A., ... Bricaud, A. (2019). Bio-optical characterization of subsurface chlorophyll maxima in the Mediterranean Sea from a Biogeochemical-Argo float database. *Biogeosciences*, 16(6), 1321–1342. <https://doi.org/10.5194/bg-16-1321-2019>
- Barone, B., Coenen, A. R., Beckett, S. J., McGillicuddy, D. J., Weitz, J. S., & Karl, D. M. (2019). The ecological and biogeochemical state of the north pacific subtropical gyre is linked to sea surface height. *Journal of Marine Research*, 77, 215–245. <https://doi.org/10.1357/002224019828474241>
- Bathmann, U. V., Scharek, R., Klaas, C., Dubischar, C. D., & Smetacek, V. S. (1997). Spring development of phytoplankton biomass and composition in major water masses of the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44(1–2), 51–67. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(96\)00063-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(96)00063-X)
- Beckmann, A., & Hense, I. (2007). Beneath the surface: Characteristics of oceanic ecosystems under weak mixing conditions - A theoretical investigation. *Progress in Oceanography*, 75(4), 771–796. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.09.002>
- Beers J. R., Reid F. M. H., & Stewart G. L. (1975). Microplankton of the North-Pacific central gyre. Population structure and abundance, June 1973. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 60, 607–638.
- Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., McClain, C. R., Feldman, G. C., Los, S. O., Tucker, C. J., ... Pollack, N. H. (2001). Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291(5513), 2594–2597. <https://doi.org/10.1126/science.1055071>
- Behrenfeld, M., Marañón, E., Siegel, D., & Hooker, S. (2002). Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 103–117. <https://doi.org/10.3354/meps228103>
- Behrenfeld, Michael J. (2010). Abandoning sverdrup’s critical depth hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, 91(4), 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
- Behrenfeld, Michael J., Boss, E., Siegel, D. A., & Shea, D. M. (2005). Carbon-based ocean

- productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1), 1–14. <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>
- Behrenfeld, Michael J., & Falkowski, P. G. (1997). A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 42(7), 1479–1491. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1479>
- Bienfang, P., Szyper, J., & Laws, E. (1983). Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom - implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica Acta*, 6(1), 55–62.
- Bittig, H. C., Steinhoff, T., Claustre, H., Fiedler, B., Williams, N. L., Sauzède, R., ... Gattuso, J. P. (2018). An alternative to static climatologies: Robust estimation of open ocean CO₂ variables and nutrient concentrations from T, S, and O₂ data using Bayesian neural networks. *Frontiers in Marine Science*, 5, 328. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00328>
- Bittig, H. C., et al. (2019). A BGC-Argo guide: Planning, deployment, data handling and usage. *Frontiers in Marine Science*, 6, 502. <https://dx.doi.org/10.3389/fmars.2019.00502>
- Boss, E., & Pegau, W. S. (2001). Relationship of light scattering at an angle in the backward direction to the backscattering coefficient. *Applied Optics*, 40(30), 5503. <https://doi.org/10.1364/ao.40.005503>
- Bouman, H. A., Jackson, T., Sathyendranath, S., & Platt, T. (2020). Vertical structure in chlorophyll profiles: influence on primary production in the Arctic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 378(2181), 20190351. <https://doi.org/10.1098/rsta.2019.0351>
- Bouman, H. A., Ulloa, O., Barlow, R., Li, W. K. W., Platt, T., Zwirglmaier, K., ... Sathyendranath, S. (2011). *Water-column stratification governs the community structure of subtropical marine picophytoplankton*. 3, 473–482. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00241.x>
- Boyd, P. W., Claustre, H., Levy, M., Siegel, D. A., & Weber, T. (2019). Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature*, 568(7752), 327–335. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1098-2>
- Brannigan, L. (2016). Intense submesoscale upwelling in anticyclonic eddies. *Geophysical Research Letters*, 43(7), 3360–3369. <https://doi.org/10.1002/2016GL067926>
- Breves, W., Heuermann, R., & Reuter, R. (2003). Enhanced red fluorescence emission in the oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *Ocean Dynamics*, 53(2), 86–97. <https://doi.org/10.1007/s10236-003-0026-y>
- Briggs, N., Perry, M. J., Cetinić, I., Lee, C., D'Asaro, E., Gray, A. M., & Rehm, E. (2011).

- High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(10), 1031–1039. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.07.007>
- Broenkow, W. W., Lewitus, A. J., Yarbrough, M. A., & Krenz, R. T. (1983). Particle fluorescence and bioluminescence distributions in the eastern tropical Pacific. *Nature*, 302(5906), 329–331. <https://doi.org/10.1038/302329a0>
- Carr, M. E., Friedrichs, M. A. M., Schmeltz, M., Noguchi Aita, M., Antoine, D., Arrigo, K. R., ... Yamanaka, Y. (2006). A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(5–7), 741–770. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.01.028>
- Carton, X. (2001). Hydrodynamical modeling of oceanic vortices. *Surveys in Geophysics*, 22(3), 179–263. <https://doi.org/10.1023/A:1013779219578>
- Cetinić, I., Perry, M. J., Briggs, N. T., Kallin, E., D’Asaro, E. A., & Lee, C. M. (2012). Particulate organic carbon and inherent optical properties during 2008 North Atlantic bloom experiment. *Journal of Geophysical Research*, 117(C6). <https://doi.org/10.1029/2011JC007771>
- Chai, F., Johnson, K. S., Claustre, H., Xing, X., Wang, Y., Boss, E., ... Sutton, A. (2020). Monitoring ocean biogeochemistry with autonomous platforms. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(6), 315–326. <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0053-y>
- Chaigneau, A., Eldin, G., & Dewitte, B. (2009). Eddy activity in the four major upwelling systems from satellite altimetry (1992-2007). *Progress in Oceanography*, 83(1–4), 117–123. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.012>
- Chaigneau, A., Gizolme, A., & Grados, C. (2008). Mesoscale eddies off Peru in altimeter records: Identification algorithms and eddy spatio-temporal patterns. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 106–119. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.013>
- Chellappa, N., Câmara, F., & Rocha, O. (2009). Phytoplankton community: indicator of water quality in the Armando Ribeiro Gonçalves Reservoir and Pataxó Channel, Rio Grande do Norte, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2), 241–251. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000200003>
- Chelton, D. B., Schlax, M. G., & Samelson, R. M. (2011). Global observations of nonlinear mesoscale eddies. *Progress in Oceanography*, 91(2), 167–216. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.01.002>
- Churilova, T., Suslin, V., Sosik, H. M., Efimova, T., Moiseeva, N., Moncheva, S., ... Krivenko, O. (2019). Phytoplankton light absorption in the deep chlorophyll maximum

- layer of the Black Sea. *European Journal of Remote Sensing*, 52(sup1), 123–136.
<https://doi.org/10.1080/22797254.2018.1533389>
- Claustre, H. (1994). The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures. *Limnology and Oceanography*, 39(5), 1206–1210.
<https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1206>
- Claustre, H. (2010). Bio-Optical Profiling Floats as New Observational Tools for Biogeochemical and Ecosystem Studies: Potential Synergies with Ocean Color Remote Sensing. *Proceedings of OceanObs'09: Sustained Ocean Observations and Information for Society*, 1(1), 177–183. <https://doi.org/10.5270/OceanObs09.cwp.17>
- Claustre, H., Antoine, D., Boehme, L., Boss, E., D'Ortenzio, F., Fanton D'Andon, O., ... Yoder, J. (2010). Guidelines towards an integrated ocean observation system for ecosystems and biogeochemical cycles. *Proceedings of OceanObs'09: Sustained Ocean Observations and Information for Society*, 1(1), 21–25.
<https://doi.org/10.5270/OceanObs09.pp.14>
- Claustre, H., Morel, A., Babin, M., Cailliau, C., Marie, D., Marty, J., ... Vaultot, D. (1999). Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific: Scales, patterns, and biogeochemical implications. *Journal of Geophysical Research*, 104(C2), 3401–3422. <https://doi.org/10.1029/98JC01334>
- Claustre, H., Sciandra, A., & Vaultot, D. (2008). Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: The BIOSOPE program. *Biogeosciences*, 5(3), 679–691. <https://doi.org/10.5194/bg-5-679-2008>
- Cloern, J. E., Grenz, C., & Vidergar-Lucas, L. (1995, November 1). An empirical model of the phytoplankton chlorophyll : carbon ratio-the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnology and Oceanography*, Vol. 40, pp. 1313–1321.
<https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1313>
- Corredor, J. E., Morell, J. M., Lopez, J. M., Capella, J. E., & Armstrong, R. A. (2004). Cyclonic eddy entrains Orinoco River Plume in eastern Caribbean. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 85(20), 197–202. <https://doi.org/10.1029/2004EO200001>
- Cullen, J. J. (1982). The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(5), 791–803.
<https://doi.org/10.1139/f82-108>
- Cullen, J. J. (2015). Subsurface Chlorophyll Maximum Layers: Enduring Enigma or Mystery Solved? *Annual Review of Marine Science*, 7(1), 207–239.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135111>

- Cullen, J. J., & Eppley, R. (1981). Chlorophyll maximum layers of the southern-california bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica Acta*, 4(1), 23–32.
- D’Ortenzio, F., Taillandier, V., Claustre, H., Prieur, L. M., Leymarie, E., Mignot, A., ... Schmechtig, C. M. (2020). Biogeochemical Argo: The Test Case of the NAOS Mediterranean Array. *Frontiers in Marine Science*, 7, 120.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00120>
- Dall’Olmo, G., & Mork, K. A. (2014). Carbon export by small particles in the Norwegian Sea. *Geophysical Research Letters*, 41(8), 2921–2927.
<https://doi.org/10.1002/2014GL059244>
- Davey, M. C., & Heaney, S. I. (1989). The control of sub-surface maxima of diatoms in a stratified lake by physical, chemical and biological factors. *Journal of Plankton Research*, 11(6), 1185–1199. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.6.1185>
- Dawson, H. R. S., Strutton, P. G., & Gaube, P. (2018). The Unusual Surface Chlorophyll Signatures of Southern Ocean Eddies. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(9), 6053–6069. <https://doi.org/10.1029/2017JC013628>
- Ducklow, H., Steinberg, D., & Buesseler, K. (2001). Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography*, 14(4), 50–58. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2001.06>
- Dufois, F., Hardman-Mountford, N. J., Greenwood, J., Richardson, A. J., Feng, M., & Matear, R. J. (2016). Anticyclonic eddies are more productive than cyclonic eddies in subtropical gyres because of winter mixing. *Science Advances*, 2(5), e1600282–e1600282.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1600282>
- Durrieu De Madron, X., Houpert, L., Puig, P., Sanchez-Vidal, A., Testor, P., Bosse, A., ... Raimbault, P. (2013). Interaction of dense shelf water cascading and open-sea convection in the northwestern Mediterranean during winter 2012. *Geophysical Research Letters*, 40(7), 1379–1385. <https://doi.org/10.1002/grl.50331>
- Dutkiewicz, S., Morris, J. J., Follows, M. J., Scott, J., Levitan, O., Dyhrman, S. T., & Berman-Frank, I. (2015). Impact of ocean acidification on the structure of future phytoplankton communities. *Nature Climate Change*, 5(11), 1002–1006.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2722>
- Eppley, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 70(4), 1063–1085.

- Eppley, R., Swift, E., Redalje, D., Landry, M., & Haas, L. (1988). Subsurface chlorophyll maximum in August-September 1985 in the CLIMAX area of the North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 42(September 1985), 289–301.
<https://doi.org/10.3354/meps042289>
- Estrada, M., Marrasé, C., Latasa, M., Berdalet, E., Delgado, M., & Riera, T. (1993). Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 92(3), 289–300.
<https://doi.org/10.2307/24832534>
- Falkowski, P., & Kiefer, D. A. (1985). Chlorophyll a fluorescence in phytoplankton: Relationship to photosynthesis and biomass. *Journal of Plankton Research*, 7(5), 715–731. <https://doi.org/10.1093/plankt/7.5.715>
- Fennel, K., & Boss, E. (2003). Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1521–1534.
<https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.4.1521>
- Frenger, I., Münnich, M., & Gruber, N. (2018). Imprint of Southern Ocean mesoscale eddies on chlorophyll. *Biogeosciences*, 15(15), 4781–4798. <https://doi.org/10.5194/bg-15-4781-2018>
- Friedrich, T., & Oeschler, A. (2009). Neural network-based estimates of North Atlantic surface pCO₂ from satellite data: A methodological study. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(3). <https://doi.org/10.1029/2007JC004646>
- Garcia H. E., K.W. Weathers, C.R. Paver, I. Smolyar, T.P. Boyer, R.A. Locarnini, M.M., et al. (2019). World Ocean Atlas 2018, Volume 3: Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Dissolved Oxygen Saturation. A. Mishonov Technical Editor. NOAA Atlas NESDIS 83, 38pp
- Gaube, P., Chelton, D. B., Strutton, P. G., & Behrenfeld, M. J. (2013). Satellite observations of chlorophyll, phytoplankton biomass, and Ekman pumping in nonlinear mesoscale eddies. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(12), 6349–6370.
<https://doi.org/10.1002/2013JC009027>
- Gaube, P., McGillicuddy, D. J., Chelton, D. B., Behrenfeld, M. J., & Strutton, P. G. (2014). Regional variations in the influence of mesoscale eddies on near-surface chlorophyll. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119(12), 8195–8220.

<https://doi.org/10.1002/2014JC010111>

- GEIDER, R. J. (1987). LIGHT AND TEMPERATURE DEPENDENCE OF THE CARBON TO CHLOROPHYLL a RATIO IN MICROALGAE AND CYANOBACTERIA: IMPLICATIONS FOR PHYSIOLOGY AND GROWTH OF PHYTOPLANKTON. *New Phytologist*, 106(1), 1–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04788.x>
- Geider, R. J., Osbonie, B. A., & Raven, J. A. (1986). GROWTH, PHOTOSYNTHESIS AND MAINTENANCE METABOLIC COST IN THE DIATOM PHAEODACTYLUM TRICORNUTUM AT VERY LOW LIGHT LEVELS. *Journal of Phycology*, 22(1), 39–48. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1986.tb02513.x>
- Geider, R., MacIntyre, H., & Kana, T. (1997). Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148(1–3), 187–200. <https://doi.org/10.3354/meps148187>
- Goericke, R., Olson, R. J., & Shalapyonok, A. (2000). A novel niche for *Prochlorococcus* sp. in low-light suboxic environments in the Arabian Sea and the Eastern Tropical North Pacific. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47(7), 1183–1205. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00108-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00108-9)
- Gong, X., Shi, J., Gao, H. W., & Yao, X. H. (2015). Steady-state solutions for subsurface chlorophyll maximum in stratified water columns with a bell-shaped vertical profile of chlorophyll. *Biogeosciences*, 12(4), 905–919. <https://doi.org/10.5194/bg-12-905-2015>
- Gordon, H. R., Brown, O. B., & Jacobs, M. M. (1975). Computed Relationships Between the Inherent and Apparent Optical Properties of a Flat Homogeneous Ocean. *Applied Optics*, 14(2), 417. <https://doi.org/10.1364/ao.14.000417>
- Gordon, H. R., & McCluney, W. (1975). Estimation of the Depth of Sunlight Penetration in the Sea for Remote Sensing. *Applied Optics*, 14(2), 413–416. <https://doi.org/10.1364/ao.14.000413>
- Gordon, H. R., & Morel, A. Y. (2012). Remote assessment of ocean color for interpretation of satellite visible imagery: a review (Vol. 4). Springer Science & Business Media.
- Graff, J. R., Westberry, T. K., Milligan, A. J., Brown, M. B., Dall’Olmo, G., van Dongen-Vogels, V., ... Behrenfeld, M. J. (2015). Analytical phytoplankton carbon measurements spanning diverse ecosystems. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 102, 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.04.006>

- Gray, A. R., Johnson, K. S., Bushinsky, S. M., Riser, S. C., Russell, J. L., Talley, L. D., ... Sarmiento, J. L. (2018). Autonomous Biogeochemical Floats Detect Significant Carbon Dioxide Outgassing in the High-Latitude Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 45(17), 9049–9057. <https://doi.org/10.1029/2018GL078013>
- Gran H. H. (1912). Pelagic Plant Life. In Murray J. & Hjort J. [Eds] *The depths of the ocean: a general account of the modern science of oceanography based largely on the scientific researches of the Norwegian steamer Michael Sars in the North Atlantic*. Macmillan Co, London, pp 307- 386.
- Gregg, W. W., & Carder, K. L. (1990). A simple spectral solar irradiance model for cloudless maritime atmospheres. *Limnology and Oceanography*, 35(8), 1657–1675. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1657>
- Gruber, N., Doney, S., Emerson, S. R., Gilbert, D., Kobayashi, T., Kortzinger, A., et al. (2010). Addition oxygen to Argo: developing a global in situ observatory for ocean deoxygenation and biogeochemistry. In Hall, J., Harrison, D. E., & Stammer, D. [Eds] *Proceedings of Oceanobs '09: Sustained Ocean Observations and Information for Society*. Venice: ESA Publication. doi: 10.5270/OceanObs09.cwp.39
- Haëntjens, N., Della Penna, A., Briggs, N., Karp-Boss, L., Gaube, P., Claustre, H., & Boss, E. (2020). Detecting Mesopelagic Organisms Using Biogeochemical-Argo Floats. *Geophysical Research Letters*, 47(6). <https://doi.org/10.1029/2019GL086088>
- Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32(2), 79–99. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-2-79.1>
- Halpern, D., Knox, R. A., Luther, D. S., & Philander, S. G. H. (1989). Estimates of equatorial upwelling between 140° and 110°W during 1984. *Journal of Geophysical Research*, 94(C6), 8018. <https://doi.org/10.1029/jc094ic06p08018>
- Hense, I., & Beckmann, A. (2008). Revisiting subsurface chlorophyll and phytoplankton distributions. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 55(9), 1193–1199. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.04.009>
- Herbland, A., Le Bouteiller, A., & Raimbault, P. (1987). Does the nutrient enrichment of the equatorial upwelling influence the size structure of phytoplankton in the Atlantic Ocean? *Oceanologica Acta, Special Issue*, 115–120. Retrieved from <https://archimer.ifremer.fr/doc/00267/37855/>
- Herbland, A., & Voituriez, B. (1977). Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. 1. Distribution de nitrate et production de nitrite. *Cah. ORSTOM, Sér.*

Oceanogr., 47–55.

- Herbland, A., & Voituriez, B. (1979). Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *Journal of Marine Research*, 37(1), 87–101.
- Herdman, S. W. A. (1923). *Founders of oceanography and their work: an introduction to the science of the sea* (). E. Arnold and Co., London, Pp. 37-98
- Hodges, B., & Rudnick, D. (2004). Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(8), 999–1015. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.02.009>
- Hopkinson, B. M., & Barbeau, K. A. (2008). Interactive influences of iron and light limitation on phytoplankton at subsurface chlorophyll maxima in the eastern North Pacific. *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1303–1318. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.4.1303>
- Huang, J., & Xu, F. (2018). Observational Evidence of Subsurface Chlorophyll Response to Mesoscale Eddies in the North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 45(16), 8462–8470. <https://doi.org/10.1029/2018GL078408>
- Huisman, J., Pham Thi, N. N., Karl, D. M., & Sommeijer, B. (2006). Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, 439(7074), 322–325. <https://doi.org/10.1038/nature04245>
- Jamart, B. M., Winter, D. F., Banse, K., Anderson, G. C., & Lam, R. K. (1977). A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. coast. *Deep-Sea Research*. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(77\)90498-2](https://doi.org/10.1016/0146-6291(77)90498-2)
- Jamet, C., Loisel, H., & Dessailly, D. (2012). Retrieval of the spectral diffuse attenuation coefficient $K_d(\lambda)$ in open and coastal ocean waters using a neural network inversion. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C10), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2012jc008076>
- Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F., & Wright, S. W. (1997). *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. Paris, UNESCO.
- Jenkins, W. J., & Doney, S. C. (2003). The subtropical nutrient spiral. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(4). <https://doi.org/10.1029/2003gb002085>
- Jerlov, N. G. (1958). Maxima in the vertical distribution of particles in the sea. *Deep Sea Research (1953)*, 5(2–4), 173–184. [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(58\)90008-X](https://doi.org/10.1016/0146-6313(58)90008-X)

- Johnson, K., Berelson, W., Boss, E., Chase, Z., Claustre, H., Emerson, S., ... Riser, S. (2009). Observing Biogeochemical Cycles at Global Scales with Profiling Floats and Gliders: Prospects for a Global Array. *Oceanography*, 22(3), 216–225.
<https://doi.org/10.5670/oceanog.2009.81>
- Johnson, K., & Claustre, H. (2016). Bringing Biogeochemistry into the Argo Age. *Eos*, 97.
<https://doi.org/10.1029/2016eo062427>
- Johnson, K. S., Plant, J. N., Coletti, L. J., Jannasch, H. W., Sakamoto, C. M., Riser, S. C., ... Sarmiento, J. L. (2017). Biogeochemical sensor performance in the SOCCOM profiling float array. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(8), 6416–6436.
<https://doi.org/10.1002/2017JC012838>
- Jónasdóttir, S. H., Visser, A. W., Richardson, K., & Heath, M. R. (2015). Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(39), 12122–12126.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1512110112>
- Kaiser, W., & Postel, L. (1979). Importance of the vertical nutrient flux for biological production in the equatorial undercurrent region at 30°W. *Marine Biology*.
<https://doi.org/10.1007/BF00391713>
- Kawamiya, M., Kishi, M. J., & Suginozono, N. (2000). An ecosystem model for the North Pacific embedded in a general circulation model. Part I: Model description and characteristics of spatial distributions of biological variables. *Journal of Marine Systems*, 25(2), 129–157. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00012-9](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00012-9)
- Kiefer, D. A. (1973). Chlorophyll a fluorescence in marine centric diatoms: Responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Marine Biology*, 23(1), 39–46.
<https://doi.org/10.1007/BF00394110>
- Kiefer, D., Olson, R. J., & Holm-Hansen, O. (1976). Another look at the nitrite and chlorophyll maxima in the central North Pacific. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 23(12), 1199–1208. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(76\)90895-0](https://doi.org/10.1016/0011-7471(76)90895-0)
- Kiefer, Dale A., & Mitchell, B. G. (1983, July 1). A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. *Limnology and Oceanography*, Vol. 28, pp. 770–776.
<https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.4.0770>
- Klausmeier, C. A., & Litchman, E. (2001). Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography*, 46(8), 1998–2007. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.1998>

- Kolber, Z., & Falkowski, P. G. (1993). Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnology and Oceanography*, *38*(8), 1646–1665.
<https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.8.1646>
- Körtzinger, A., Schimanski, J., Send, U., & Wallace, D. (2004). The ocean takes a deep breath. *Science*, *306*(5700), 1337. <https://doi.org/10.1126/science.1102557>
- Lacour, L., Ardyna, M., Stec, K. F., Claustre, H., Prieur, L., Poteau, A., ... Iudicone, D. (2017). Unexpected winter phytoplankton blooms in the North Atlantic subpolar gyre. *Nature Geoscience*, *10*(11), 836–839. <https://doi.org/10.1038/NGEO3035>
- Lacour, L., Claustre, H., Prieur, L., & D’Ortenzio, F. (2015). Phytoplankton biomass cycles in the North Atlantic subpolar gyre: A similar mechanism for two different blooms in the Labrador Sea. *Geophysical Research Letters*, *42*(13), 5403–5410.
<https://doi.org/10.1002/2015GL064540>
- Lande, R., Li, W. K., Horne, E. P., & Wood, A. M. (1989). Phytoplankton growth rates estimated from depth profiles of cell concentration and turbulent diffusion. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, *36*(8), 1141–1159.
- Langdon, C. (1987). On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A comparative study of the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. *Journal of Plankton Research*, *9*(3), 459–482.
<https://doi.org/10.1093/plankt/9.3.459>
- Lavigne, H., D’Ortenzio, F., Claustre, H., & Poteau, A. (2012). Towards a merged satellite and in situ fluorescence ocean chlorophyll product. *Biogeosciences*, *9*(6), 2111–2125.
<https://doi.org/10.5194/bg-9-2111-2012>
- Lavigne, Héloïse, D’Ortenzio, F., Ribera D’Alcalà, M., Claustre, H., Sauzède, R., & Gacic, M. (2015). On the vertical distribution of the chlorophyll a concentration in the Mediterranean Sea: A basin-scale and seasonal approach. *Biogeosciences*, *12*(16), 5021–5039. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5021-2015>
- Lavin, P., González, B., Santibáñez, J. F., Scanlan, D. J., & Ulloa, O. (2010). Novel lineages of *Prochlorococcus* thrive within the oxygen minimum zone of the eastern tropical South Pacific. *Environmental Microbiology Reports*, *2*(6), 728–738.
<https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00167.x>
- Laxenaire, R., Speich, S., Blanke, B., Chaigneau, A., Pegliasco, C., & Stegner, A. (2018). Anticyclonic Eddies Connecting the Western Boundaries of Indian and Atlantic Oceans.

- Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(11), 7651–7677.
<https://doi.org/10.1029/2018JC014270>
- Lee, Z., Marra, J., Perry, M. J., & Kahru, M. (2015). Estimating oceanic primary productivity from ocean color remote sensing: A strategic assessment. *Journal of Marine Systems*, 149, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.11.015>
- Letelier, R. M., Bidigare, R. R., Hebel, D. V., Ondrusek, M. E., Winn, C. D., & Karl, D. M. (1993). Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis. *Limnology and Oceanography*, 38(7), 1420–1437.
<https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.7.1420>
- Letelier, R. M., Karl, D. M., Abbott, M. R., & Bidigare, R. R. (2004). Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnology and Oceanography*, 49(2), 508–519.
<https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0508>
- Letelier, R. M., Karl, D. M., Abbott, M. R., Flament, P., Freilich, M., Lukas, R., & Strub, T. (2000). Role of late winter mesoscale events in the biogeochemical variability of the upper water column of the North Pacific Subtropical Gyre. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105(C12), 28723–28739. <https://doi.org/10.1029/1999jc000306>
- Lévy, M. (2003). Mesoscale variability of phytoplankton and of new production: Impact of the large-scale nutrient distribution. *Journal of Geophysical Research*, 108(C11).
<https://doi.org/10.1029/2002jc001577>
- Lévy, M. (2008). The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. In *Transport and Mixing in Geophysical Flows* (Vol. 744, pp. 219–261).
https://doi.org/10.1007/978-3-540-75215-8_9
- Lévy, M., Klein, P., & Treguier, A. M. (2001). Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *Journal of Marine Research*, 59(4), 535–565. <https://doi.org/10.1357/002224001762842181>
- Lewis, M. R., Cullen, J. J., & Platt, T. (1983). Phytoplankton and thermal structure in the upper ocean: consequences of nonuniformity in chlorophyll profile. *Journal of Geophysical Research*, 88(C4), 2565–2570. <https://doi.org/10.1029/JC088iC04p02565>
- Lilly, J. M., Rhines, P. B., Visbeck, M., Davis, R., Lazier, J. R. N., Schott, F., & Farmer, D. (1999). Observing deep convection in the labrador sea during winter 1994/95. *Journal of Physical Oceanography*, 29(8 PART 2), 2065–2098. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1999\)029<2065:odcitr>2.0.co;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1999)029<2065:odcitr>2.0.co;2)
- Liu, K. K., Chao, S. Y., Shaw, P. T., Gong, G. C., Chen, C. C., & Tang, T. Y. (2002).

- Monsoon-forced chlorophyll distribution and primary production in the South China Sea: Observations and a numerical study. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(8), 1387–1412. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00035-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00035-3)
- Llort, J., Langlais, C., Matear, R. J., Moreau, S., Lenton, A., & Strutton, P. G. (2018). Evaluating Southern Ocean Carbon Eddy-Pump From Biogeochemical-Argo Floats. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(2), 971–984. <https://doi.org/10.1002/2017JC012861>
- Loisel, H., Bosc, E., Stramski, D., Oubelkheir, K., & Deschamps, P. Y. (2001). Seasonal variability of the backscattering coefficient in the Mediterranean Sea based on satellite Sea WiFS imagery. *Geophysical Research Letters*, 28(22), 4203–4206. <https://doi.org/10.1029/2001GL013863>
- Loisel, H., Nicolas, J.-M., Deschamps, P.-Y., & Frouin, R. (2002). Seasonal and inter-annual variability of particulate organic matter in the global ocean. *Geophysical Research Letters*, 29(24), 49-1-49–4. <https://doi.org/10.1029/2002GL015948>
- Loisel, H., Nicolas, J. M., Sciandra, A., Stramski, D., & Poteau, A. (2006). Spectral dependency of optical backscattering by marine particles from satellite remote sensing of the global ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111(9). <https://doi.org/10.1029/2005JC003367>
- Longhurst, A. R. (2007). Ecological Geography of the Sea. In *Ecological Geography of the Sea*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-455521-1.X5000-1>
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., & Caverhill, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17(6), 1245–1271.
- Lorenzen, C. J. (1966). A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(66\)91102-8](https://doi.org/10.1016/0011-7471(66)91102-8)
- MacIntyre, H. L., Kana, T. M., Anning, T., & Geider, R. J. (2002). PHOTOACCLIMATION OF PHOTOSYNTHESIS IRRADIANCE RESPONSE CURVES AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN MICROALGAE AND CYANOBACTERIA1. *Journal of Phycology*, 38(1), 17–38. <https://doi.org/10.1046/J.1529-8817.2002.00094.X>
- Maranon, E., Holligan, P. M., Varela, M., Mourin, B., & Bale, A. J. (2000). Highest levels of euphotic layer. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47, 825–857.
- Marie, D., Simon, N., Guillou, L., Partensky, F., & Vaultot, D. (2000). DNA/RNA Analysis of

- Phytoplankton by Flow Cytometry. *Current Protocols in Cytometry*, 11(1), 11.12.1-11.12.14. <https://doi.org/10.1002/0471142956.cy1112s11>
- Martin, A. P., & Pondaven, P. (2003). On estimates for the vertical nitrate flux due to eddy pumping. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(11). <https://doi.org/10.1029/2003jc001841>
- Martin, J., Coale, K. H., Johnson, K. S., Fitzwater, S. E., Gordon, R. M., Tanner, S. J., ... Tindale, N. W. (1994). Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 371(6493), 123–129. <https://doi.org/10.1038/371123a0>
- Martin, J., Tremblay, J. É., Gagnon, J., Tremblay, G., Lapoussière, A., Jose, C., ... Michel, C. (2010). Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters. *Marine Ecology Progress Series*, 412, 69–84. <https://doi.org/10.3354/meps08666>
- Martinez-Vicente, V., Dall'Olmo, G., Tarran, G., Boss, E., & Sathyendranath, S. (2013). Optical backscattering is correlated with phytoplankton carbon across the Atlantic Ocean. *Geophysical Research Letters*, 40(6), 1154–1158. <https://doi.org/10.1002/grl.50252>
- McGillicuddy, D. J. (2016). Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale. In *Annual Review of Marine Science* (Vol. 8). <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
- McGillicuddy, D. J., Anderson, L. A., Bates, N. R., Bibby, T., Buesseler, K. O., Carlson, C. A., ... Steinberg, D. K. (2007). Eddy/Wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science*, 316(5827), 1021–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1136256>
- McGillicuddy, D. J., Robinson, A. R., Siegel, D. A., Jannasch, H. W., Johnson, R., Dickey, T. D., ... Knap, A. H. (1998). Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature*, 394(6690), 263–266. <https://doi.org/10.1038/28367>
- McGillicuddy, J. J., Anderson, L. A., Doney, S. C., & Maltrud, M. E. (2003). Eddy-driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean: Results from a 0.1° resolution model of the North Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(2). <https://doi.org/10.1029/2002gb001987>
- McGowan, J. A., & Hayward, T. L. (1978). Mixing and oceanic productivity. *Deep-Sea Research*, 25(9), 771–793. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(78\)90023-1](https://doi.org/10.1016/0146-6291(78)90023-1)
- Menkes, C. E., Kennan, S. C., Flament, P., Dandonneau, Y., Masson, S., Biessy, B., ... Herbland, A. (2002). A whirling ecosystem in the equatorial Atlantic. *Geophysical*

- Research Letters*, 29(11), 1553. <https://doi.org/10.1029/2001GL014576>
- Mignot, A., Claustre, H., D'Ortenzio, F., Xing, X., Poteau, A., & Ras, J. (2011). From the shape of the vertical profile of in vivo fluorescence to Chlorophyll-a concentration. *Biogeosciences*, 8(8), 2391–2406. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2391-2011>
- Mignot, A., Claustre, H., Uitz, J., Poteau, A., D'Ortenzio, F., & Xing, X. (2014). Understanding the seasonal dynamics of phytoplankton biomass and the deep chlorophyll maximum in oligotrophic environments: A Bio-Argo float investigation. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(8), 856–876. <https://doi.org/10.1002/2013GB004781>
- Morel, A., & Bricaud, A. (1981). Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28(11), 1375–1393.
- Morel, A. (1988). Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters). *Journal of Geophysical Research*, 93(C9), 10749. <https://doi.org/10.1029/jc093ic09p10749>
- Morel, A. (1991, January 1). Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. *Progress in Oceanography*, Vol. 26, pp. 263–306. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(91\)90004-6](https://doi.org/10.1016/0079-6611(91)90004-6)
- Morel, A., & Berthon, J.-F. (1989). Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications. *Limnology and Oceanography*, 34(8), 1545–1562. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.8.1545>
- Morel, A., Gentili, B., Claustre, H., Babin, M., Bricaud, A., Ras, J., & Tièche, F. (2007). Optical properties of the “clearest” natural waters. *Limnology and Oceanography*, 52(1), 217–229. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0217>
- Morel, A., Huot, Y., Gentili, B., Werdell, P. J., Hooker, S. B., & Franz, B. A. (2007). Examining the consistency of products derived from various ocean color sensors in open ocean (Case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach. *Remote Sensing of Environment*, 111(1), 69–88. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.03.012>
- Morel, A., & Maritorena, S. (2001). Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal. *Journal of Geophysical Research*, 106(C4), 7163–7180. <https://doi.org/10.1029/2000JC000319>
- Morel, A., & Prieur, L. (1977). Analysis of variations in ocean color. *Limnology and Oceanography*, 22(4), 709–722. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.4.0709>

- Mouriño, B., Fernández, E., Pingree, R., Sinha, B., Escánez, J., & De Armas, D. (2005). Constraining effect of mesoscale features on carbon budget of photic layer in the NE subtropical Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 45–52.
<https://doi.org/10.3354/meps287045>
- Murty, V. S. N., Gupta, G. V. M., Sarma, V. V., Rao, B. P., Jyothi, D., Shastri, P. N. M., & Supraveena, Y. (2000). Effect of vertical stability and circulation on the depth of the chlorophyll maximum in the Bay of Bengal during May-June, 1996. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47(5), 859–873. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00071-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00071-0)
- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Mitchell, B. G., Siegel, D. A., Carder, K. L., Garver, S. A., ... McClain, C. (1998). Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C11), 24937–24953.
<https://doi.org/10.1029/98JC02160>
- Omand, M. M., & Mahadevan, A. (2015). The shape of the oceanic nitracline. *Biogeosciences*, 12, 3273–3287. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3273-2015>
- Organelli, E., Claustre, H., Bricaud, A., Barbieux, M., Uitz, J., D'Ortenzio, F., & Dall'Olmo, G. (2017). Bio-optical anomalies in the world's oceans: An investigation on the diffuse attenuation coefficients for downward irradiance derived from Biogeochemical Argo float measurements. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(5), 3543–3564.
<https://doi.org/10.1002/2016JC012629>
- Oschlies, A. (2002). Nutrient supply to the surface waters of the North Atlantic: A model study. *Journal of Geophysical Research*, 107(C5), 14–1.
<https://doi.org/10.1029/2000jc000275>
- Oschlies, A., & Garçon, V. (1998). Eddy-influenced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean. *Nature*, 394(6690), 266–269.
<https://doi.org/10.1038/28373>
- Olson, R. J., Zettler, E. R., & Durand, M. D. (1993). Phytoplankton analysis using flow cytometry. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, 175–186.
- Pérez, V., Fernández, E., Marañón, E., Morán, X. A. G., & Zubkov, M. V. (2006). Vertical distribution of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic subtropical gyres. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(10), 1616–1634.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.07.008>
- Pitcher, G. C., Brown, P. C., & Mitchell-Innes, B. A. (1992). Spatio-temporal variability of

- phytoplankton in the southern Benguela upwelling system. *South African Journal of Marine Science*, 12(1), 439–456. <https://doi.org/10.2989/02577619209504717>
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C. M., & Lewis, M. R. (1988). Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 35(6), 855–879. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90064-7](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90064-7)
- Poteau, A., Boss, E., & Claustre, H. (2017). Particulate concentration and seasonal dynamics in the mesopelagic ocean based on the backscattering coefficient measured with Biogeochemical-Argo floats. *Geophysical Research Letters*, 44(13), 6933–6939. <https://doi.org/10.1002/2017GL073949>
- Prasanna Kumar, S., Nuncio, M., Ramaiah, N., Sardesai, S., Narvekar, J., Fernandes, V., & Paul, J. T. (2007). Eddy-mediated biological productivity in the Bay of Bengal during fall and spring intermonsoons. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(9), 1619–1640. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.06.002>
- Proctor, C. W., & Roesler, C. S. (2010). New insights on obtaining phytoplankton concentration and composition from in situ multispectral Chlorophyll fluorescence. *Limnology and Oceanography: Methods*, 8(12), 695–708. <https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.0695>
- Redfield, A. C. (1934). On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In Daniel, R. J. [Eds] *James Johnstone Memorial Volume*, University Press of Liverpool, Liverpool, Pp. 176–192.
- Redfield, A. (1944). The processes determining the concentration of oxygen, phosphate and other organic derivatives within the depths of the Atlantic Ocean. *Pap. Phys. Oceanogr. Meteor.*, 9, 1–22. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AV20120148123>
- Redfield, A. C. (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46(3), 230A–221.
- Rembauville, M., Briggs, N., Ardyna, M., Uitz, J., Catala, P., Penkerch, C., ... Blain, S. (2017). Plankton Assemblage Estimated with BGC-Argo Floats in the Southern Ocean: Implications for Seasonal Successions and Particle Export. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(10), 8278–8292. <https://doi.org/10.1002/2017JC013067>
- Richardson, A. J., Silulwane, N. F., Mitchell-Innes, B. A., & Shillington, F. A. (2003). A dynamic quantitative approach for predicting the shape of phytoplankton profiles in the ocean. *Progress in Oceanography*, 59(2–3), 301–319.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2003.07.003>

- Richardson, T., & Cullen, J. (1995). Changes in buoyancy and chemical composition during growth of a coastal marine diatom: ecological and biogeochemical consequences. *Marine Ecology Progress Series*, 128(1–3), 77–90. <https://doi.org/10.3354/meps128077>
- Richardson, T. L., Cullen, J. J., Kelley, D. E., & Lewis, M. R. (1998). Potential contributions of vertically migrating Rhizosolenia to nutrient cycling and new production in the open ocean. *Journal of Plankton Research*, 20(2), 219–241. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.2.219>
- Riemann, B., Simonsen, P., & Stensgaard, L. (1989). The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes. *Journal of Plankton Research*, 11(5), 1037–1045. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.5.1037>
- Riley, G. A., Stommel, H., & Bumpus, D. F. (1949). Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, 12, 1–169. Retrieved from <https://ci.nii.ac.jp/naid/10010435137/>
- Riser, S. C., & Johnson, K. S. (2008). Net production of oxygen in the subtropical ocean. *Nature*, 451(7176), 323–325. <https://doi.org/10.1038/nature06441>
- Roemmich, D., Boebel, O., Desaubies, Y., Freeland, H., King, B., LeTraon, P. Y., et al. (1999). Argo: The global array of profiling floats. *CLIVAR Exchanges*, 13(4(3)), 4–5.
- Roemmich, D., Alford, M. H., Claustre, H., Johnson, K. S., King, B., Moum, J., ... Yasuda, I. (2019). On the future of Argo: A global, full-depth, multi-disciplinary array. *Frontiers in Marine Science*, 6, 439. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00439>
- Roesler, C., Uitz, J., Claustre, H., Boss, E., Xing, X., Organelli, E., ... Barbieux, M. (2017). Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers: A global analysis of WET Labs ECO sensors. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(6), 572–585. <https://doi.org/10.1002/lom3.10185>
- Rosenberg, R. (1985). Eutrophication-The future marine coastal nuisance? *Marine Pollution Bulletin*, 16(6), 227–231. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(85\)90505-3](https://doi.org/10.1016/0025-326X(85)90505-3)
- Röttgers, R., & Koch, B. P. (2012). Spectroscopic detection of a ubiquitous dissolved pigment degradation product in subsurface waters of the global ocean. *Biogeosciences*, 9(7), 2585–2596. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2585-2012>

- Roy, S., Llewellyn, C. A., Egeland, E. S., & Johnsen, G. (2011). *Phytoplankton pigments: characterization, chemotaxonomy, and applications in oceanography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Saba, V. S., Friedrichs, M. A. M., Carr, M. E., Antoine, D., Armstrong, R. A., Asanuma, I., ... Yool, A. (2010). Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: A case study at BATS and HOT. *Global Biogeochemical Cycles*, *24*(3). <https://doi.org/10.1029/2009GB003655>
- Sauzède, R., Bittig, H. C., Claustre, H., de Fommervault, O. P., Gattuso, J. P., Legendre, L., & Johnson, K. S. (2017). Estimates of water-column nutrient concentrations and carbonate system parameters in the global ocean: A novel approach based on neural networks. *Frontiers in Marine Science*, *4*, 128. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00128>
- Sauzède, R., Claustre, H., Jamet, C., Uitz, J., Ras, J., Mignot, A., & D'Ortenzio, F. (2015). Retrieving the vertical distribution of chlorophyll a concentration and phytoplankton community composition from in situ fluorescence profiles: A method based on a neural network with potential for global-scale applications. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *120*(1), 451–470. <https://doi.org/10.1002/2014JC010355>
- Sauzède, R., Claustre, H., Uitz, J., Jamet, C., Dall'Olmo, G., D'Ortenzio, F., ... Schmechtig, C. (2016). A neural network-based method for merging ocean color and Argo data to extend surface bio-optical properties to depth: Retrieval of the particulate backscattering coefficient. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *121*(4), 2552–2571. <https://doi.org/10.1002/2015JC011408>
- Schmechtig, C., Claustre, H., Poteau, A., & D'Ortenzio, F. (2014). Bio-Argo quality control manual for the Chlorophyll-A concentration. <http://doi.org/10.13155/35385>
- Schmechtig, C., Claustre, H., Poteau, A., & D'Ortenzio, F. (2018). Bio-Argo quality control manual for the Chlorophyll-A concentration. <https://doi.org/10.13155/35385>
- Schmechtig, C., Boss, E., Briggs, N., Claustre, H., Dall'Olmo, G., & Poteau, A. (2019). BGC Argo quality control manual for particles backscattering. <https://doi.org/10.13155/60262>
- Sharples, J., Moore, C. M., Rippeth, T. P., Holligan, P. M., Hydes, D. J., Fisher, N. R., & Simpson, J. H. (2001). Phytoplankton distribution and survival in the thermocline. *Limnology and Oceanography*, *46*(3), 486–496. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.3.0486>

- Siedler, G., Gould, J., & Church, J. A. (2001). Ocean circulation and climate: observing and modelling the global ocean. Elsevier.
- Siegel, D. A., Peterson, P., McGillicuddy, D. J., Maritorena, S., & Nelson, N. B. (2011). Bio-optical footprints created by mesoscale eddies in the Sargasso Sea. *Geophysical Research Letters*, 38(13), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2011GL047660>
- Siegel, Davey A., Court, D. B., Menzies, D. W., Peterson, P., Maritorena, S., & Nelson, N. B. (2008). Satellite and in situ observations of the bio-optical signatures of two mesoscale eddies in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(10–13), 1218–1230. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.01.012>
- Siegel, David A., McGillicuddy, D. J., & Fields, E. A. (1999). Mesoscale eddies, satellite altimetry, and new production in the Sargasso Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C6), 13359–13379. <https://doi.org/10.1029/1999jc900051>
- Silsbe, G. M., & Malkin, S. Y. (2016). Where Light and Nutrients Collide: The Global Distribution and Activity of Subsurface Chlorophyll Maximum Layers. In *Aquatic Microbial Ecology and Biogeochemistry: A Dual Perspective* (pp. 1–300). https://doi.org/10.1007/978-3-319-30259-1_12
- Song, H., Long, M. C., Gaube, P., Frenger, I., Marshall, J., & McGillicuddy, D. J. (2018). Seasonal Variation in the Correlation Between Anomalies of Sea Level and Chlorophyll in the Antarctic Circumpolar Current. *Geophysical Research Letters*, 45(10), 5011–5019. <https://doi.org/10.1029/2017GL076246>
- Steele, J. H. (1964). A study of the production in the Gulf of Mexico. *Journal of Marine Research*, 22, 211–222.
- Steele, J. H., & Yentsch, C. S. (1960). The vertical distribution of chlorophyll. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 39(2), 217–226. <https://doi.org/10.1017/S0025315400013266>
- Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P., & Michaels, A. F. (2000). Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47(1), 137–158. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00052-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00052-7)
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320(5876), 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>

- Stramski, D., Reynolds, R. A., Babin, M., Kaczmarek, S., Lewis, M. R., Röttgers, R., ... Claustre, H. (2008). Relationships between the surface concentration of particulate organic carbon and optical properties in the eastern South Pacific and eastern Atlantic Oceans. *Biogeosciences*, 5(1), 171–201. <https://doi.org/10.5194/bg-5-171-2008>
- Stramski, Dariusz, Reynolds, R. A., Kahru, M., & Mitchell, B. G. (1999). Estimation of particulate organic carbon in the ocean from satellite remote sensing. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.285.5425.239>
- Strickland, J. D. H. (1960). A manual of seawater analysis. *Journal of the Biological Board of Canada*, 125, 1–185.
- Strickland, J. D. H. (1968). A comparison of profiles of nutrient and Chlorophyll concentration taken from discrete depths and by continuous recording. *Limnology and Oceanography*, 13(2), 388–391. <https://doi.org/10.4319/lo.1968.13.2.0388>
- Strom, S. L., Miller, C. B., & Frost, B. W. (2000). What sets lower limits to phytoplankton stocks in high-nitrate, low-chlorophyll regions of the open ocean? *Marine Ecology Progress Series*, 193, 19–31. <https://doi.org/10.3354/meps193019>
- Subbotin, M. T. (1923). On the law of frequency of error. *Математический сборник*, 31(2), 296–301.
- Sullivan, J. M., & Twardowski, M. S. (2009). Angular shape of the oceanic particulate volume scattering function in the backward direction. *Applied Optics*, 48(35), 6811–6819. <https://doi.org/10.1364/AO.48.006811>
- Sweeney, E. N., McGillicuddy, D. J., & Buesseler, K. O. (2003). Biogeochemical impacts due to mesoscale eddy activity in the Sargasso Sea as measured at the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(22–26), 3017–3039. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.07.008>
- Takeshita, Y., Martz, T. R., Johnson, K. S., Plant, J. N., Gilbert, D., Riser, S. C., ... Tilbrook, B. (2013). A climatology-based quality control procedure for profiling float oxygen data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(10), 5640–5650. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20399>
- Taylor, A. H., Harris, J. W., & Aiken, J. (1986). The interaction of physical and biological processes in a model of the vertical distribution of phytoplankton under stratification. In *Marine interfaces ecohydrodynamics* (pp. 313–330).
- Thierry, V., & Bittig, H. (2018). Argo Quality Control Manual for Dissolved Oxygen Concentration, v2.0. <http://doi.org/10.13155/46542>.

- Thierry, V., Bittig, H., Gilbert, D., Kobayashi, T., Kanako, S., & Schmid, C. (2018). Processing Argo oxygen data at the DAC level. <http://doi.org/10.13155/39795>
- Tomas, C. R. (Ed.). (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Elsevier.
- Thomas, A. C. (1999). Seasonal distributions of satellite-measured phytoplankton pigment concentration along the Chilean coast. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *104*(C11), 25877–25890. <https://doi.org/10.1029/1999jc900171>
- Thushara, V., Vinayachandran, P. N. M., Matthews, A. J., Webber, B. G. M., & Queste, B. Y. (2019). Vertical distribution of chlorophyll in dynamically distinct regions of the southern Bay of Bengal. *Biogeosciences*, *16*(7), 1447–1468. <https://doi.org/10.5194/bg-16-1447-2019>
- Turner, J. (2002). Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, *27*(1), 57–102. <https://doi.org/10.3354/ame027057>
- Uitz, J., Claustre, H., Morel, A., & Hooker, S. B. (2006). Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *111*(8). <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>
- Vaillancourt, R. D., Marra, J., Seki, M. P., Parsons, M. L., & Bidigare, R. R. (2003). Impact of a cyclonic eddy on phytoplankton community structure and photosynthetic competency in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *50*, 829–847. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(03\)00059-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00059-1)
- Venrick, E. L., McGowan, J. A., & Mantyla, A. W. (1973). Deep Maxima of Photosynthetic Chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin US*, *71*, 41–52.
- Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B. B., Luchetta, A., & Marty, J. C. (2001). Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *106*(C9), 19939–19956. <https://doi.org/10.1029/1999jc000308>
- Villareal, T. A., Woods, S., Moore, J. K., & Culver-Rymsza, K. (1996). Vertical migration of *Rhizosolenia* mats and their significance to NO₃- fluxes in the central North Pacific gyre. *Journal of Plankton Research*, *18*(7), 1103–1121. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.7.1103>
- Vinogradov, M. E. (1981). Ecosystems of equatorial upwellings. In A. R. Longhurst (Ed.), *Analysis of marine ecosystems* (pp. 69–93). London: Academic Press.

- Voituriez, B., & Herbland, A. (1979). The use of the salinity maximum of the equatorial undercurrent for estimating nutrient enrichment and primary production in the Gulf of Guinea. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 26(1), 77–83. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(79\)90087-6](https://doi.org/10.1016/0198-0149(79)90087-6)
- Voituriez, B., & Herbland, A. (1984). Signification de la relation nitrate/température dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée. *Oceanologica Acta*, 7(2), 169–174.
- Volk, T., & Hoffert, M. I. (1985). Ocean Carbon Pumps: Analysis of Relative Strengths and Efficiencies in Ocean-Driven Atmospheric CO₂ Changes. In E. T. Sundquist & W. . Broecker (Eds.), *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present* (Vol. 32, pp. 99–110). <https://doi.org/10.1029/GM032p0099>
- Westberry, T., Behrenfeld, M. J., Siegel, D. A., & Boss, E. (2008). Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2). <https://doi.org/10.1029/2007GB003078>
- White, A., Spitz, Y., & Letelier, R. (2006). Modeling carbohydrate ballasting by *Trichodesmium* spp. *Marine Ecology Progress Series*, 323, 35–45. <https://doi.org/10.3354/meps323035>
- Wojtasiewicz, B., Trull, T. W., Udaya Bhaskar, T. V. S., Gauns, M., Prakash, S., Ravichandran, M., ... Hardman-Mountford, N. J. (2020). Autonomous profiling float observations reveal the dynamics of deep biomass distributions in the denitrifying oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *Journal of Marine Systems*, 207, 103103. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.07.002>
- Wright, S. W., & Van den Enden, R. L. (2000). Phytoplankton community structure and stocks in the East Antarctic marginal ice zone (BROKE survey, January-March 1996) determined by CHEMTAX analysis of HPLC pigment signatures. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(12–13), 2363–2400. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00029-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00029-1)
- Xing, X., Briggs, N., Boss, E., & Claustre, H. (2018). Improved correction for non-photochemical quenching of in situ chlorophyll fluorescence based on a synchronous irradiance profile. *Optics Express*, 26(19), 24734. <https://doi.org/10.1364/oe.26.024734>
- Xing, X., Claustre, H., Blain, S., D'Ortenzio, F., Antoine, D., Ras, J., & Guinet, C. (2012). Quenching correction for in vivo chlorophyll fluorescence acquired by autonomous platforms: A case study with instrumented elephant seals in the Kerguelen region (Southern Ocean). *Limnology and Oceanography: Methods*, 10(7), 483–495. <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.483>

- Xing, X., Claustre, H., Boss, E., Roesler, C., Organelli, E., Poteau, A., ... D'Ortenzio, F. (2017). Correction of profiles of in-situ chlorophyll fluorometry for the contribution of fluorescence originating from non-algal matter. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(1), 80–93. <https://doi.org/10.1002/lom3.10144>
- Xing, X., Morel, A., Claustre, H., Antoine, D., D'Ortenzio, F., Poteau, A., & Mignot, A. (2011). Combined processing and mutual interpretation of radiometry and fluorimetry from autonomous profiling Bio-Argo floats: Chlorophyll *a* retrieval. *Journal of Geophysical Research*, 116(C6), C06020. <https://doi.org/10.1029/2010JC006899>
- Yentsch, C. S., & Menzel, D. W. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 10(3), 221–231. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(63\)90358-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(63)90358-9)
- Yentsch, C. S. (1974). The influence of geostrophy on primary production.
- Yentsch, C. S. Phytoplankton Growth in the Sea. (1980). In Falkowski, P. [Eds] *Primary productivity in the Sea*, Springer, Boston, MA, Pp. 17-32.
- Zhang, X., Hu, L., & He, M.-X. (2009). Scattering by pure seawater: Effect of salinity. *Optics Express*, 17(7), 5698. <https://doi.org/10.1364/oe.17.005698>
- Zhang, Y., Jiao, N., & Hong, N. (2008). Comparative study of picoplankton biomass and community structure in different provinces from subarctic to subtropical oceans. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(14–15), 1605–1614. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.014>

Liste des Figures

Figure 1. Photographies de différents organismes phytoplanctoniques	9
Figure 2. Schéma simplifié de la pompe biologique de carbone.	12
Figure 3. Cartes géographiques de la première profondeur de pénétration et de la profondeur des DCM	17
Figure 4. Exemple de configuration du système bicouche des STT	22
Figure 5. Modélisation d'un profil vertical de [Chl a]	27
Figure 6. Exemple de profils présentant un cas de photoacclimatation phytoplanctonique ...	30
Figure 7. Photographie d'un flotteur BGC-Argo	32
Figure 8 Carte du réseau de flotteurs BGC-Argo actifs	34
Figure 9. Schéma d'un cycle de mesure d'un flotteur BGC-Argo	35
Figure 10. Régionalisation des profils BGC-Argo	42
Figure 11. Schéma du circuit de traitement des données Argo	47
Figure 12. Exemples de profils de mesures présentant des anomalies d'origine technique.	48
Figure 13. Exemples de profils présentant une signature zooplanctonique.	49
Figure 14. Exemples de profils présentant un pic secondaire..	51
Figure 15. Carte des profils de PAR et d'éclairement descendant	54
Figure 16. Coefficients de la relation loi puissance du K_{bio} en fonction de la [Chl a]	56
Figure 17. Exemples de profils de PAR mesurés par les flotteurs et estimés par le modèle de Gregg et Carder	57
Figure 18. Carte des profils de concentration en nitrates et d'O $_2$	58
Figure 19. Exemple de comparaison d'une série temporelle de profils de pression partielle d'O $_2$ mesurée par un flotteur BGC-Argo et de la climatologie WOA	59
Figure 20. Schéma des différentes couches du réseau de neurones CANYON-B.	61
Figure 21. Exemple de profils de nitrates et densité	62
Figure 22. Exemple de profils de nitrates.	63
Figure 23. Exemples de profils verticaux de [Chl a] et de b_{bp} présentant un DCM.	64
Figure 24. Matrice de confusion de l'identification des DCMs	66
Figure 25. Exemples de tourbillons détectés avec l'algorithme TOEddies	68

Figure 26. Zonation of BGC-Argo profiles into 28 regions of the global ocean.	80
Figure 27. Example of vertical profiles presenting no DCM, a DAM and a DBM	82
Figure 28. Percentage of DM profiles as a function of the latitude.	86
Figure 29. Percentage of DM, DBM and DAM profiles as a function of the latitude	88
Figure 30. DM depths and intensity per 10° latitude.	89
Figure 31. Relationship between b_{bp} and [Chl a] at the DM depth	91
Figure 32. Quartile diagrams of DM characteristics for the four groups of regions	92
Figure 33. Spatial distribution of the global dataset clustered into four groups	93
Figure 34. Mean daily PAR in the mixed layer for DM and NO profiles.	94
Figure 35. Density of DM depth as a function of [Chl a] surface concentration	95
Figure 36. Environmental characteristics of DM profiles according to the four groups.....	96
Figure 37. Climatology of the DM depth, the depth of the iPAR ₂₀ isolume and the nitracline depth for the floats representative of the DBZ and of the DAZ.....	98
Figure 38. Vertical relative profiles with respect to DM depth for the floats representative of DAZ and DBZ.....	99
Figure 39 Stratification-period duration and seasonal MLD amplitude.....	102
Figure 40. Magnitude of [Chl a] at the DM as a function of DM depth.	105
Figure 41. MLD, [Chl a] _{sat} , mean daily PAR in the mixed layer, and mean nitrate concentration in the ML for SHAZ profiles with a monthly occurrence of DM profiles	107
Figure 42. MLD, [Chl a] _{sat} , mean daily PAR in the mixed layer, and mean nitrate concentration in the ML for GHOZ profiles with a monthly occurrence of DM profiles	109
Figure 43. Normalized monthly mean DM depth as a function of the normalized monthly mean depth of the iPAR 20 E m ⁻² d ¹ isocline and as a function of the normalized monthly mean depth of the nitracline for the representative floats of DAZ and DBZ.....	114
Figure 44. MLD and the nitracline depth for the ASEW region.....	115
Figure 45. Density distribution of all DBM profiles as a function of the day of the year ...	119
Figure 46. Carte journalière de la hauteur de la surface de l'océan	123
Figure 47. Schéma conceptuel de l'effet du pompage par les tourbillons	125
Figure 48. Map of the BGC-Argo profile database and percentages of distributions of profile types, and mean percentages of eddy polarities and sections	134
Figure 49. Percentages of DCM profile types within C and AC cores, and outside eddy influence.	136
Figure 50. Monthly anomalies as percentages of DAM and DBM profiles in cyclonic and anticyclonic eddies within the 30°S-50°N latitudinal band.	137

Figure 51. Regional anomalies of DCM characteristics and environmental parameters within the 30°S-50°N band in AC and C cores	139
Figure 52. Integrated primary production for profiles presenting a DCM per 10°-latitude band within the three optical layers	153
Figure 53. Daily primary production within the Z_{pd} - Z_{eu} layer of DCMs at annual scale	154
Figure 54. PP anomalies from DCM profiles within the Z_{pd} - Z_{eu} layer for regions within the 30°S-50°N band as a function of their location in terms of eddy polarity	156
Figure 55. Difference between the integrated primary production of DCM profiles from [Chl <i>a</i>] measured by the floats, and [Chl <i>a</i>] as estimated by the two models	157
Figure 56. Vertical profiles of modeled PP normalized by the DCM depth per region and using the three different [Chl <i>a</i>] profiles	159

Matériel Auxiliaire de l'article - Chapitre 3 :
Deep Chlorophyll Maxima in the global ocean: occurrences,
drivers and characteristics

Deep Chlorophyll Maxima in the global ocean: occurrences, drivers and characteristics

M. Cornec¹, H. Claustre¹, A. Mignot², L. Guidi¹, L. Lacour³, A. Poteau¹, F. D'Ortenzio¹, B. Gentili¹, C. Schmechtig¹

¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, Villefranche-sur-Mer, France

² Mercator Océan International, Ramonville-Saint-Agne, France

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

Contents of this file

Texts S1 to S4

Figures S1 to S21

Tables S1 to S4

Introduction

This supporting information:

- defines the acronyms of the 28 regions, the criteria used for their delineation, and the characteristics of the BGC floats in each region (**Tables S1, S2 and S3**);
- informs on the sensitivity of the two methods used for DAM and DBM detection as a function of the measurement of vertical resolution of [Chl a] and b_{bp} (**Text S1, Figures S2, S3, S4, S4bis and S5**);
- details how the global bio-optical relationship between [Chl a] and $K_d(490)$ was regionally optimized to retrieve the PAR on floats for which no *in situ* PAR was measured. (**Text S2, Table S4, and Figures S6 and S7**);
- explains the choice of the methods used for detection of nitracline depth and nitracline steepness (**Text S3 and Figures S8 and S9**);
- shows the relationship between the Brünt-Vaisala frequency and the nitracline steepness at the nitracline depth for DM profiles (**Figure S10**);
- shows the different groups of regions resulting from a K-mean clustering method on DM properties as a function of the *a priori* number of groups (**Figure S11**);

- explains how the density grids were calculated for Figures 6 and 10 and S10 (**Text S4**).
- shows the relationship between b_{bp} and $[Chla]$ for DAM and DBM profiles respectively (**Figure S12**);
- highlights the position of DBZ profiles in the global relationship linking DM depth to $[Chla]_{sat}$ (**Figure S13**);
- details the selection of regions and floats representative of DAZ and DBZ groups for developing a monthly climatological time series of DMs (**Text S5 and Figures S14 and S15**);
- shows the percentage of each region's contribution to 10° -latitude bands (**Figure S16**);
- provides detailed information on DM descriptors (occurrence, depth and magnitude) and environmental metrics ($iPAR_{Ncline}$, $[Chla]_{sat}$, m_{Nit} , relative position of the DM with respect to nitracline depth) for each region (**Figure S17, S18, S19 and S20**);
- shows the seasonality of m_{Nit} in the NASTG (**Figure S21**).

Table S1. Abbreviations used for regions.

<i>ABBREVIATION</i>	<i>REGION</i>
BAFF	Baffin Bay
ARCT	Arctic waters
NASPG	North Atlantic Subpolar Gyre
NPSPG	North Atlantic Subpolar Gyre
NAC	North Atlantic Current
NS	Northern Seas (Greenland, Barents and Norway seas)
NASTG	North Atlantic Subtropical Gyre
NPSTG	North Pacific Subtropical Gyre
KURIO	Kuroshio current
ASEW	Atlantic Subequatorial Waters
PSEW	Pacific Subequatorial Waters
SPSTG	South Pacific Subtropical Gyre
SASTG	South Atlantic Subtropical Gyre
SISTG	South Indian Subtropical Gyre
IEQ	Indian Equatorial waters
IOMZ	Indian Oxygen Minimum Zones (Arabian Sea and Bengal Bay)
AUSW	Australian waters
ARCH	Archipelagos waters
MOONS	Monsoon zone
SCS	South China Sea
WMS & EMS	Western & Eastern Mediterranean Sea
BKS	Black Sea
RDS	Red Sea
STZ	Subtropical Zone (in Southern Ocean)
SAZ	Subantarctic Zone
PFZ	Polar Frontal Zone (in Southern Ocean)
ASZ_SIZ	Antarctic Southern Zone and Seasonal Ice

Table S2. Geographic or hydrologic delineation of open-ocean regions.

<i>REGION</i>	<i>LIM_1</i>	<i>LIM_2</i>
BAFF ₁	$65 < Lat < 70$	$-50 < Lon < -72$
BAFF ₂	$70 < Lat < 80$	$-80 < Lon < -50$
NAPSG	$50 < Lat < 65$	$-65 < Lon < -12.5$
NPSPG	$45 < Lat$	$Lon < -100$
NS	$60 < Lat < 80$	$-12.5 < Lon < 20$
NASTG	$17.5 < Lat < 32.5$	$-75 < Lon < -20$
NAC	$T_{100} > 8^{\circ}\text{C}$	$T_{100} < 17.5^{\circ}\text{C}$
ARCT	$T_{100} < 3^{\circ}\text{C}$	
NPSTG	$17.5 < Lat < 32.5$	$-175 < Lon < -140$
KURIO	$T_{100} > 7.5^{\circ}\text{C}$	$T_{100} < 15^{\circ}\text{C}$
ASEW	$0 < Lat < 17.5$	$-35 < Lon < -10$
PSEW	$0 < Lat < 17.5$	$-140 < Lon < -100$
SPSTG	$-30 < Lat < -14$	$-180 < Lon < -90$
SASTG	$-30 < Lat < -15$	$-45 < Lon < 0$
SISTG	$-30 < Lat < -15$	$50 < Lon < 110$
IEQ	$-5 < Lat < 7.5$	$40 < Lon < 100$
MOONS	$-15 < Lat < -5$	$50 < Lon < 110$
IOMZ	$7.5 < Lat < 24$	$43 < Lon < 100$
WMS ₁	$35 < Lat < 43$	$-5 < Lon < 6$
WMS ₂	$35 < Lat < 45$	$5 < Lon < 16$
EMS ₁	$30 < Lat < 45$	$16 < Lon < 22.5$
EMS ₂	$30 < Lat < 40$	$22.5 < Lon < 35$
EMS ₃	$41 < Lat < 46$	$12 < Lon < 15.5$
EMS ₄	$30 < Lat < 37.5$	$10 < Lon < 10.5$
BKS	$40.98 < Lat < 47.35$	$26.67 < Lon < 42.5$
RDS	$10.78 < Lat < 30.86$	$32.78 < Lon < 42.4$
AUSW	$-30 < Lat < -7$	$110 < Lon < 160$
SCS	$0 < Lat < 24$	$100 < Lon < 120$

ARCH	$-30 < Lat < -5$	$142 < Lon < 180$
STZ	$Lat < -30$	$T_{100} > 11^{\circ}\text{C}$
SAZ	$T_{100} < 11^{\circ}\text{C}$	$T_{400} > 5^{\circ}\text{C}$
PFZ	$T_{400} < 5^{\circ}\text{C}$	$\min(T_{0_200}) > 2^{\circ}\text{C}$
ASZ_SIZ	$\min(T_{0_200}) < 2^{\circ}\text{C}$	

Table S3. Number of floats, profiles, and first/last profiles, dates per region.

<i>ABBREVIATION</i>	<i>Nb. floats</i>	<i>Nb. profiles</i>	<i>Date first</i>	<i>Date last</i>
BAFF	16	1319	09/07/2016	25/06/2019
ARCT	10	695	12/04/2011	15/12/2019
NASPG	48	4995	18/04.2013	20/05/2019
NPSPG	7	1122	18/06/2010	29/12/2019
NAC	37	2046	18/04/2013	24/12/2019
NS	16	1791	30/05/2010	31/12/2019
NASTG	20	1626	24/10/2012	30/12/2019
NPSTG	12	1531	20/05/2013	31/12/2019
KURIO	3	123	03/09/2018	11/08/2019
ASEW	7	920	10/10/2014	30/12/2019
PSEW	3	297	27/03/2012	31/12/2019
SPSTG	8	1163	21/03/2015	30/12/2019
SASTG	14	1570	08/11/2012	31/12/2019
SISTG	6	1571	31/08/2012	28/03/2017
IEQ	14	1737	20/01/2013	30/12/2019
IOMZ	39	4588	17/12/2011	31/12/2019
AUSW	1	233	08/08/2017	04/11/2018
ARCH	6	294	03/03/2015	21/10/2019
MOONS	4	220	17/07/2016	31/12/2019
SCS	3	572	27/06/2014	14/07/19
WMS	35	3264	25/11/2012	30/12/2019

EMS	28	4095	16/05/2013	31/12/2019
BKS	5	985	16/12/2013	31/12/2019
RDS	2	235	30/09/2015	19/02/2017
STZ	71	5219	09/01/2011	31/12/2019
SAZ	71	4244	13/09/2011	30/12/2019
PFZ	82	4567	30/09/2011	31/12/2019
ASZ_SIZ	130	8699	04/02/2012	31/12/2019

Table S4. Table of the cloud coefficients factors applied over 10° latitude bands (rows) and per month (columns).

	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
-70°	0.27	0.37	0.21	0.43	0.26	0.47	0.35	0.39	0.24	0.41	0.28	0.37
-60°	0.41	0.42	0.35	0.44	0.37	0.45	0.41	0.42	0.38	0.45	0.4	0.45
-50°	0.54	0.47	0.48	0.44	0.48	0.43	0.47	0.45	0.51	0.49	0.52	0.53
-40°	0.63	0.57	0.6	0.49	0.49	0.61	0.4	0.49	0.58	0.57	0.61	0.66
-30°	0.74	0.78	0.6	0.71	0.65	0.57	0.48	0.48	0.63	0.69	0.74	0.56
-20°	0.87	0.88	0.89	0.83	0.84	0.86	0.83	0.88	0.91	0.86	0.85	0.86
-10°	0.8	0.96	1.07	0.87	0.82	0.7	0.86	0.67	0.67	0.97	0.96	0.99
0°	0.77	0.87	0.94	0.85	0.83	0.73	0.79	0.64	0.67	0.86	0.83	0.86
10°	0.74	0.79	0.82	0.83	0.84	0.76	0.73	0.6	0.67	0.76	0.7	0.72
20°	0.83	0.81	0.81	0.97	0.82	0.84	0.87	0.8	0.83	0.78	0.81	0.81
30°	0.75	0.8	0.84	0.86	0.83	0.87	0.81	0.82	0.85	0.8	0.77	0.75
40°	0.62	0.67	0.72	0.75	0.8	0.82	0.8	0.77	0.7	0.69	0.64	0.66
50°	0.36	0.44	0.36	0.5	0.46	0.43	0.44	0.48	0.33	0.37	0.45	0.38
60°	0.43	0.4	0.42	0.45	0.49	0.4	0.41	0.41	0.41	0.39	0.46	0.43
70°	0.5	0.52	0.57	0.42	0.47	0.39	0.54	0.39	0.41	0.44	0.63	0.48

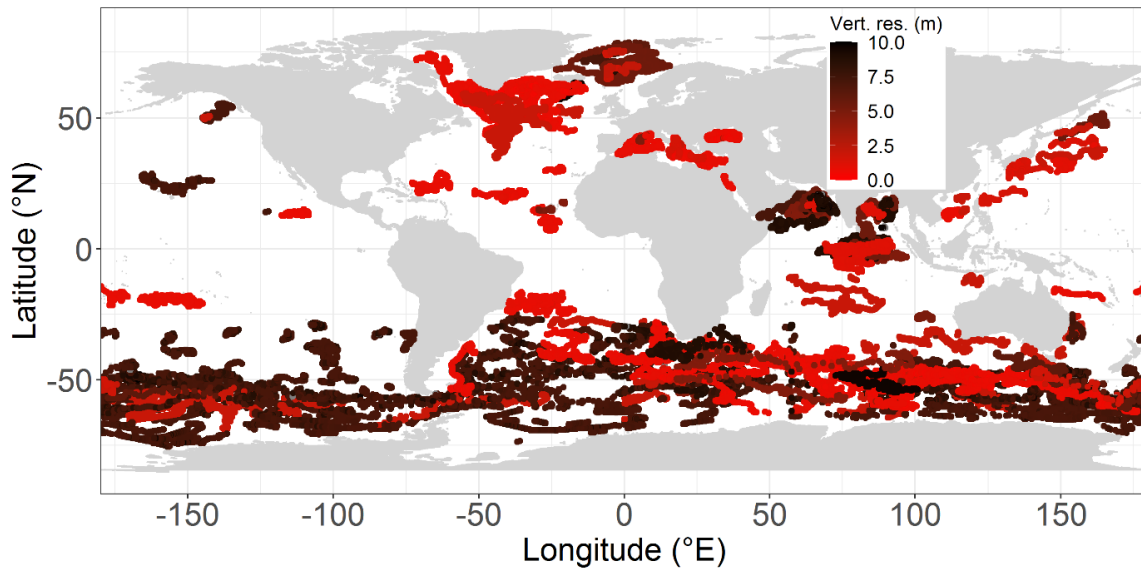


Figure S2. Map of mean vertical-resolution measurement of [Chla] and b_{bp} between 0 and 300 m.

Text S1. Method of detection of the DM profiles adapted to low resolutions vertical profiles.

Two methods were tested.

Method 1 is primarily adapted to high vertical resolution measurements (*i.e.*: resolution on average better than 3 m in the 250 first meters). The detection power of this method was tested for lower resolutions by gradually degrading the vertical resolution of high-resolution profiles (*i.e.* 29 098 profiles, Fig. S2) by steps of 0.5 m until reaching the vertical resolution of low-resolution profiles (*i.e.*: on average of 10 m in the 250 first meters). Identification of DMs were then tested for each degraded resolution, and compared to those of high resolution profiles through a confusion matrix: True Positives (TP, *i.e.* the percent of DM profiles well identified), True Negatives (TN, *i.e.* the percent of NO profiles well identified), False Positives (FP, *i.e.* the percent of NO profiles identified as DM profiles), and False Negatives (FN, *i.e.* the percent of DM profiles identified as NO profiles). Method 1 tend to miss the detection of DMs as the vertical resolution decreases ($\sim 18\%$ FN for a vertical resolution of 10m, Fig. S4 a).

Method 2 was developed to circumvent this issue: the steps are similar to those of Method 1 (see section 2.4), but without the initial smoothing step of the [Chla] and b_{bp} profiles. Compared to method 1 for the detection of DMs for high-resolution profiles (Fig. S3), methode 2 II presents an acceptable performance, despite the fact that it tends to detect inexistent DMs ($\sim 5\%$ of the profiles, Fig. S3 b). With degraded resolution, method 2 is more performant than method 1, for resolution greater than 3 meter (Fig. S4 bis). The precision of method 2 was also tested for the DM depth estimation. With respect to method 1, method 2 presents a maximum error range of $11 \pm 25\text{m}$ for 10 m vertical resolution profiles (Fig. S5). We then use method 1 for the profiles with a mean vertical resolution higher than 3m in the 250 first meters, and method 2 for the others.

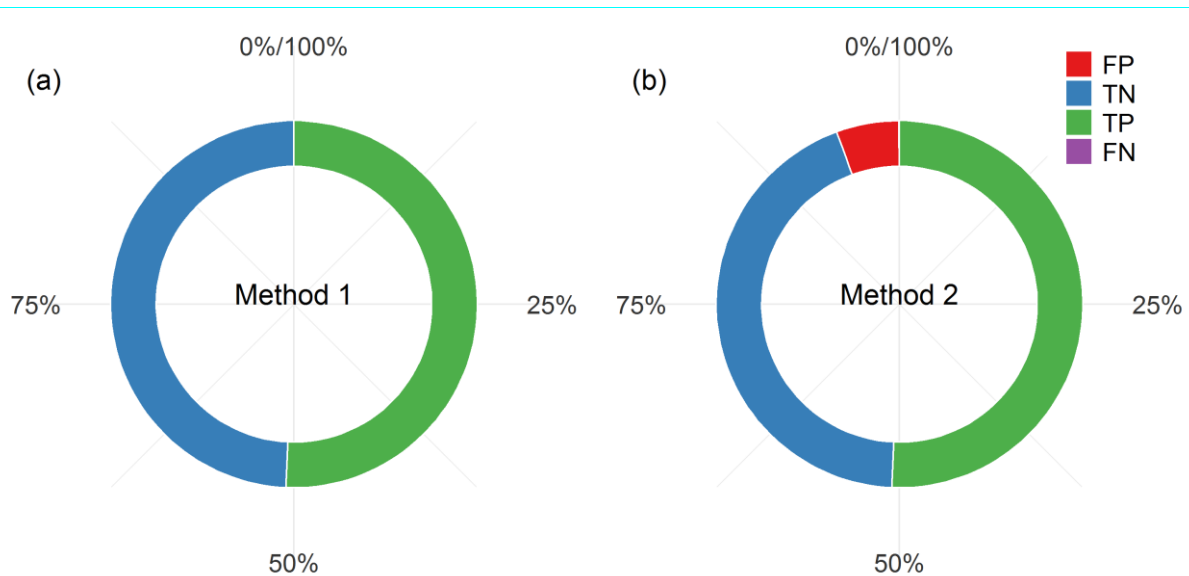


Figure S3. Confusion matrix (FP: False Positives, TN: True Negatives, TP: True Positives, and FN: False Negatives) for DMs identification on the high resolutions profiles for the two methods (a, b) and using the method 1 as the detection reference method.

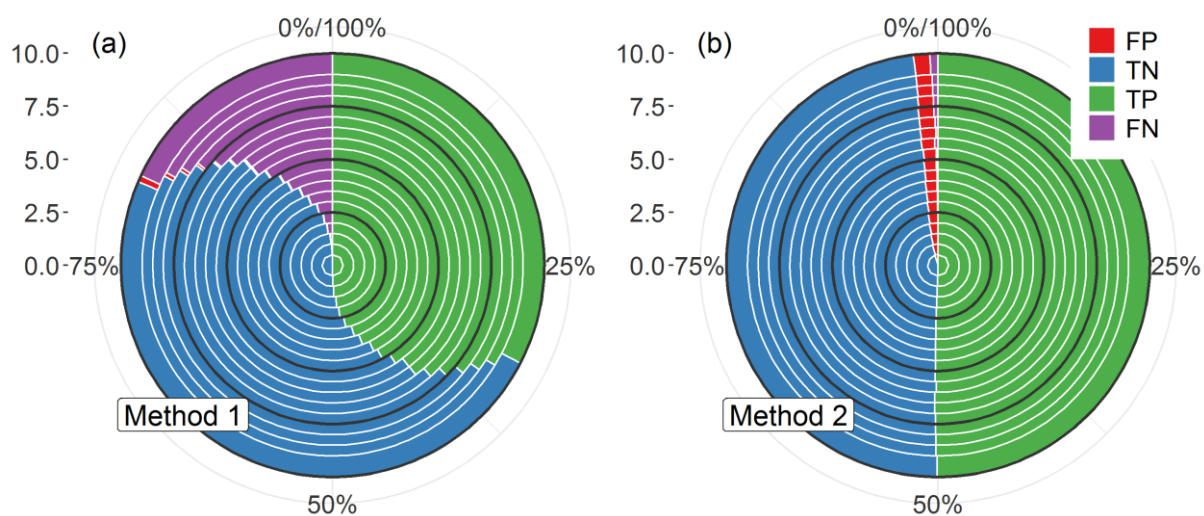


Figure S4. Confusion matrix (FP: False Positives, TN: True Negatives, TP: True Positives, and FN: False Negatives) of the DMs identification on the high resolution profiles for two methods (I a, and II b) as function of profile vertical resolution, using method 1 for high-resolution profiles as the detection reference method (see Fig. S3 a).

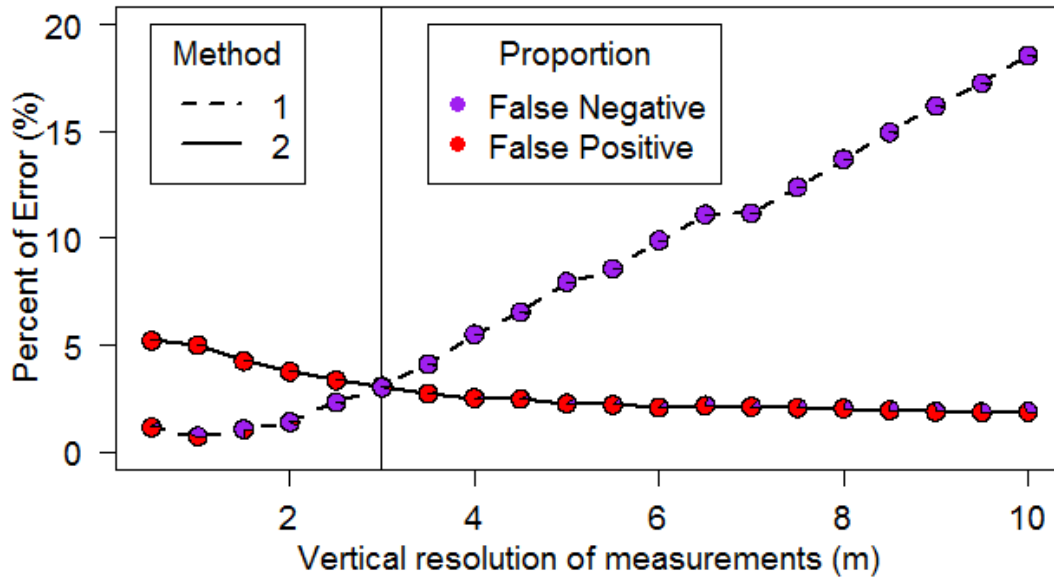


Figure S4bis. Percent and qualitative proportions of error (*i.e.* percents of False Positive and False Negative) in the detection of DMs profiles for the methods 1 and 2 as function of the vertical resolution, using method 1 for high resolution profiles as the detection reference method (see Fig. S3 a). The vertical line represents the 3 meters resolution.

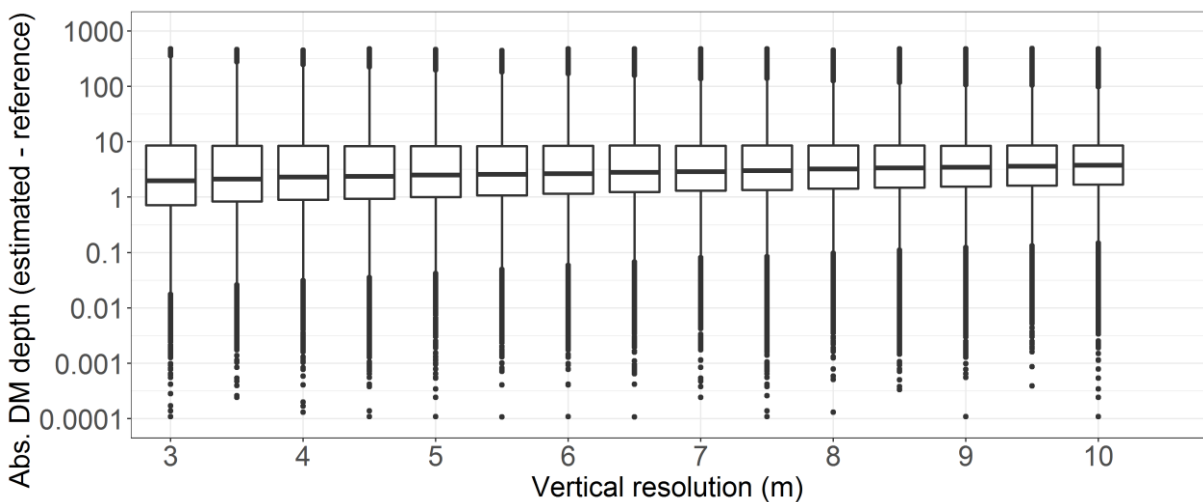


Figure S5. Quartile diagrams of the error in the DM depth detection (*i.e.* absolute difference between the DMs depths detected by the methods I and II) as function of the vertical resolution, using the method I for high-resolution profiles as reference.

Text S2. Estimation of PAR profiles

To estimate PAR profiles from [Chla] when potential variations in the [Chla] measured by the float through fluorescence with respect to true [Chla] are known (Roesler *et al.*, 2017), we reassessed, at a regional scale, the global relationship linking the diffuse attenuation coefficient at 490 nm, $K_d(490)$ to [Chla] (Morel & Maritorena, 2001). We used the dataset from the 176 floats equipped with PAR, $E_d(490)$ and [Chla] sensors. For each float time series and solely for the profiles with a DM, we computed, at around noon, the mean vertical profiles at one-meter resolution (each individual profile being interpolated) for $E_d(490)$, PAR and [Chla]. We then derived the mean $K_d(490)$ profile from the $E_d(490)$ profile, and retrieved K_{bio} (m^{-1}), the contribution of all organic components to the attenuation (Morel & Maritorena, 2001), via:

$$K_{bio}(490) = K_d(490) - K_w(490)$$

where $K_w(490)$ is the pure seawater diffuse attenuation coefficient (equal to 0.0166, Morel *et al.*, 2007b). A power-law relationship linking $K_{bio}(490)$ to [Chla] was subsequently calculated (Morel, 1988) for each float:

$$K_{bio}(490) = a[Chla]^b$$

This calculation was restricted to a profile segment corresponding to depths between 10 % and 1 % of the surface mean PAR value. This range allows the removal of variability in the upper layer, due both to variability in K_{bio} (*e.g.* wave focusing), and in [Chla] (*e.g.* variability in the NPQ correction), and to the increasing contribution of non-algal particles in the lower part of the profile. Finally, we computed the mean coefficients A and B for the floats for which the relationship had a R^2 higher than 0.5 and which belonged to the same group (*i.e.* SHAZ, DAZ, DBZ, and GHOZ; see Section 3.1.4; and for the specific regions Black Sea, Baffin Bay, Red Sea, and the Eastern Basin of the Mediterranean Sea, Fig. F). Those zonal coefficients allowed re-estimation of $K_{bio}(490)$ from the [Chla] profiles for the global database. $K_d(490)$ was further back-retrieved from $K_{bio}(490)$, and then converted to $K_d(PAR)$ using the relation from Morel *et al.* (2007b):

$$K_d(PAR) = 0.0665 + 0.874K_d(490) - 0.00121[K_d(490)]^{-1}$$

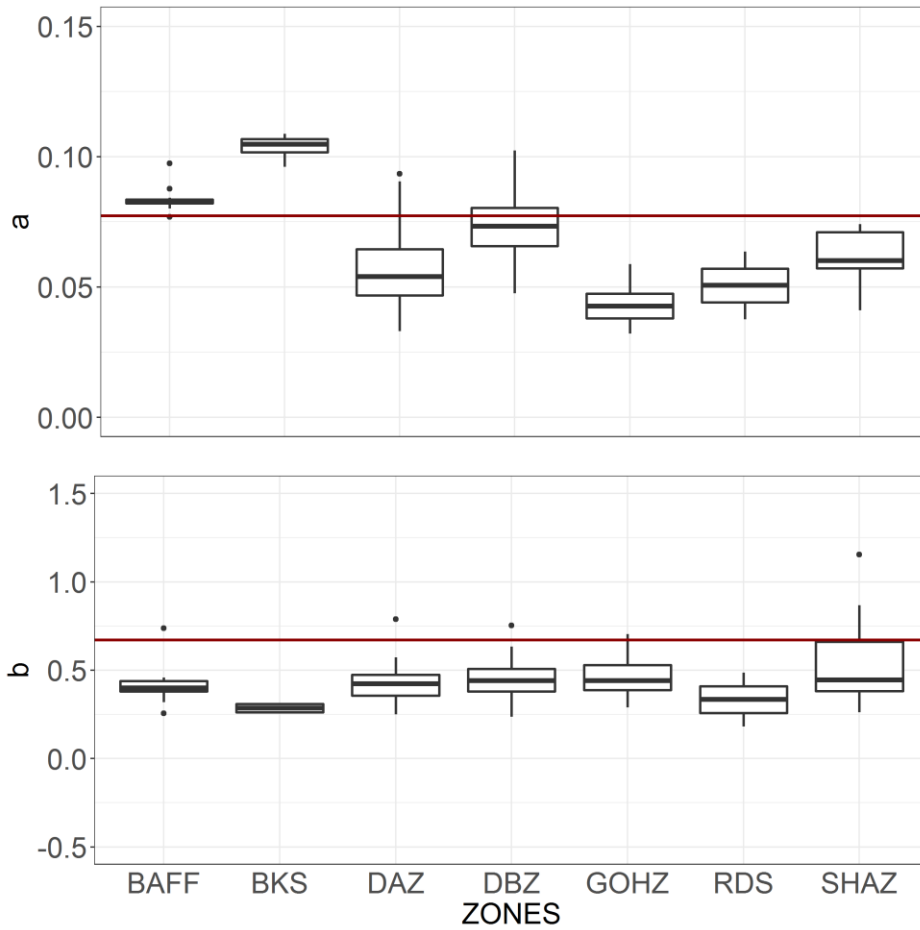


Figure S6. Quartile diagrams of the coefficients a and b of the power-law relation of K_{bio} as a function of $[\text{Chla}]$ per group of regions. The continuous red line represents the value of the coefficients for the parametrization of Morel *et al.* (2007b) ($a = 0.0773$ & $b = 0.6715$) established from a global dataset ($N = 1166$).

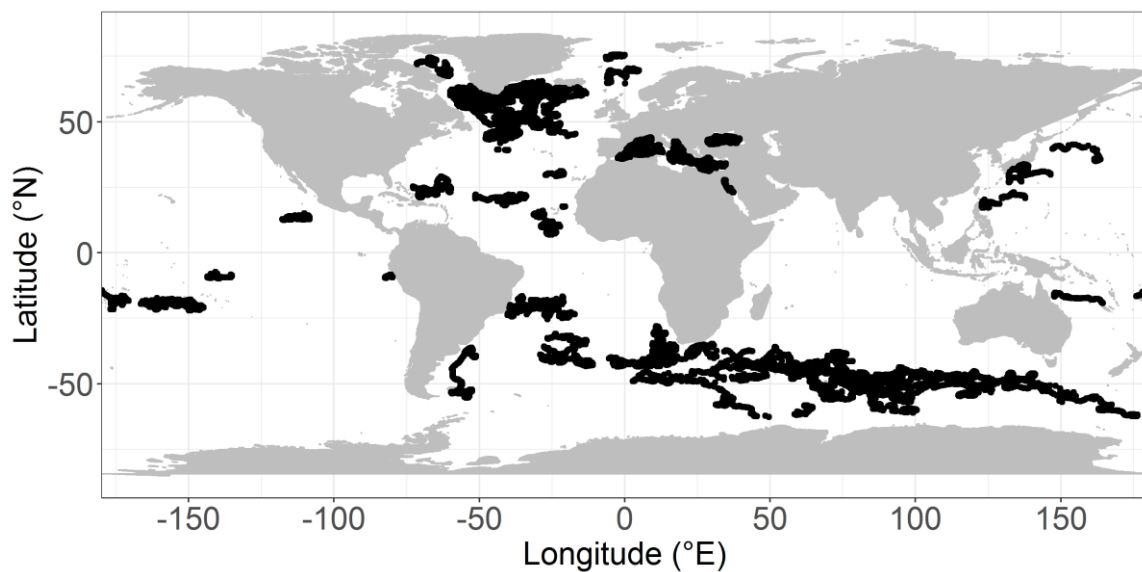


Figure S7. Map of locations of BGC-Argo profiles where PAR and downwelling irradiance at 490 nm are measured.

Text S3. Methods for estimating the nitracline and its steepness

The nitracline is usually determined to delineate an upper layer depleted in nitrate from a deeper, repleted layer. The transition zone can either be rapid and abrupt or rather gradual, leading to the constitution of an extended transition layer at depth (see Omand & Mahadevan, 2015). The purpose here is to refer to the nitracline at a single depth metric and applicable to our global dataset. Four methods to estimate the nitracline depth were tested (Fig. S8) on selected vertical profiles representative of the 28 regions of this study: (1) the first depth at which the nitrate concentration reaches $1 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ (Lavigne *et al.*, 2015); (2) the first depth at which nitrate value is $1 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ greater than the surface value (derived from the first method, but based on the relative values of the vertical profile; the surface value being defined as the mean of the nitrate values in the 10 first meters); (3) the depth at which the nitrate gradient with depth is the highest; (4) the depth at which the density gradient is the highest as a function of the density (as the nitrate-density relationship often appears to be more robust than the nitrate-depth one, Redfield, 1944; McGillicuddy *et al.*, 1998). It appeared that the gradient-based methods (both nitrate and density) were too sensitive to the vertical-profile resolution, detecting very localized gradients, sometimes outside of the nitracline layer. The method based on the depth of $1 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ obviously failed in HNLC waters (*e.g.* Southern Ocean), and furthermore, this threshold is close to the accuracy of nitrate-concentration retrieval by the CANYON-B method. We thus retained the method of a threshold of $1 \mu\text{mol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ difference with reference to the surface (2), which gives a reliable estimation of the top of the nitracline independently from the absolute value of the nitrate-profile concentrations.

To estimate the nitracline steepness, a regression between nitrate concentration and depth was performed over three different layers: the nitracline depth and 1.1, 1.25, and 1.5 times the nitracline depth (Fig. S9). The 1.25 criterion was retained in this study because it offers a more accurate reflection of the slope of the nitrate profile below the nitracline depth. The results for the larger layer (1.5 criterion) tend to take into account nitrate outside the nitracline layer (Fig. S9 a), while more restricted layers (1.1 criterion) often do not take into account enough data to reflect the nitracline slope (Fig. S9 b).

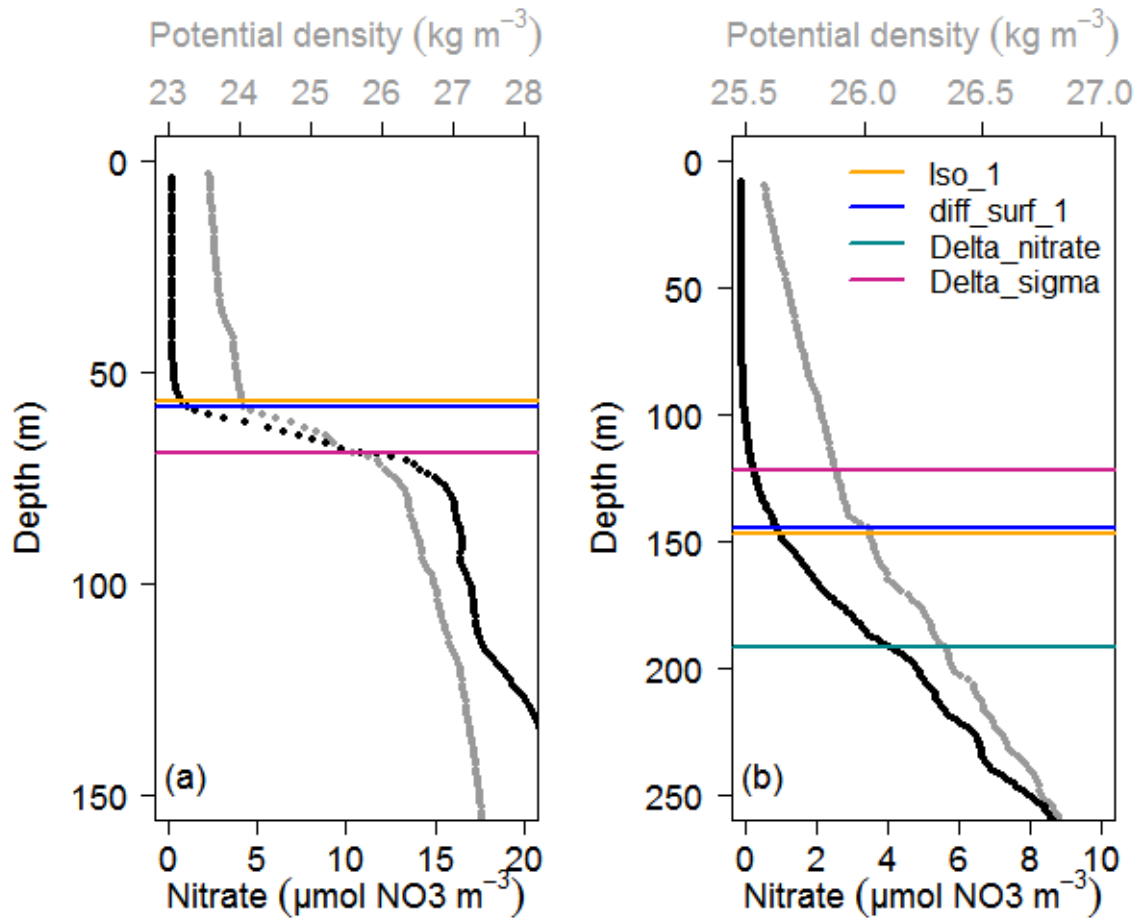


Figure S8. Example of nitracline depth estimation using four different methods (a) in the ASEW and (b) the NASTG. Method 1 (yellow): depth of $1 \mu\text{mol L}^{-1}$; method 2 (blue): depth at which nitrate is $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ greater than the surface value; method 3 (green): depth at which the nitrate gradient with depth is the highest; method 4 (pink): depth at which the density gradient with depth is the highest.

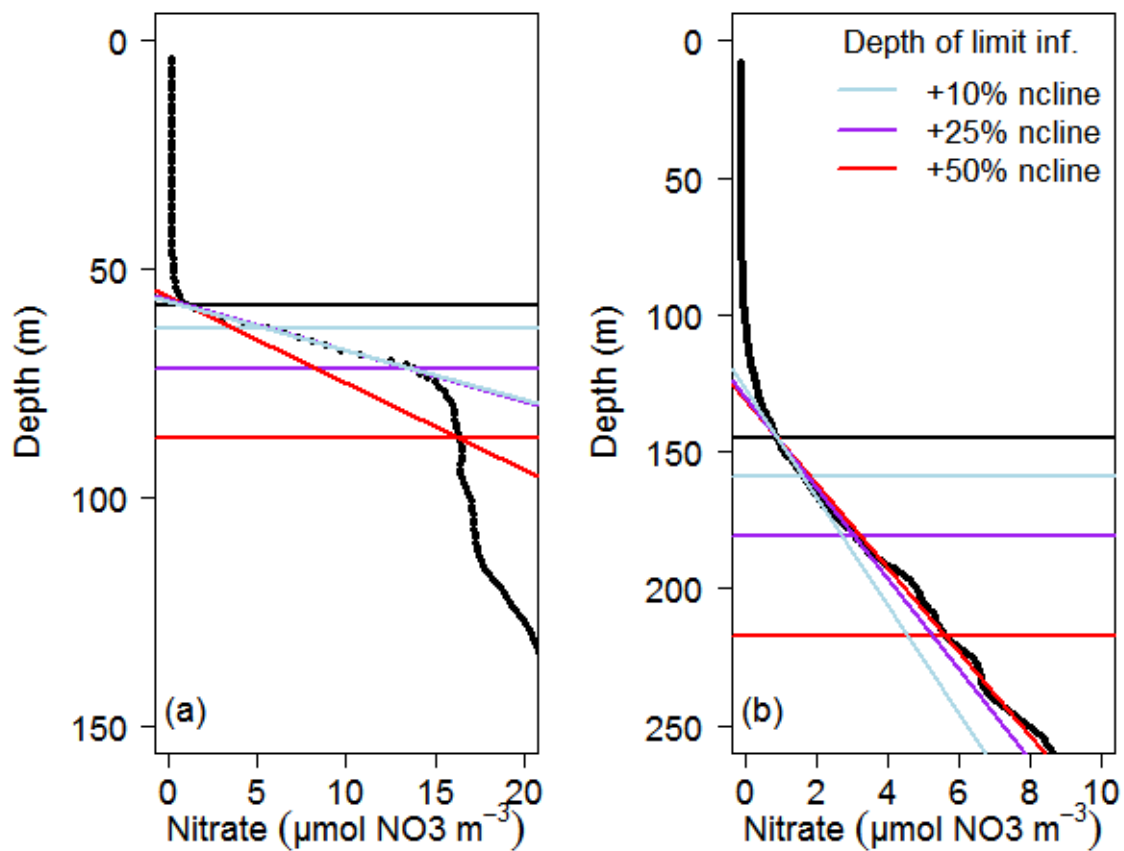


Figure S9. Example of nitracline steepness estimation using three different methods (a) in the ASEW and (b) the NASTG. The estimation is based on the slope of the nitrate vs depth regression over a layer between the nitracline depth (black line) and 1.1 times the nitracline depth (blue line), 1.25 times the nitracline depth (purple line), and 1.5 times the nitracline depth.

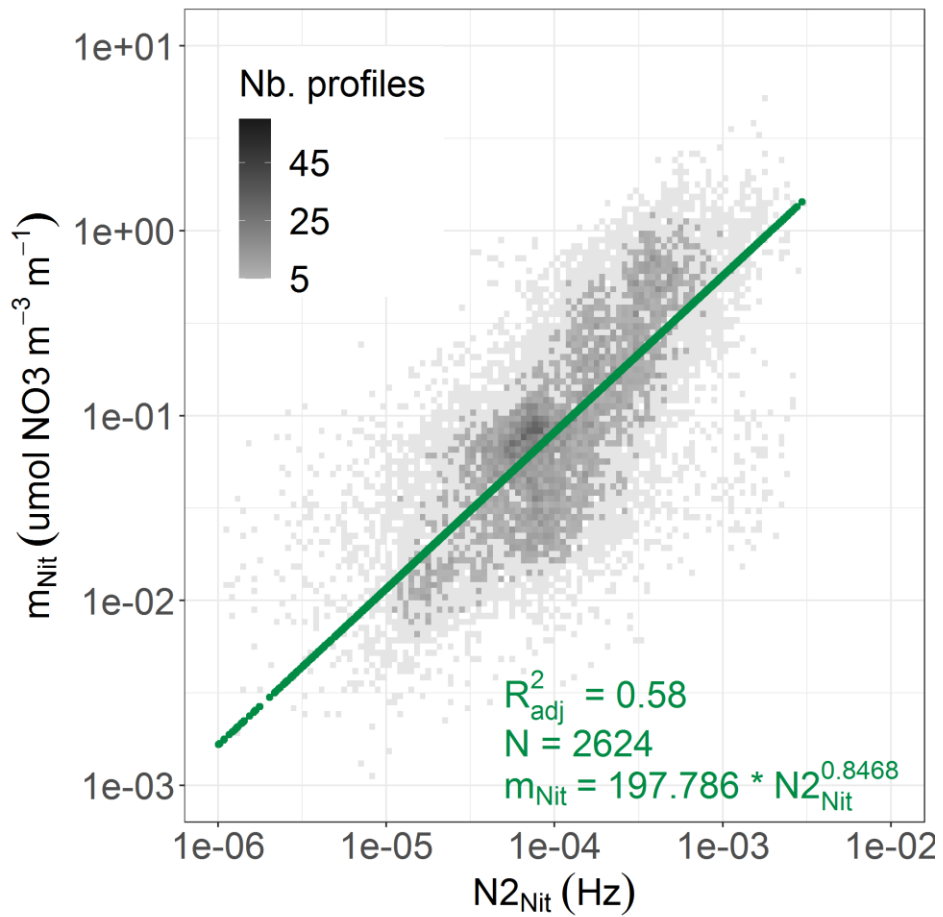


Figure S10. Relationship between nitracline steepness and the brunt-Väisälä frequency at the nitracline depth. The green line represents the power-law relation between both parameters and restricted to density-field squares having at least 5 values (scale of dark grey), with a p-value < $2.2 \cdot 10^{-16}$ (F-statistic test).

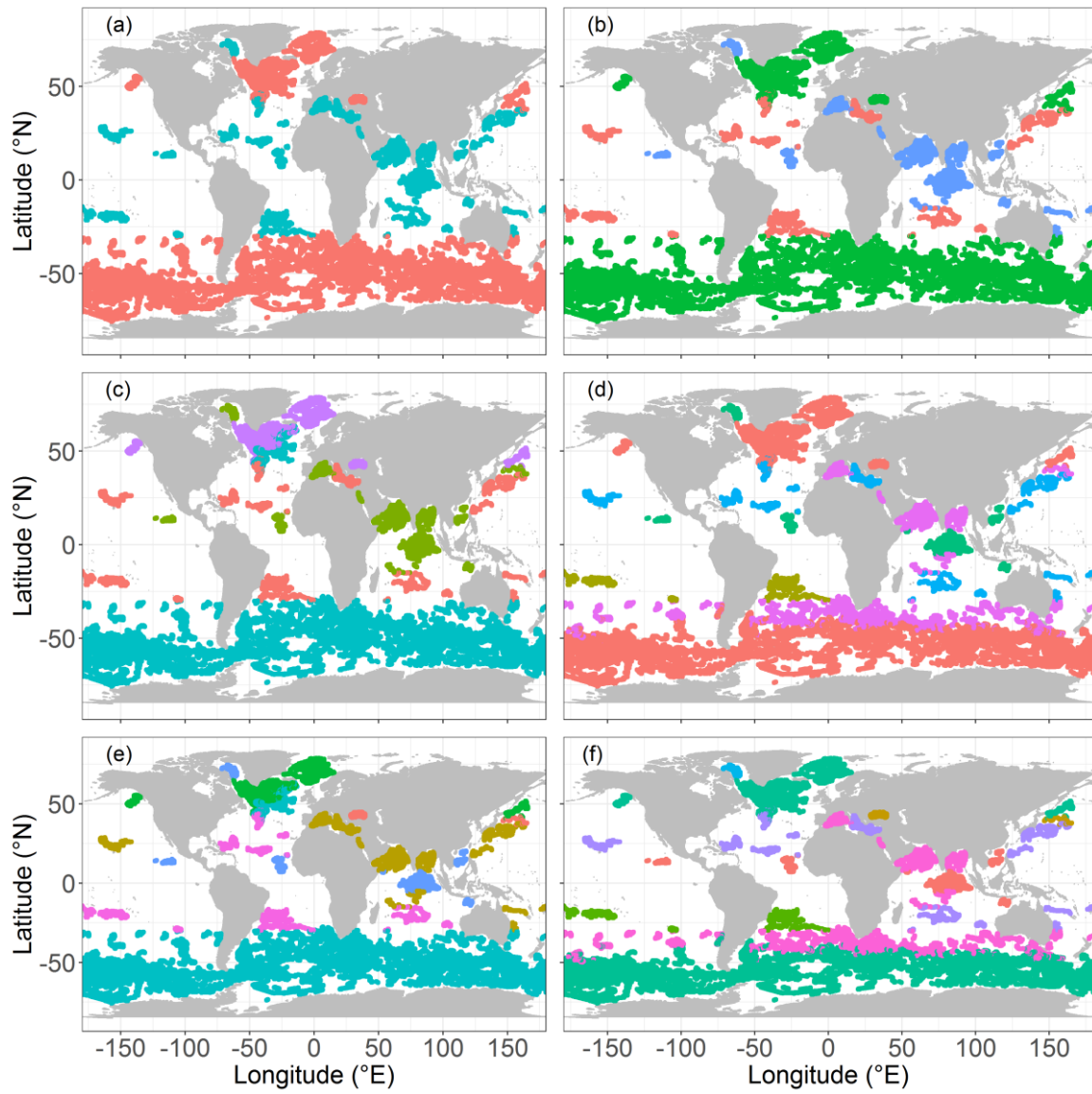


Figure S11. Clusters of regions according to DM properties with 2 to 7 (a-f) *a priori* determined K-means groups. For each panel, a color corresponds to a group.

Text S4. Density-grids calculation

To evaluate the relationships between $[Chla]$ and b_{bp} (Section 3.1.3), DM depth and $[Chla]_{sat}$ (Section 3.2.2), m_{Nit} and N_{2Nit} (SUPP INF Fig. S10), we used density grids to get rid of outlier values and to override ponderations due to the over-representation of certain values. For all cases, after applying the density grid, we took into account only the pixels containing at least 5 points to estimate the relations.

For Section 3.1.3, Fig. 6, the density grid was defined as 200 breaks for both parameters on a logarithmic scale (from -1 to 1 mg chla m^{-3} for $[Chla]$, and from -3.75 to -1.75 m^{-1} for b_{bp}).

For Section 3.2.2, Fig. 10, the density grid was defined as 200 breaks on a logarithmic scale from -2 to 0 mg chla m^{-3} for $[Chla]_{sat}$ and from 0 to 200 m for DM depth.

For SUPP INF, Fig. S10, the density grid was defined as 200 breaks on a logarithmic scale from $1 \cdot 10^{-5}$ to $1 \cdot 10^{-3}$ Hz for N_{2Nit} and from $1 \cdot 10^{-2}$ to $1 \mu mol NO_3 m^{-3} m^{-1}$ for m_{Nit} .

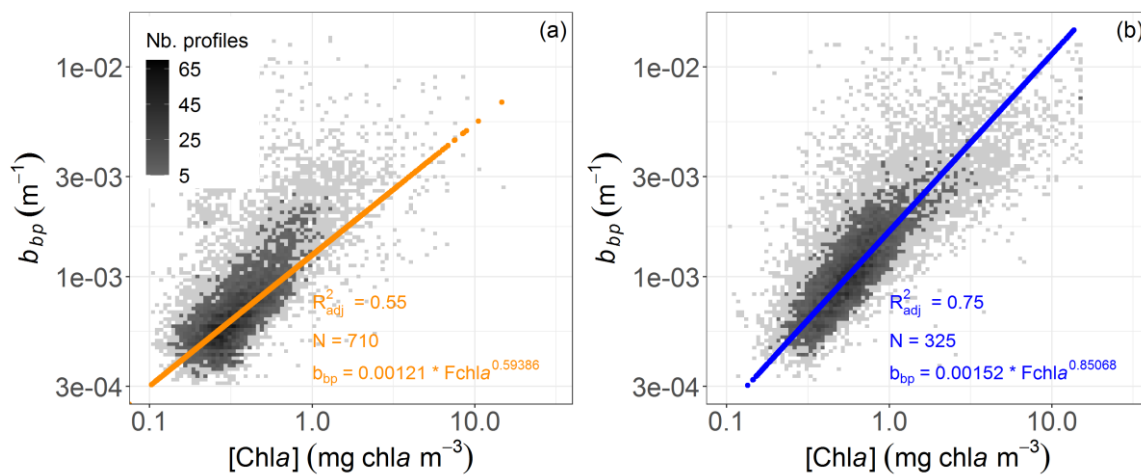


Figure S12. Density of b_{bp} as a function of $[Chla]$ at (a) DAM and (b) DBM depth. The relationship between both parameters was assessed through a power-law function (orange and blue lines) for each DM type (DAM and DBM) based on the data where the density-field squares have at least 5 values (scale of dark grey).

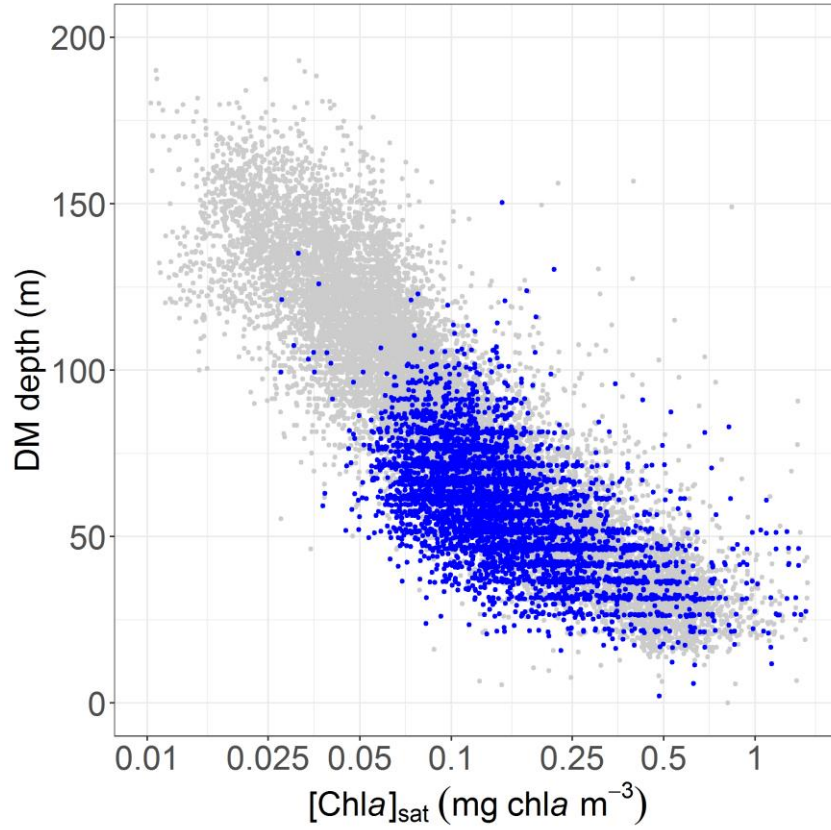


Figure S13. DM depth as a function of [Chla] surface concentration from monthly satellite match-ups ([Chla]_{sat}). DBZ profiles are in blue while profiles from the three other clusters are in grey.

Text S5. Float selection for the seasonal-dynamics study in the DAZ and DBZ

To examine the seasonal dynamics of DMs and their associated environmental context in depth, two representative regions were chosen for the dynamics of their DM characteristics (depth, occurrence, and intensity): the NASTG and the ASEW (Fig. S14). In these regions, we selected floats with time series best describing the main seasonal trends of DM depth and [Chla] at DM depth (Fig. S15): WMO 6901175, WMO 3902122, and WMO 3902123 for the ASEW; and WMO 6901472, WMO 6901473, and WMO 6901474 for the NASTG. For each month and regardless of the year, the mean and standard deviation of the DM depth, the depth of iPAR₂₀, and the depth of the nitracline (Z_{nit}), were calculated for the profiles showing a DM.

To compare the respective seasonal evolution of these three clines, we normalized them by subtracting their respective annual mean from their monthly value. The quality of the seasonal relations established (Fig. 20) was quantified using the adjusted correlation coefficient (R^2_{adj}), (1) the Mean Absolute Error (MAE), and (2) the Root Mean Square Error (RMSE):

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |X_i - Y_i|$$

(1)

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - Y_i)^2}{n}}$$

(2)

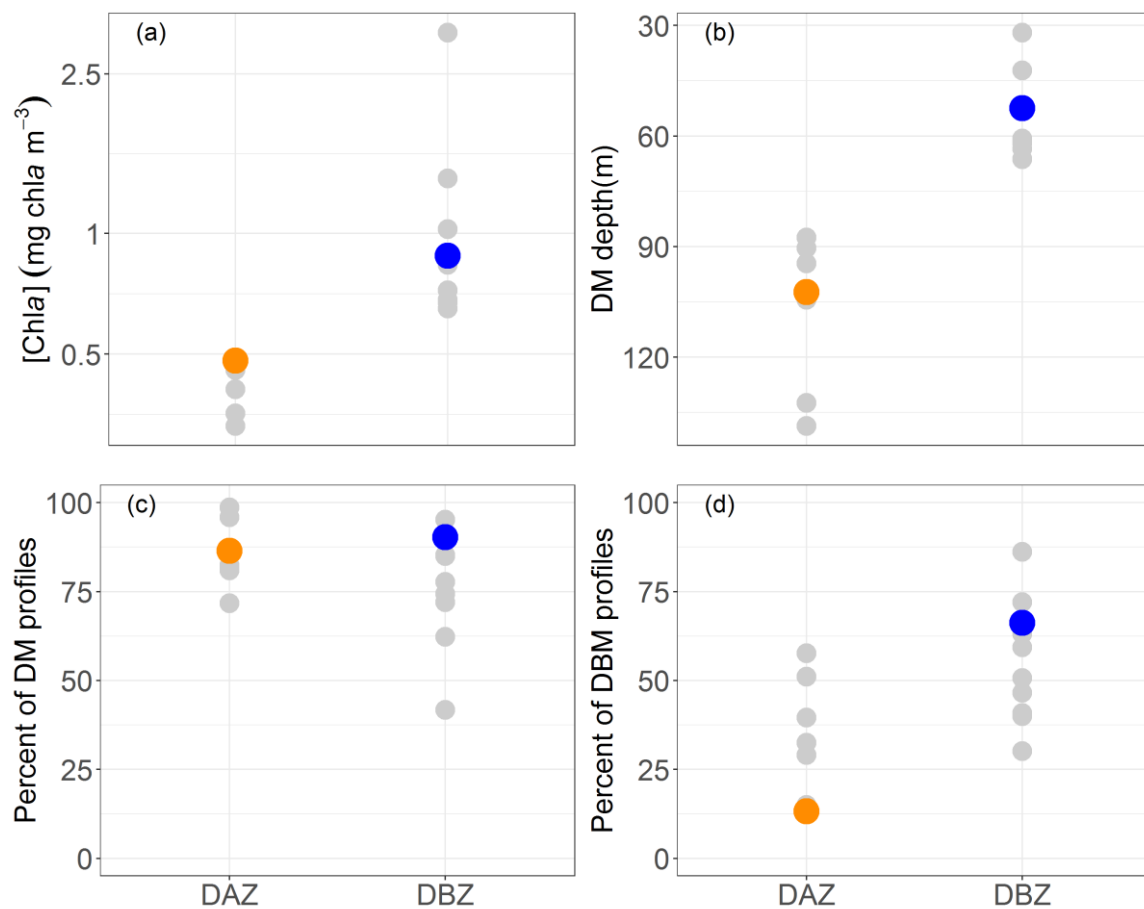


Figure S14. (a) Mean [Chla] at DM depth, (b) mean DM depth, (c) mean percentage of DM profiles, and (d) mean percentage of DBM profiles for the different regions of DBZ and DAZ groups. The mean properties of the ASEW (blue) and NASTG (orange) regions are specifically highlighted.

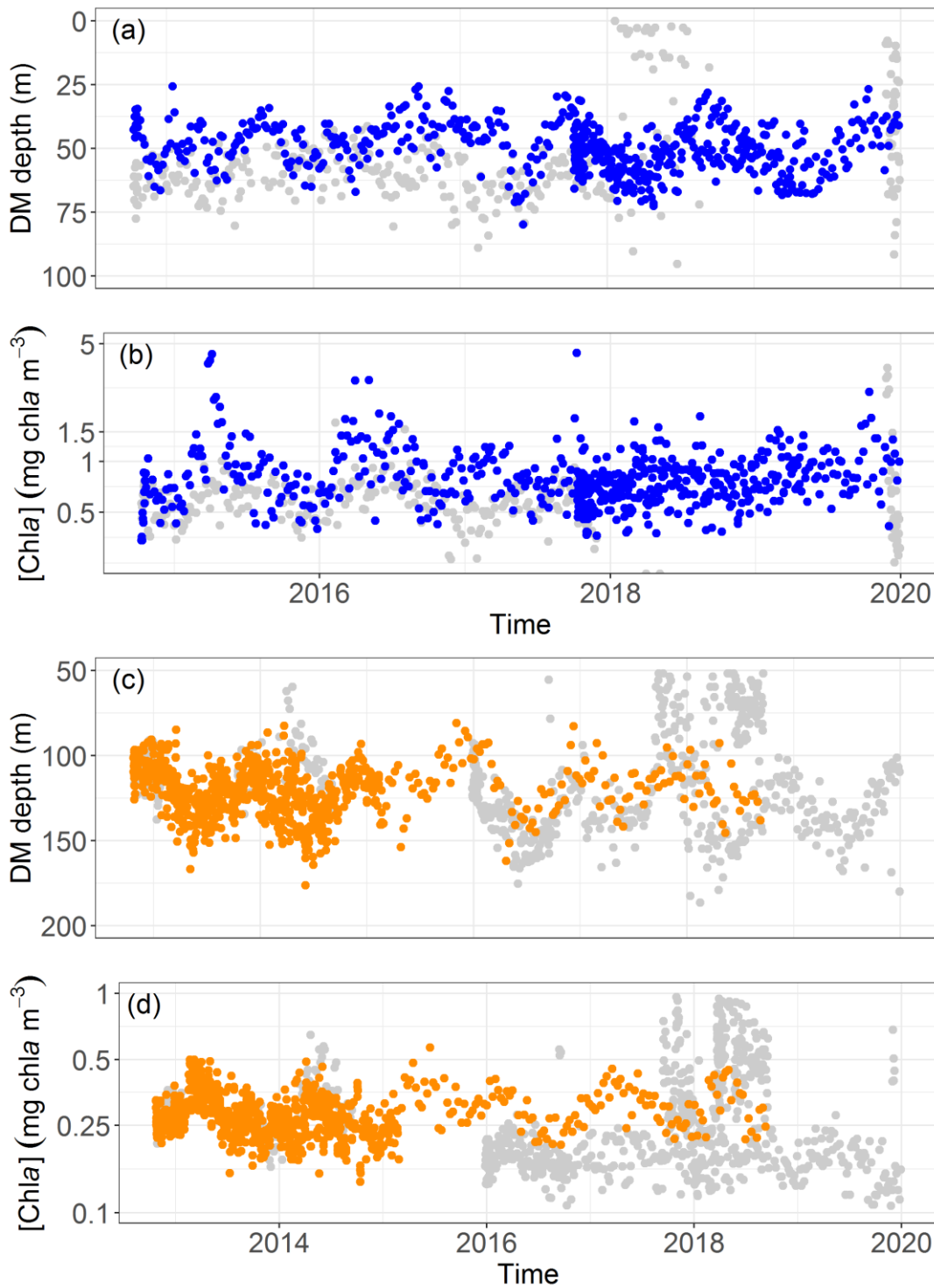


Figure S15. Time series of (a, c) DM depth and (b, d) [Chla] at DM depth for floats (a, b) in the NASTG, and (c, d) in the AEW. The colored points correspond to float profiles used in the time-series calculation for each region and that are most representative of the regional mean seasonal trends: WMO 6901175, 3902122, and 3902123 color-coded in blue for the AEW; 6901472, 6901473, and 6901474 color-coded in orange for the NASTG.

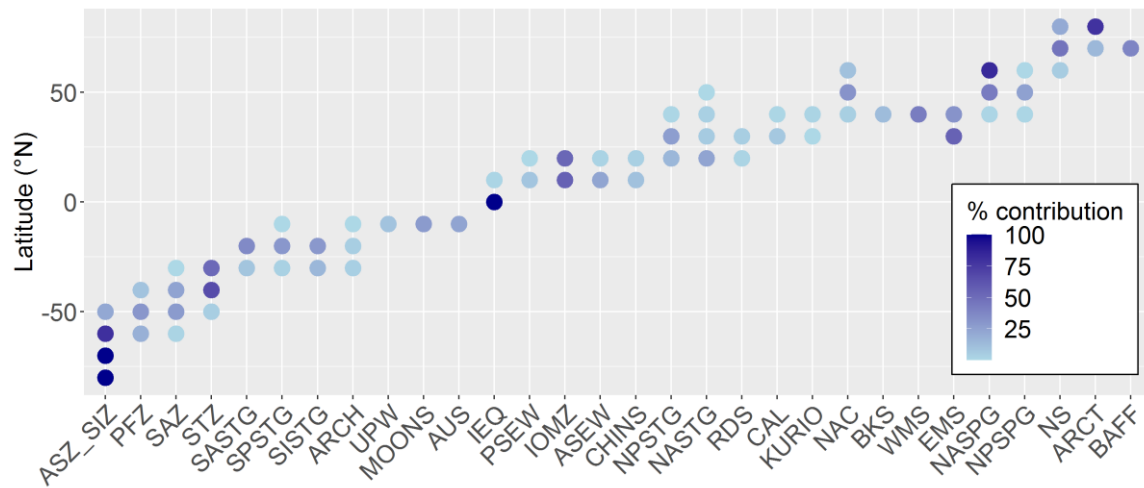


Figure S16. Percentage of the contribution made by each of the 28 regions to the 10°-latitudinal profile groups.

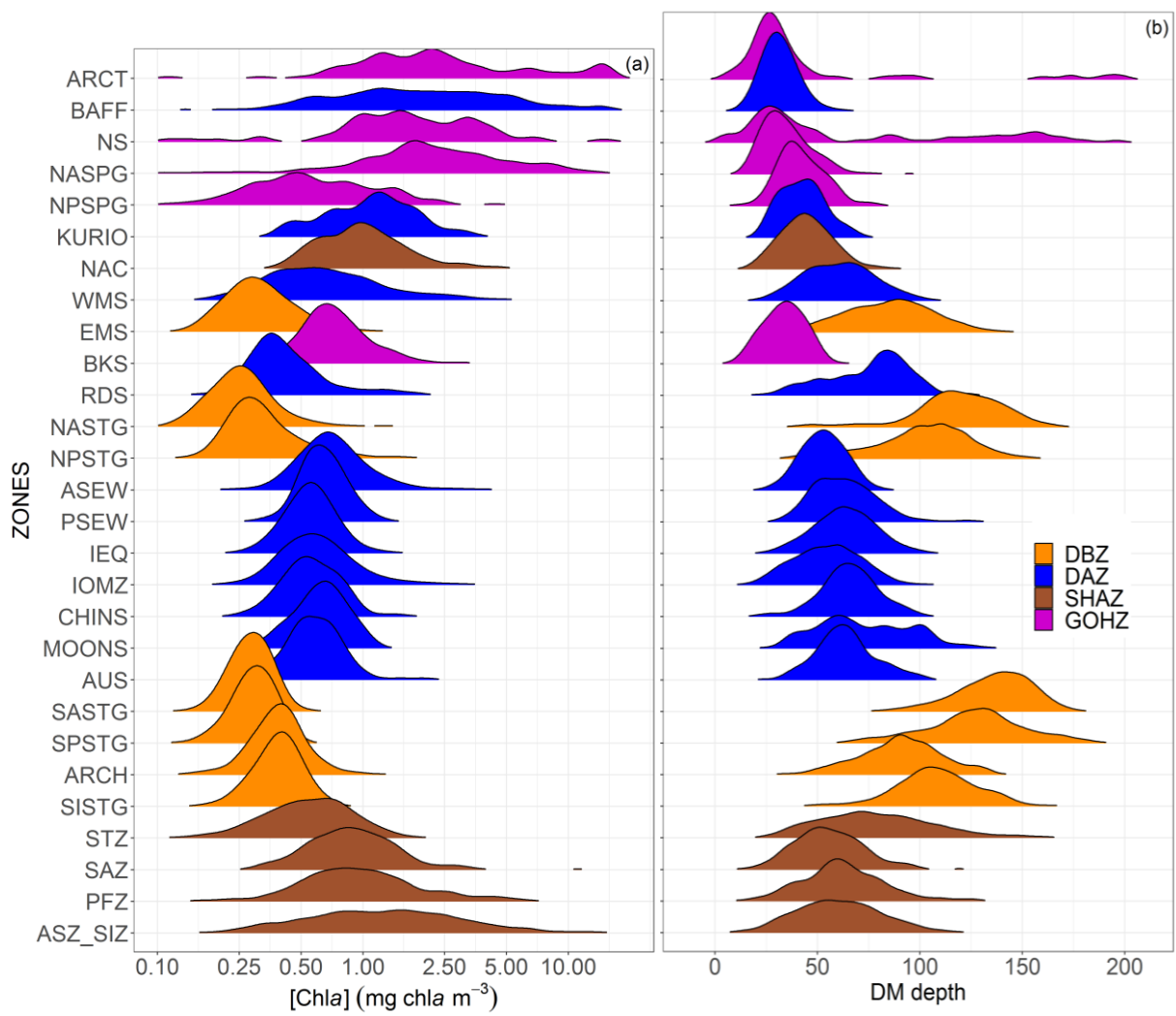


Figure S17. Distribution of [Chla] at (a) DM depths and (b) DM depths per region classified into similar cluster groups.

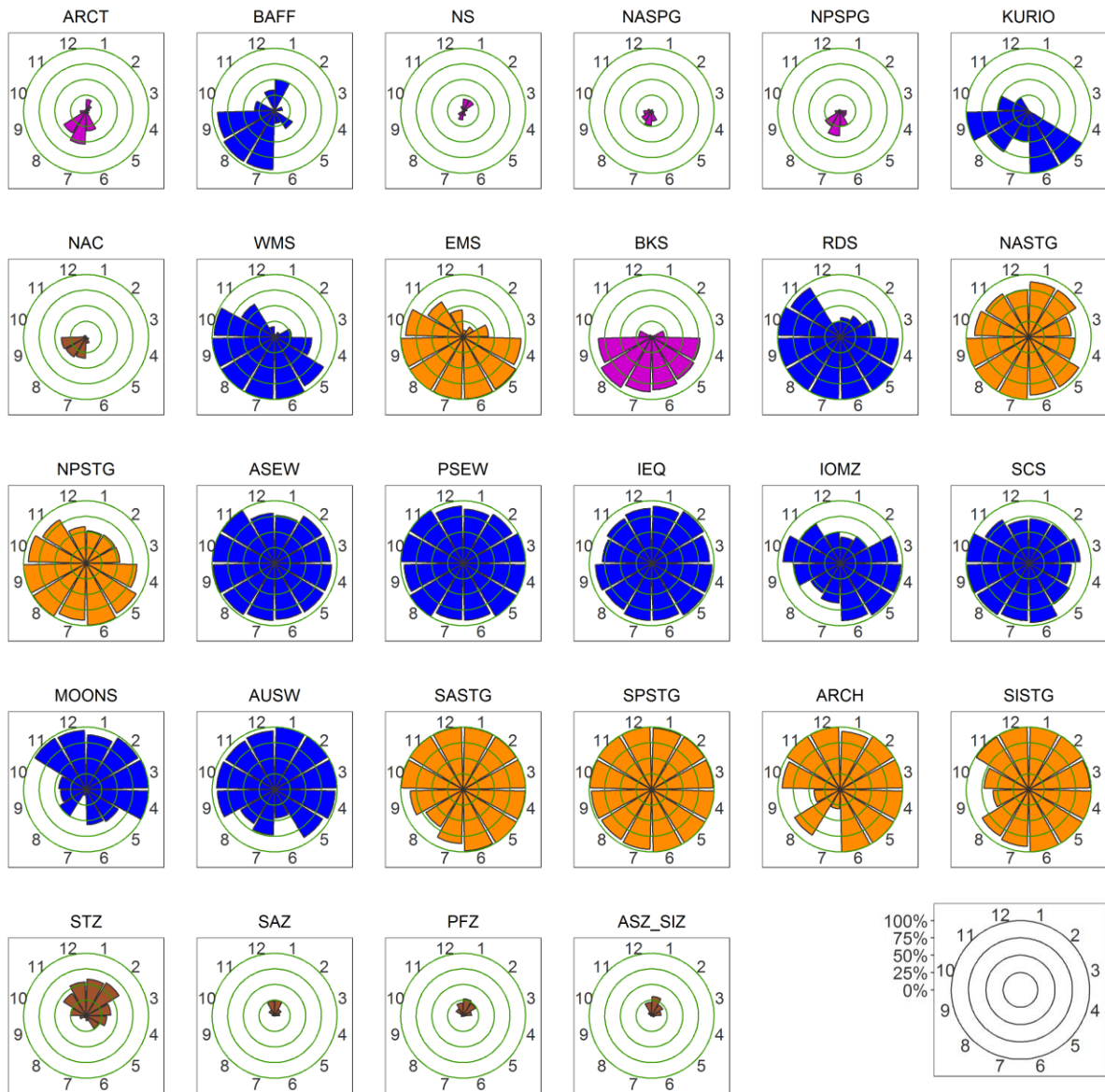


Figure S18. Monthly occurrence of DM profiles per region classified into similar cluster groups. SHAZ: purple; GHOZ: brown; DAZ: orange; DBZ: blue.

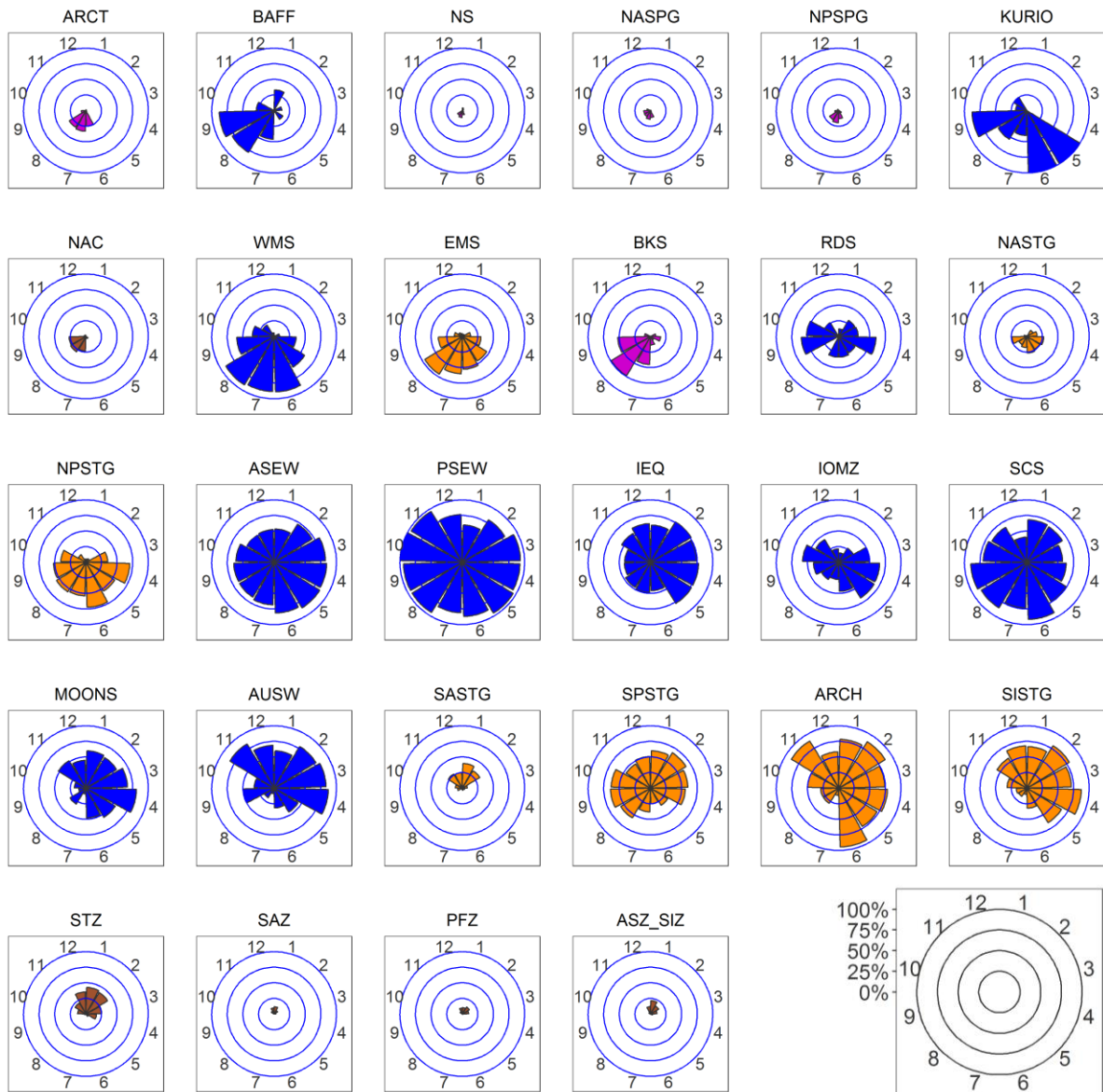


Figure S19. Monthly occurrence of DBM profiles per region classified into similar cluster groups. SHAZ: purple; GHOZ: brown; DAZ: orange; DBZ: blue.

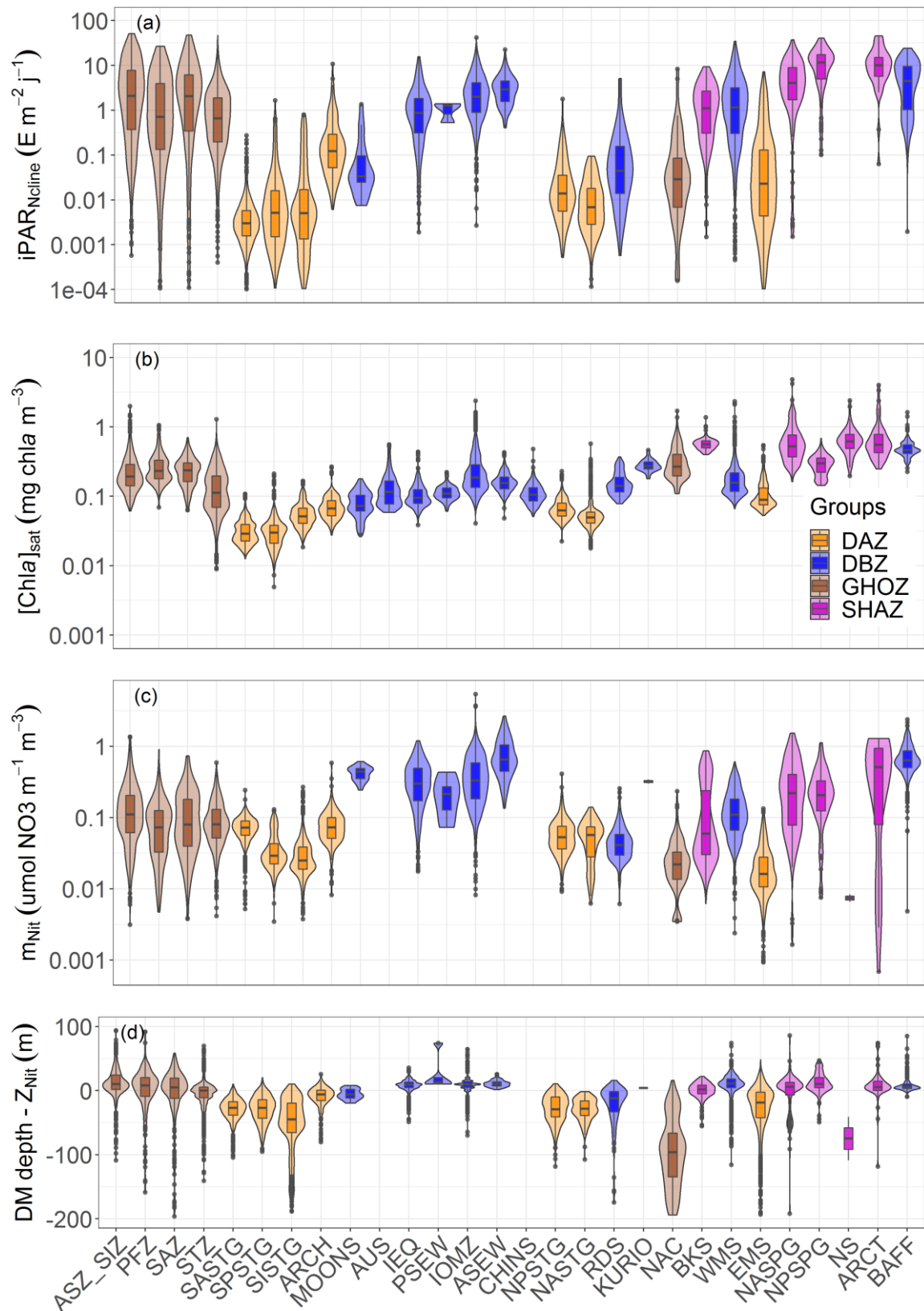


Figure S20. Quartile diagrams and density plots of DM-profile environmental characteristics according to each region of the four cluster groups: (a) iPAR at the nitracline depth, (b) surface [Chl a]_{sat} from satellite observations, (c) steepness of the nitracline, and (d) difference between the DM and the nitracline depths.

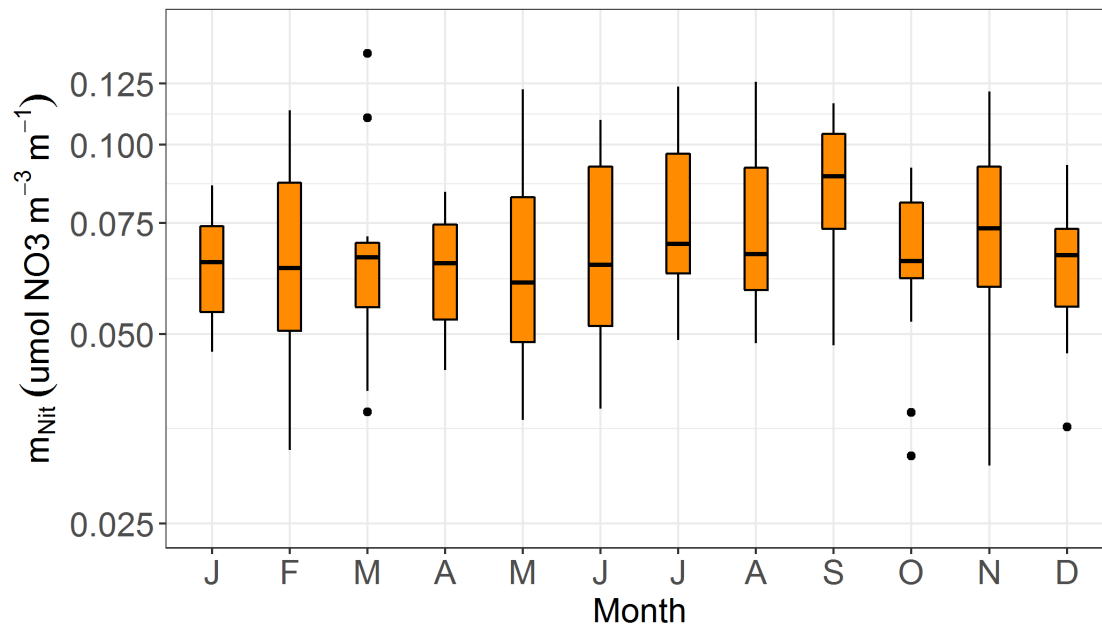


Figure S21. Mean nitracline steepness (m_{nit}) per Northern Hemisphere-phased month (regardless of the year) for the NASTG-region DM profiles.

Matériel Auxiliaire de l'article - Chapitre 4 :
Impact of mesoscale eddies on Deep Chlorophyll Maxima

**IMPACT OF MESOSCALE EDDIES ON DEEP CHLOROPHYLL
MAXIMA**M. Cornec¹, R. Laxenaire², S. Speich³, and H. Claustre¹¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France² Center for Ocean-Atmospheric Prediction Studies, Florida State University, Tallahassee, FL, USA³ Laboratoire de Météorologie Dynamique, LMD-IPSL, UMR 8539, Ecole Polytechnique, ENS, CNRS, Paris, France**Contents of this file**

Text S1

Figures S1 to S10

Tables S1 to S4

Introduction

This supporting information:

- gives the definitions and units of the acronyms used in the present study (**Table S1**);
- informs on the number of profiles for each type (DAM, DBM, or NO) per 20°-latitude band used for Fig.1 (**Table S2**);
- shows the map of annual occurrences (**Figure S1**) of AC and C eddies (edge and core, and core only);
- presents and discusses the differences in the percentages of eddy occurrence (by polarity and section) between BGC-Argo profile sampling (Fig.1) and TOEddies climatologies per 20°-latitude band (**Text S1** and **Figure S2**);
- shows the profile distribution in the 14 regions of stratified latitudes (**Figure S3**) and defines their acronyms (**Table S3**);
- provides a detailed profile repartition for each stratified region as a function of their type (DAM, DBM, NO), and as a function of their location with respect to eddy polarity and section (C_{core} , C_{edge} , Ext., AC_{core} , and AC_{edge}) (**Table S4**);
- details the global percentages of DAM and DBM profiles within the C_{edge} and AC_{edge} to complement Figure 2 (**Figure S4**), and the anomalies of DCM characteristics and

environmental parameters for the C_{edge} and AC_{edge} sections to complement Figure 4 (**Figure S6**);

- shows the anomalies of satellite-observed $[Chla]$ and of \overline{iPAR}_{ML} for profiles without DCMs compared to profiles with DCMs, inside C eddies, during the winter period (**Figure S5**). Anomalies are calculated for each region of the stratified latitudinal bands (30°S-50°N). $[Chla]$ observed by satellite ($[Chla]_{\text{sat}}$) is provided by matching BGC-Argo profiles with L3S $[Chla]$ products from the Ocean Colour-Climate Change Initiative v4.0 database merging observations from MERIS, MODIS, VIIRS and SeaWiFs, at a monthly and 4x4-km-pixel resolution (<ftp://oc-cci-data:ELaiWai8ae@oceancolour.org/occci-v4.2/>);
- shows the mean DCM characteristics for $[Chla]_{\text{DCM}}$, $b_{bp[\text{DCM}]}$, DCM depth, $iPAR_{\text{Nit}}$, $iPAR_{ML}$, MLD, and Z_{Nit} of profiles outside eddy influence in stratified regions (**Figure S7 and S8**), and details their anomalies as a function of their position in relation to the eddy (C_{core} , C_{edge} , Ext., AC_{core} , and AC_{edge} , **Figure S9 and S10**).

Table 1. Acronyms, definitions and units.

Symbol	Definition	Unit
AC	AntiCyclonic eddy	
AC _{core}	Core section of Anticyclonic eddy	
AC _{edge}	Edge section of AntiCyclonic eddy	
ATD	Absolute Dynamical Topography	
b_{bp}	particulate backscattering coefficient	m^{-1}
b_{bpDCM}	particulate backscattering coefficient at the DCM depth	m^{-1}
BGC	BioGeoChemical	
C	Cyclonic eddy	
C _{core}	Core section of Cyclonic eddy	
C _{edge}	Edge section of Cyclonic eddy	
[Chl <i>a</i>]	Chlorophyll- <i>a</i> concentration	mg chl <i>a</i> m ⁻³
[Chl <i>a</i>] _{DCM}	Chlorophyll- <i>a</i> concentration at the DCM depth	mg chl <i>a</i> m ⁻³
CTD	Conductivity Temperature Density	
DAM	Deep Acclimation Maximum	
DBM	Deep Biomass Maximum	
DCM	Deep Chlorophyll Maximum	
EXT	Zone outside of eddy influence	
iPAR	Daily integrated PAR	E m ⁻² d ⁻¹
iPAR _{Nit}	iPAR at the nitracline depth	E m ⁻² d ⁻¹

\overline{iPAR}_{ML}	Mean iPAR in the Mixed Layer	$E \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
K_d	PAR diffuse attenuation coefficient	m^{-1}
ML	Mixed Layer	
MLD	Mixed Layer Depth	m
NRT	Near Real Time	
RT	Real Time	
SSH	Sea Surface Height	
Z_{Nit}	Nitracline depth	m
Z_{DCM}	DCM depth	m

Table S2. Number of profile types (NO, DAM and DBM) per 20°-latitude band

<i>LAT</i>	<i>DAM</i>	<i>NO</i>	<i>DBM</i>	<i>TOTAL</i>
60°S	348	12106	665	13119
40°S	1221	10363	1670	13254
20°S	2987	542	1751	5280
0°	810	512	1645	2967
20°N	3847	1683	3756	9286
40°N	3178	4601	3457	11236
60°N	346	5933	860	7139
<i>TOTAL</i>	12737	35740	13804	62281

Table S3. Abbreviations used for stratified regions.

<i>ABBREVIATION</i>	<i>REGION</i>
NASTG	North Atlantic Subtropical Gyre
NPSTG	North Pacific Subtropical Gyre
ASEW	Atlantic Subequatorial Waters
PSEW	Pacific Subequatorial Waters
SPSTG	South Pacific Subtropical Gyre
SASTG	South Atlantic Subtropical Gyre
SISTG	South Indian Subtropical Gyre
IEQ	Indian Equatorial waters
IOMZ	Indian Oxygen Minimum Zones (Arabian Sea and Bengal Bay)
AUSW	Australian waters
MOONS	Monsoon zone
SCS	South China Sea
WMS & EMS	Western & Eastern Mediterranean Sea

Table S3. Number of profiles per eddy section (C_{core} , C_{edge} , $Ext.$, AC_{core} , and AC_{edge}) and profile type (NO, DAM and DBM) for each stratified region.

<i>REGION</i>	<i>C_{core}</i>			<i>C_{edge}</i>			<i>Ext.</i>			<i>AC_{edge}</i>			<i>AC_{core}</i>		
	<i>NO</i>	<i>DAM</i>	<i>DBM</i>	<i>NO</i>	<i>DAM</i>	<i>DBM</i>	<i>NO</i>	<i>DAM</i>	<i>DBM</i>	<i>NO</i>	<i>DAM</i>	<i>DBM</i>	<i>NO</i>	<i>DAM</i>	<i>DBM</i>
<i>WMS</i>	261	148	397	76	30	65	885	506	883	18	26	29	40	42	73
<i>EMS</i>	262	350	294	68	67	50	760	1256	896	71	98	13	91	117	23
<i>NASTG</i>	4	116	51	6	88	10	28	821	87	1	69	6	5	121	5
<i>NPSTG</i>	23	59	124	9	27	57	127	554	465	38	59	53	139	134	82
<i>ASEW</i>	4	19	86	2	25	64	68	166	454	1	8	22	2	14	33
<i>PSEW</i>	4	2	28	3	2	12	81	44	214	2	3	24	5	7	45
<i>IEQ</i>	13	26	86	3	29	64	163	523	977	7	22	46	3	35	54
<i>IOMZ</i>	137	181	307	92	66	108	846	1034	1219	74	97	102	183	223	219
<i>CHINS</i>	1	1	44	1	0	15	29	19	206	5	2	21	5	2	23
<i>SASTG</i>	7	64	14	1	32	4	59	1073	205	8	41	6	1	79	22
<i>SPSTG</i>	3	80	111	2	32	37	14	481	393	1	28	34	2	65	50
<i>SISTG</i>	1	33	89	0	14	34	24	369	264	22	37	12	230	346	112

Text S1. Comparison of eddy sampling by the BGC-Argo database and the TOEddies climatologies.

The occurrence of eddies as sampled by BGC-Argo floats was compared to that by the TOEddies climatologies (Fig. S1 and S2). The proportion of eddies from the BGC-Argo database is globally coherent with that from the climatologies (under 10% difference), despite a general overrepresentation of eddies (29.1% of the profiles are within eddies while the climatologies present a mean global occurrence of 25.7%). The highest oversamplings are found in the 30°N-50°N and 10°S-30°S bands (C and AC respectively 8.1% and 8.7% more often sampled by BGC-Argo profiles, Fig.S2). The global overestimation and latitudinal differences in BGC-Argo float sampling can be attributed to more intense sampling of floats within hot-spot regions of eddy occurrence (*e.g.* the Mediterranean Sea and the Kuroshio system in the 30-50°N: Pujol & Larnicol, 2005; Qiu & Chen, 2005), and also to dedicated missions (*e.g.* float deployment within an AC core at 25°S in the Leeuwin Current: Mao et al., 2019). In TOEddies, eddy occurrence is greater at 20° and 40° in both hemispheres (~15% for each polarity) and decreases at the equator (10% for each polarity at 0°). Climatologies also show that the global occurrence of C and AC mesoscale eddies is equivalent (yearly mean of 13.1% and 12.7% of the ocean surface). For both C and AC, the core represents ~70% of an eddy's section, thus justifying our study's focus on this particular section.

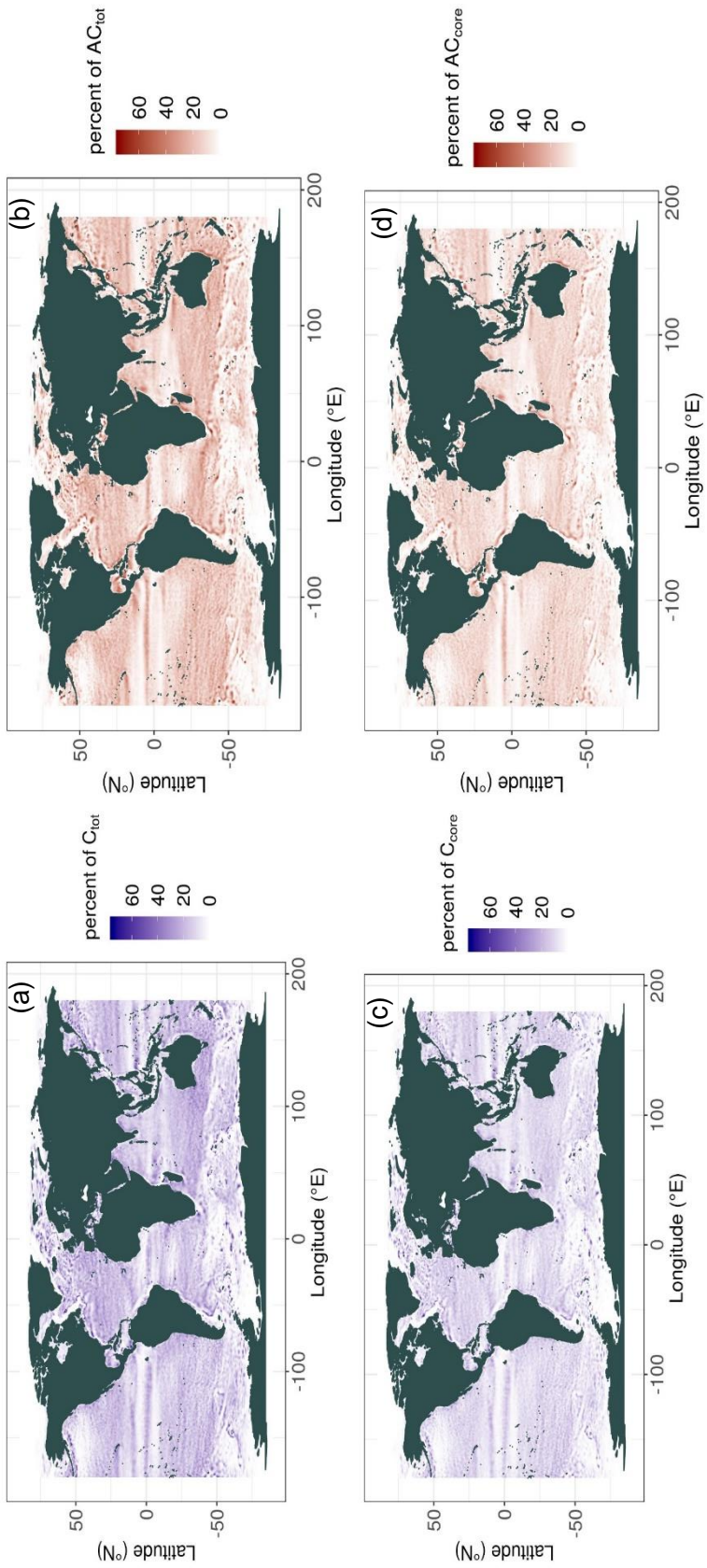


Figure S1. Annual occurrence maps of C_{tot} (core and edge) (a), AC_{tot} (core and edge) (b), C_{edge} (c) and AC_{edge} (d) calculated as a mean of the monthly occurrence in TOEddies climatologies.

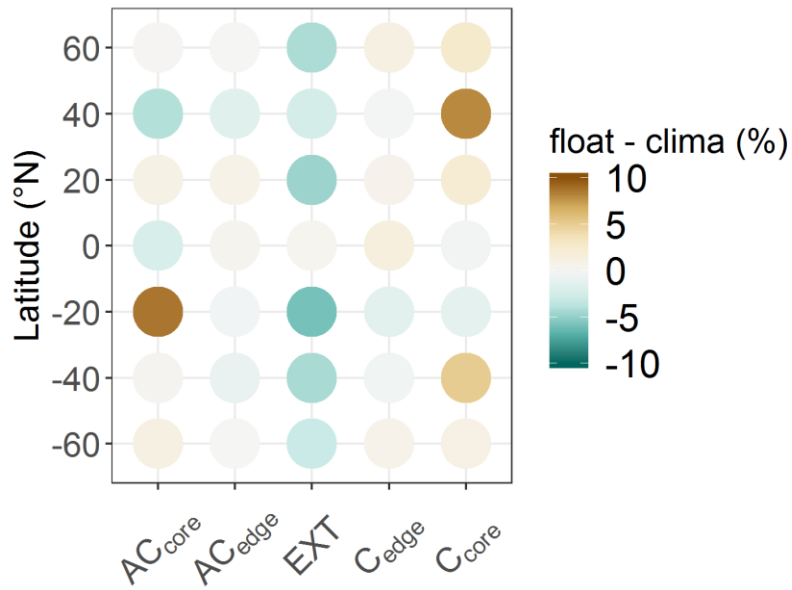


Figure S2. Differences in the percentages of occurrences of eddy polarities and sections per 20°-latitude band between BGC-Argo profiles (Fig.1) and mean annual TOEddies climatologies.

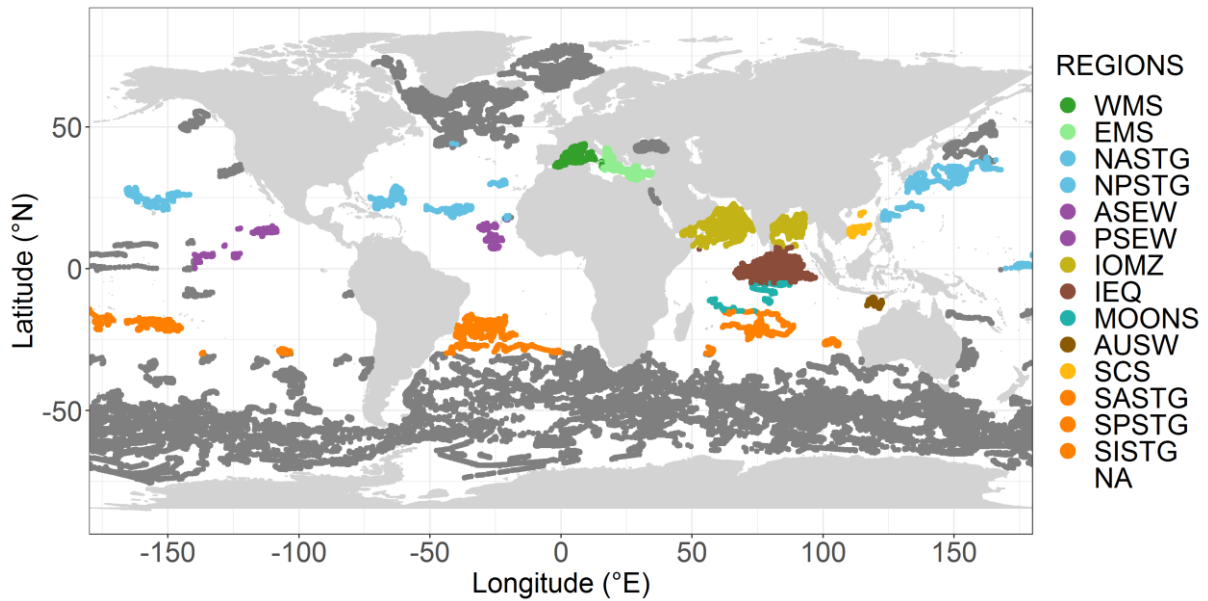


Figure S3. Map of BGC-Argo profiles used for this study with the regions typical of quasi-permanent stratified systems in color. Acronyms are defined in Table S2.

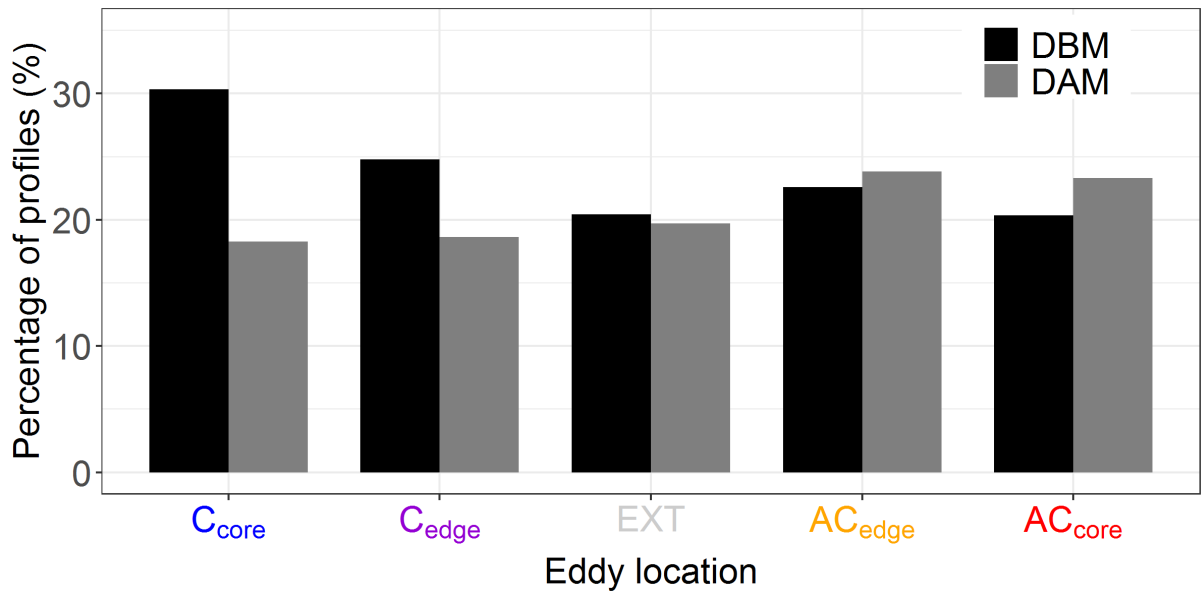


Figure S4. Percentages of DCM profile-type (*i.e.* DAM and DBM) distributions as a function of their location with respect to eddy types and sections (*i.e.* C_{core} , C_{edge} , outside eddy influence, AC_{core} , and AC_{edge}).

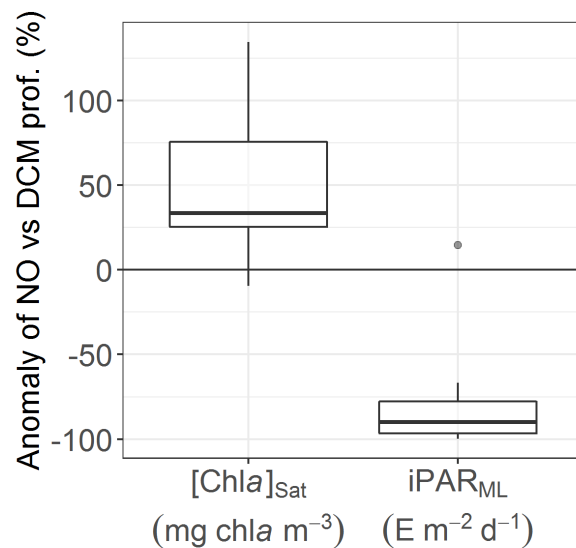


Figure S5. Quartile diagrams of the anomalies of the $[Chla]$ observed by satellite and the $iPAR_{ML}$ for the profiles presenting no DCM within C_{core} being compared to the profiles presenting a DCM within C_{core} and during the winter period (*i.e.* December, January, and February), for the stratified regions (within the 30°S-50°N band).

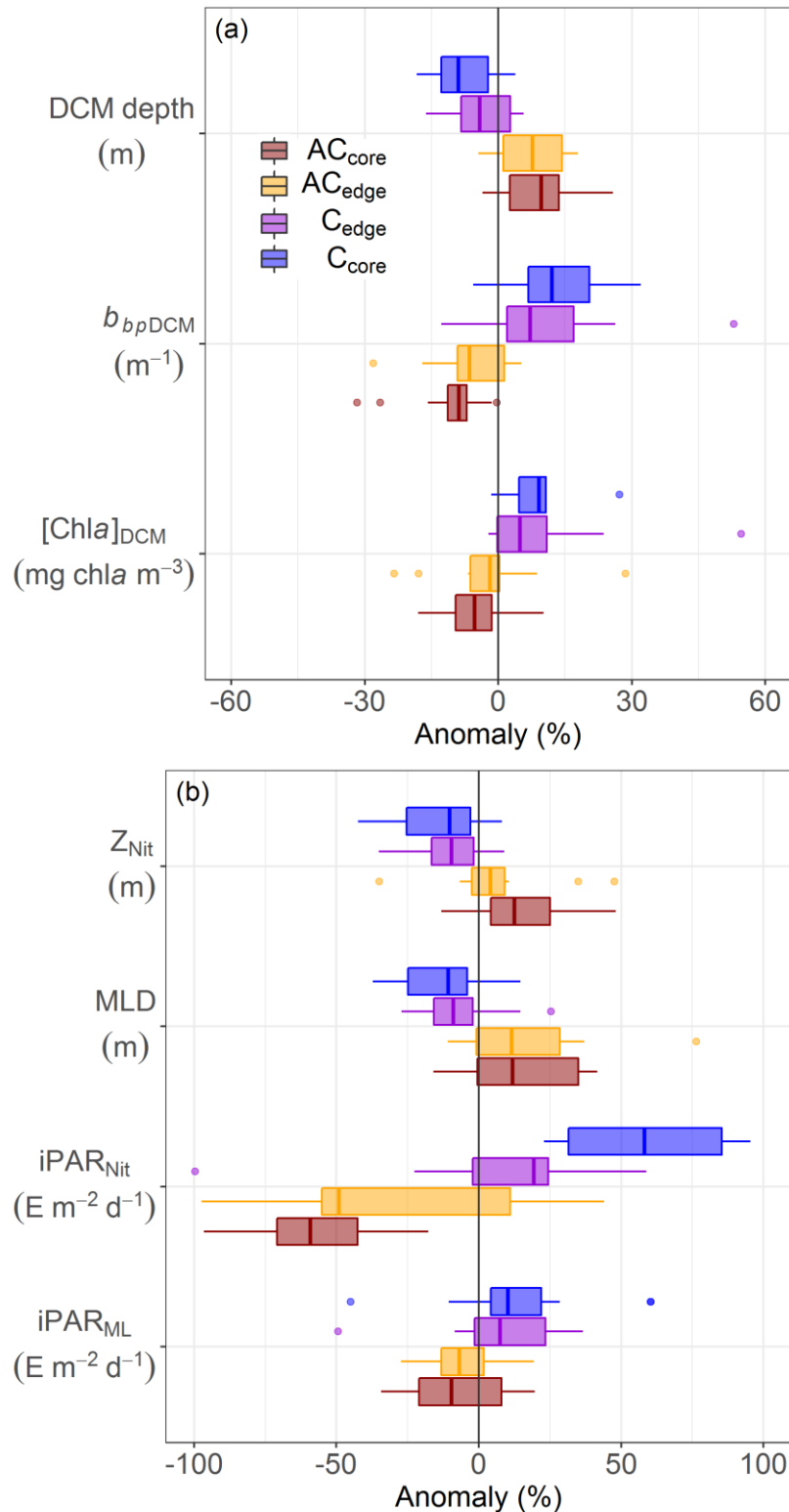


Figure S6. Quartile diagrams of regional anomalies of DCM profile characteristics (a) and environmental parameters (b) within the 30°S-50°N band as a function of their location with respect to the eddy polarity and section (*i.e.* AC core, AC edge, C edge, and C core, all four locations being compared to the parameters outside eddy influence, *i.e.* EXT). Note that for the seven descriptors, the variables are significantly different between the AC and the C locations, but not between two sections of the one polarity (Mann Whitney test).

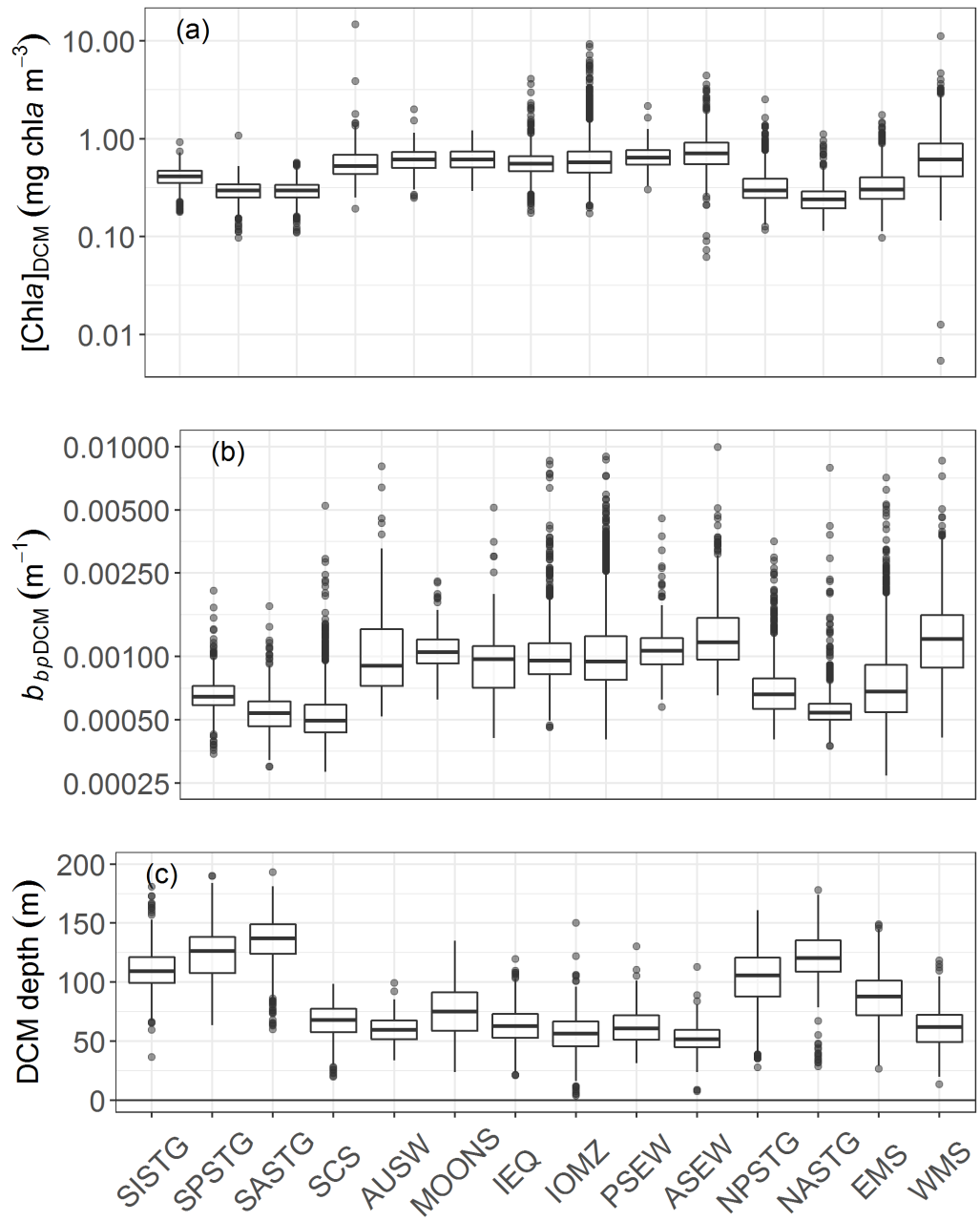


Figure S7. Quartile diagrams of the $[\text{Chla}]_{\text{DCM}}$ (a), $b_{bp[\text{DCM}]}$ (b), and DCM depth (c) for profiles outside eddy influence in stratified regions. Acronyms are defined in Table S2.

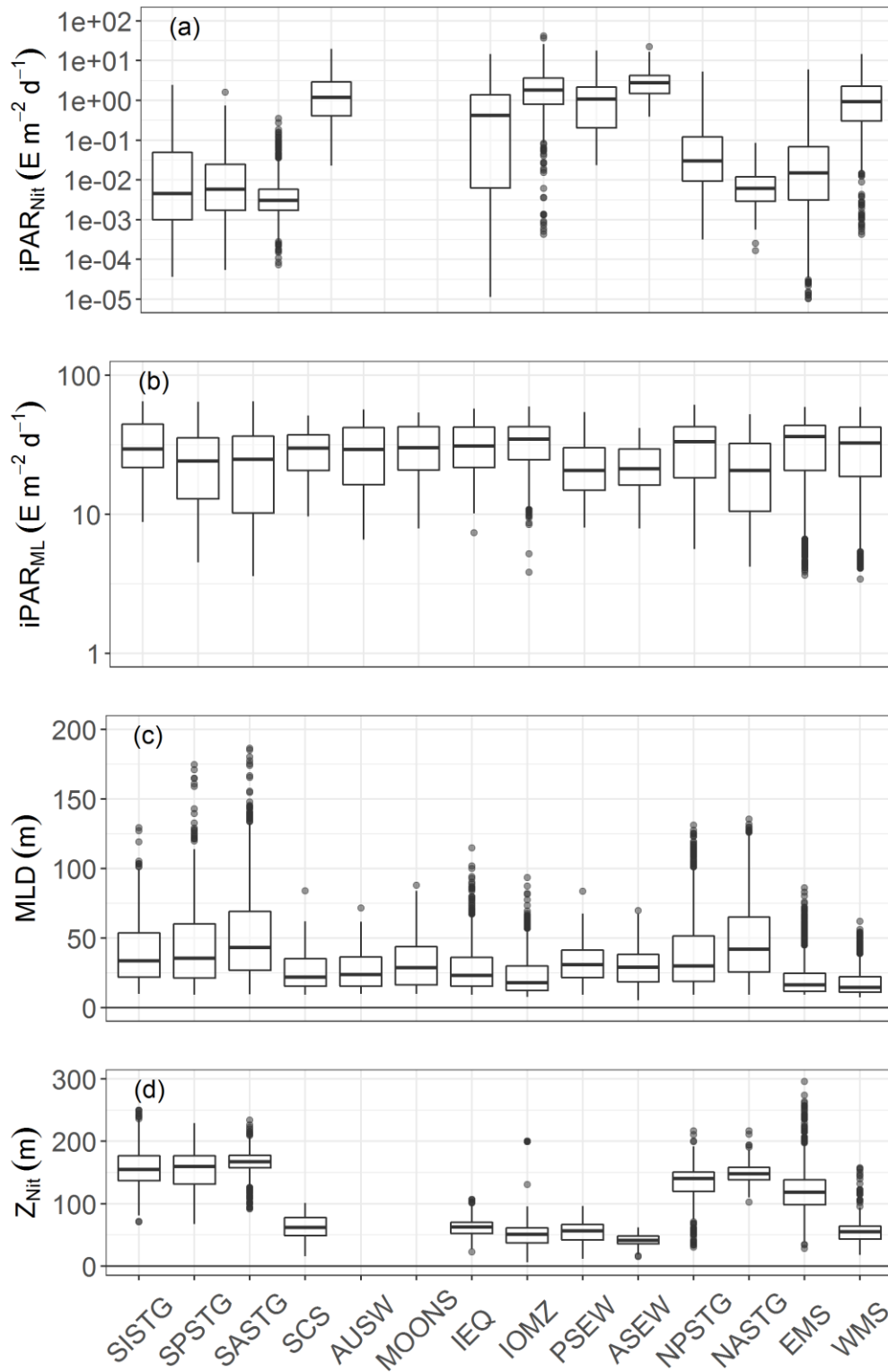


Figure S8. Quartile diagrams of the $iPAR_{Nit}$ (a), $iPAR_{ML}$ (b), MLD (c), and Z_{Nit} (d) for profiles outside eddy influence in stratified regions. Acronyms are defined in Table S2.

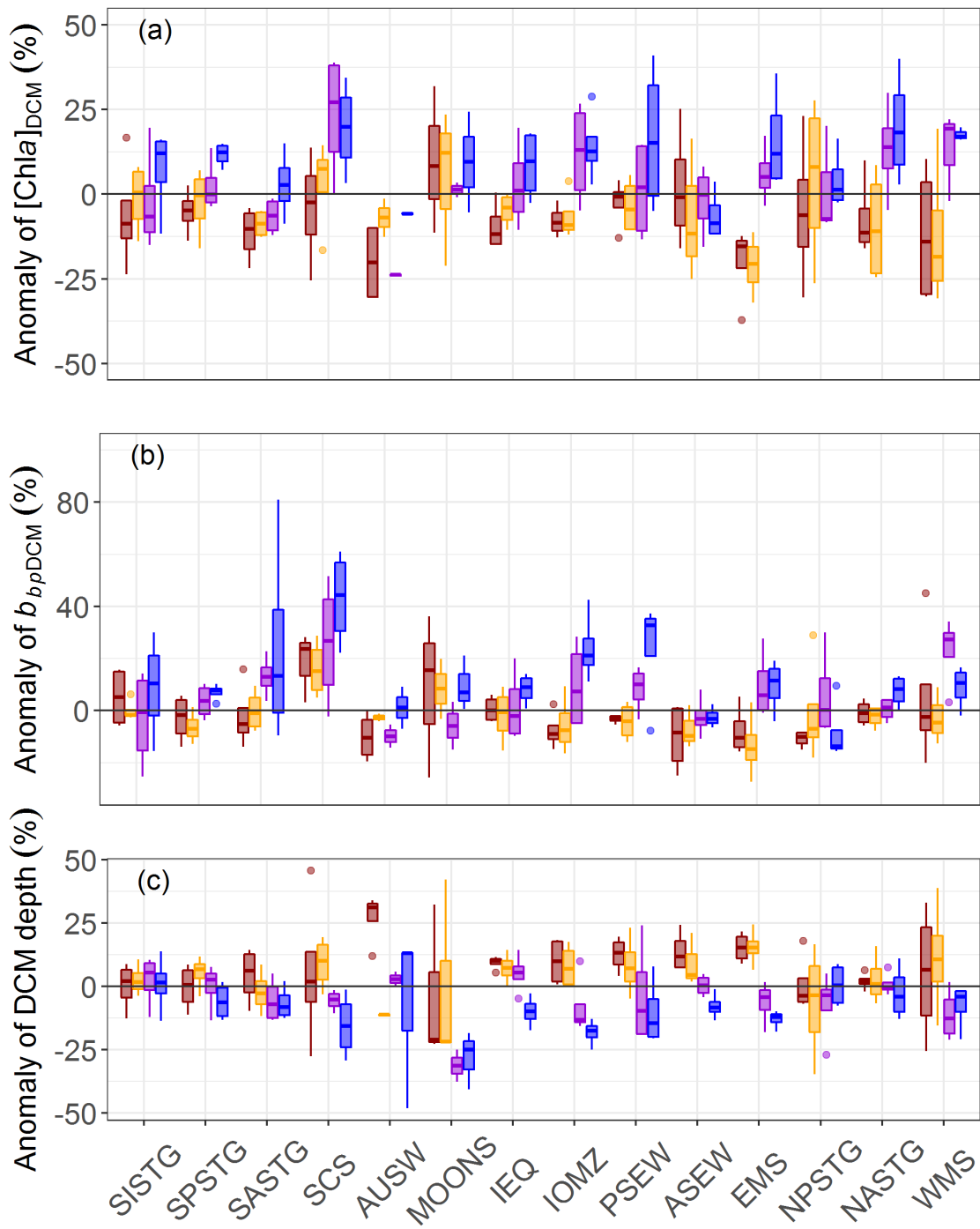


Figure S9. Quartile diagrams of the $[Chla]_{DCM}$ (a), b_{bpDCM} (b), and DCM depth (c) for profiles outside eddy influence in stratified regions. Acronyms are defined in Table S2.

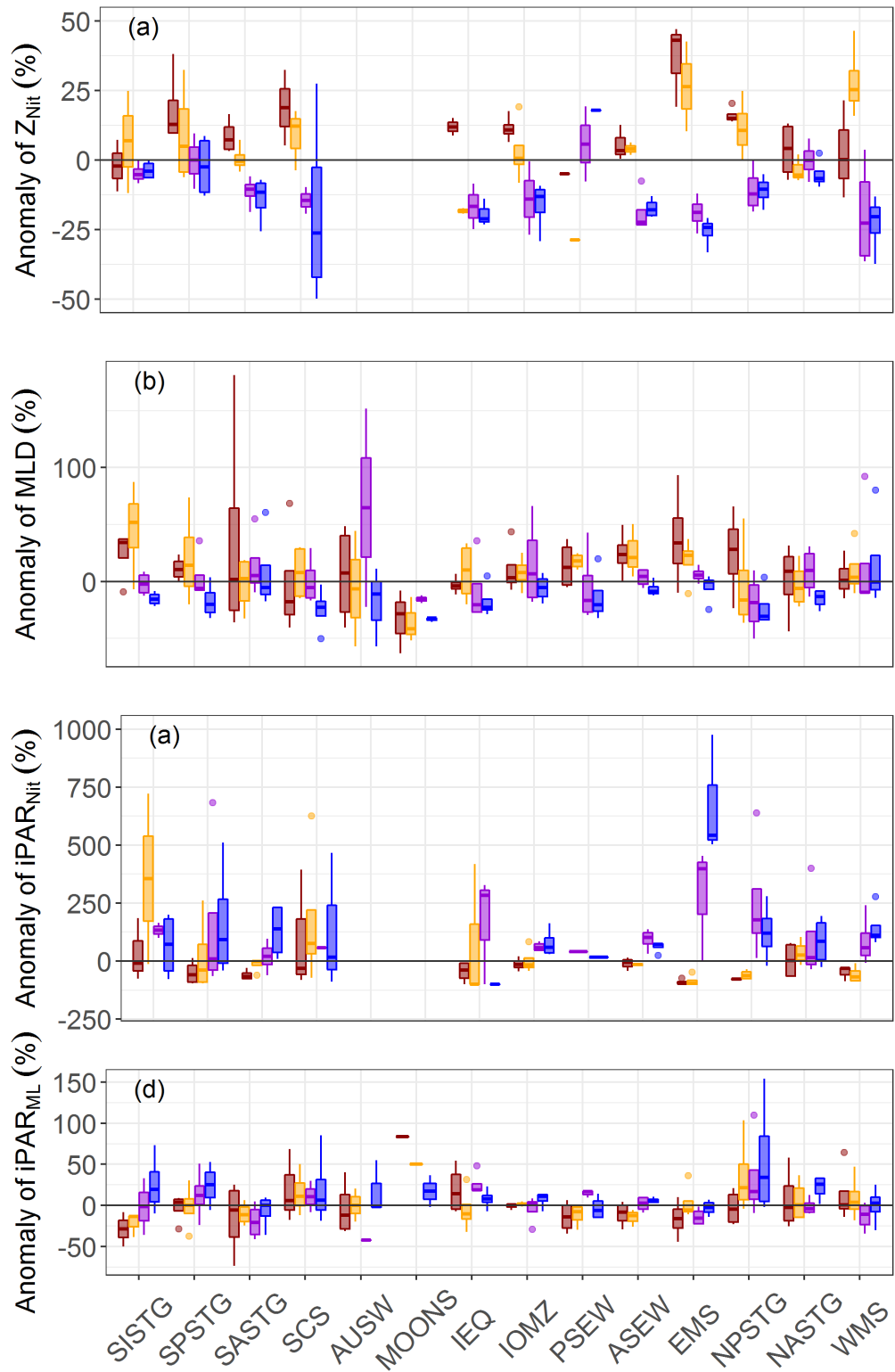


Figure S10. Quartile diagrams of the $iPAR_{Nit}$ (a), $iPAR_{ML}$ (b), MLD (c), and Z_{Nit} (d) the profiles outside eddy influence in stratified regions. Acronyms are defined in Table S2.

Matériel Auxiliaire de l'article - Chapitre 5 :
On the impact of Deep Chlorophyll Maxima on net primary
production and its modelling

On the impact of Deep Chlorophyll Maxima on net primary production and its modelingM. Cornec¹ and H. Claustre¹¹ CNRS & Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France**Contents of this file**

Figures S1 to S4

Tables S1

Text S1

Introduction

This supporting information:

- shows the regionalization of the BGC-Argo profiles in 28 regions of the global ocean (**Figure S1**).
- provides the monthly percentage of DCM profile occurrence for the 28 regions of the global ocean (estimated from Cornec *et al.*, 2020a; **Table S1**).
- shows the vertical profiles of [Chl a] and verticals profiles of backscattering coefficients (b_{bp}) as measured by BGC-Argo floats, and as estimated by the MB89 and the U06 methods for the 28 regions of the global ocean (**Figure S2 and Figure S3**).
- details the PP anomalies in the Z_{pd} - Z_{cu} layer for DCM profiles within mesoscale eddies (cyclonic and anticyclonic eddies), as opposed to DCM profiles outside eddy influence, for permanently stratified regions (**Figure S4**).
- explains the calculation of the oceanic surface between 15°S and 15°N from satellite observations (**Text S1**).

Table S1. Monthly occurrence of DCM profiles per region

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>ARCT</i>	19	13	8	0	5	30	52	41	10	0	2	2
<i>BAFF</i>	44	0	12	11	33	20	94	95	91	32	0	21
<i>NS</i>	20	20	7	1	2	10	16	10	1	0	0	7
<i>NASPG</i>	2	3	1	2	5	18	24	19	13	6	0	0
<i>NPSPG</i>	0	0	1	10	10	22	37	27	8	2	3	0
<i>NAC</i>	1	0	0	0	5	10	38	38	40	7	3	3
<i>KURIO</i>	0	0	0	0	29	55	57	73	96	48	25	0
<i>NASTG</i>	88	88	70	74	90	90	99	100	100	87	81	76
<i>NPSTG</i>	56	56	64	84	95	98	92	99	100	91	81	58
<i>WMS</i>	5	9	28	62	92	99	100	100	100	97	62	16
<i>EMS</i>	10	19	38	90	99	100	100	100	100	92	67	43
<i>BKS</i>	1	3	26	77	77	85	90	95	87	21	4	0
<i>RDS</i>	31	39	50	93	100	100	100	100	100	100	93	22
<i>ASEW</i>	76	89	89	97	100	100	100	98	100	100	99	78
<i>PSEW</i>	59	67	84	91	89	81	88	85	90	81	74	79
<i>IOMZ</i>	42	50	91	98	97	92	65	54	75	91	74	50
<i>IEQ</i>	91	97	93	96	95	92	90	87	87	79	83	89
<i>CHINS</i>	71	72	82	68	76	95	92	96	98	100	82	69
<i>MOONS</i>	88	97	95	96	73	75	46	78	47	44	96	95
<i>AUS</i>	100	100	100	97	90	45	73	64	92	93	92	94
<i>ARCH</i>	93	100	100	100	100	90	31	86	42	93	100	100
<i>SASTG</i>	99	99	100	99	100	96	84	66	83	100	99	99
<i>SPSTG</i>	99	99	98	100	99	100	92	90	97	99	100	100
<i>SISTG</i>	100	100	98	100	100	100	91	87	58	72	99	100
<i>STZ</i>	59	61	42	36	25	8	3	4	10	24	42	54
<i>SAZ</i>	24	12	8	1	1	0	0	1	1	4	11	24
<i>PFZ</i>	28	23	13	2	1	1	0	0	3	4	14	20
<i>ASZ_SIZ</i>	31	21	14	4	1	1	0	1	1	2	6	22

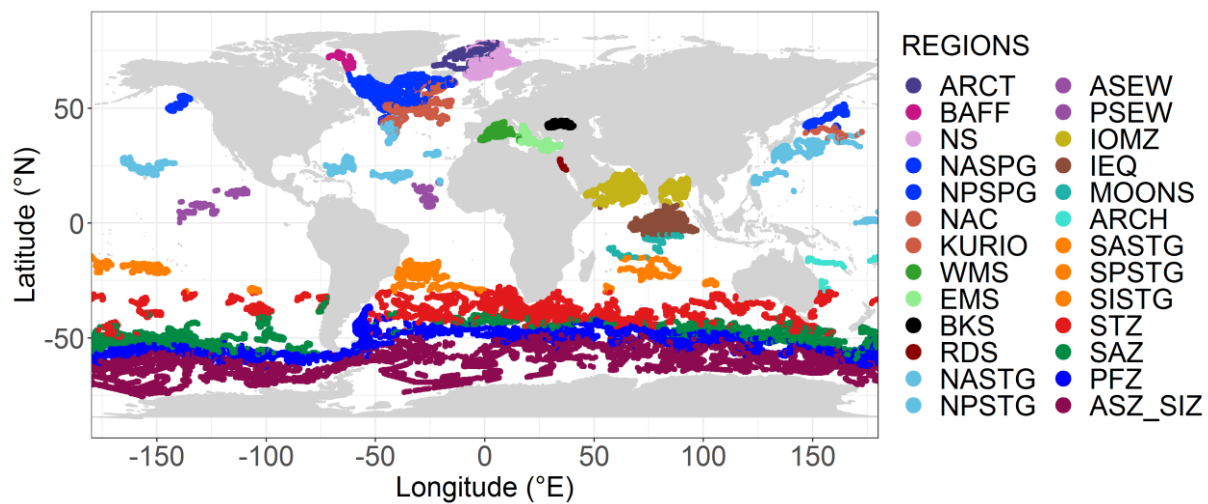


Figure S1. Global map of profiles used for the study and regionalisation

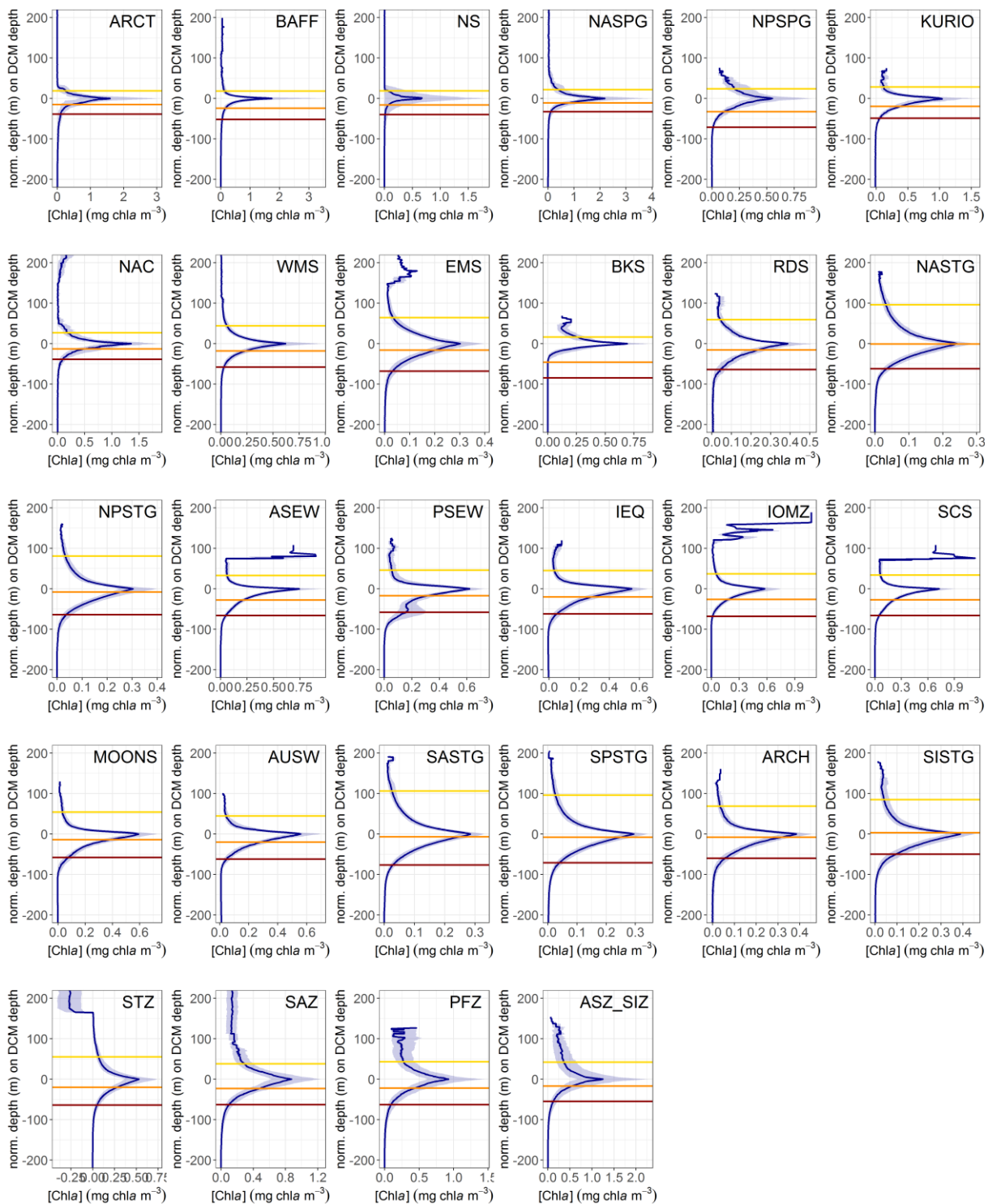


Figure S2. Median, first and third quartile of the vertical profiles of [Chla] profiles as measured by the BGC-Argo floats normalized by the DCM depth per region. Yellow, orange, and red lines correspond respectively to the mean regional Z_{pd} , Z_{eu} , and $Z_{eu1.5}$.

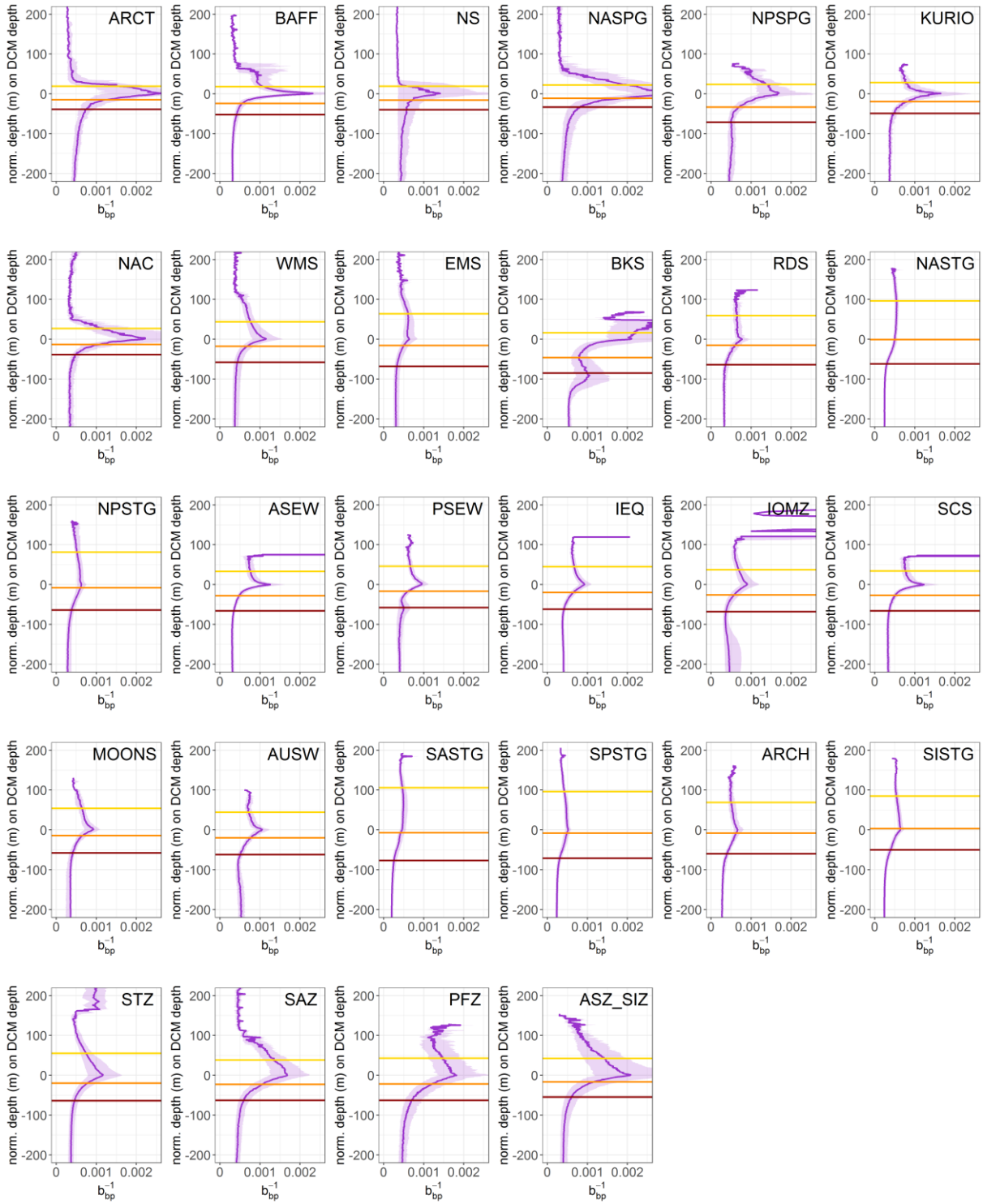


Figure S3. Median, first and third quartile of the vertical profiles of b_{bp} profiles as measured by the BGC-Argo floats normalized by the DCM depth per region. Yellow, orange, and red lines correspond respectively to the mean regional Z_{pd} , Z_{eu} , and $Z_{eu1.5}$.

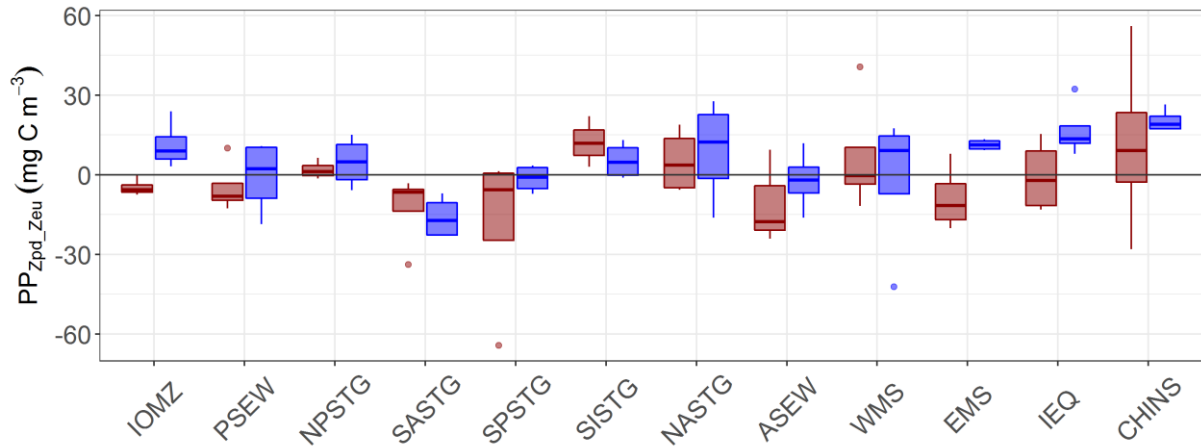


Figure S4. Quartile diagrams of PP anomalies from DCM profiles within the Z_{pd} - Z_{eu} layer in the 30°S - 50°N band as a function of their location in terms of eddy polarity (*i.e.* AC core and C core, all four locations being compared to the parameters outside eddy influence, *i.e.* EXT) for the regions within stratified systems.

Text S1. We estimated the surface area represented by the 15°S - 15°N band on the basis of a gridded world map of pixels at a 4×4 -km-pixel resolution (like the one used for remote-sensing products provided by the Ocean Colour-Climate Change Initiative, <ftp://oc-cci-data:ELaiWai8ae@oceancolour.org/occci-v4.2/>). Within those latitudes, the number of pixels corresponding to oceanic regions was converted into surface area (km^2). We found that the yearly surface area in mesotrophic waters corresponds to $101,795,000 \text{ km}^2$ within 15°S - 15°N (which corresponds to $\sim 28\%$ of the total ocean surface).

Article :

Detection of coccolithophore blooms with BioGeoChemical-Argo floats.

Terrats, L., Claustre, H., Cornec, M., Mangin, A, Neukermans, G.

Accepted in Geophysical Research Letters

Detection of coccolithophore blooms with BioGeoChemical-Argo floats

L. Terrats^{1,2}, H. Claustre¹, M. Cornec¹, A. Mangin² and G. Neukermans^{3,4}

¹ Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, F-06230, Villefranche-sur-Mer, France

² ACRI-ST, F-06904 Sophia Antipolis, France

³ Ghent University, Biology Department, MarSens Research Group, Krijgslaan 281 – S8, 9000 Ghent, Belgium

⁴ Flanders Marine Institute (VLIZ), InnovOcean site, Wandelaarkaai 7, 8400, Ostend, Belgium

Corresponding author: Louis Terrats (louis.terrats@gmail.com)

Key Points:

- We matched profiling float trajectories with ocean-colour satellite observations of coccolithophore blooms.
- Two simple bio-optical indices permitted successful identification of coccolithophore blooms from floats in the Southern Ocean.
- A method for identifying coccolithophore blooms at the global scale is proposed using regional thresholds of bio-optical float measurements.

Abstract

Coccolithophores (calcifying phytoplankton) form extensive blooms in temperate and subpolar oceans as evidenced from ocean-colour satellites. This study examines the potential to detect coccolithophore blooms with BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) floats, autonomous ocean profilers equipped with bio-optical and physicochemical sensors. We first matched float data to ocean-colour satellite data of calcite concentration to select floats that sampled coccolithophore blooms. We identified two floats in the Southern Ocean, which measured the particulate beam attenuation coefficient (c_p) in addition to two core BGC-Argo variables, Chlorophyll-*a* concentration ([Chl-*a*]) and the particle backscattering coefficient (b_{bp}). We show that coccolithophore blooms can be identified from floats by distinctively high values of (1) the b_{bp}/c_p ratio, a proxy for the refractive index of suspended particles, and (2) the $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ ratio, measurable by any BGC-Argo float. The latter thus paves the way to global investigations of environmental control of coccolithophore blooms and their role in carbon export.

Plain Language Summary

Coccolithophores are a group of phytoplankton that form an armour of calcite plates. Coccolithophores may form intense blooms which can be identified from space by so-called ocean-colour satellites, providing global images of the colour of the surface ocean. BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) floats, robots profiling down to 2000m with a variety of physicochemical and bio-optical sensors, present an increasingly attractive and cost-effective platform to study phytoplankton blooms and their impact on oceanic biogeochemical cycles. We show that coccolithophore blooms can be detected by BGC-Argo floats with high confidence, hence providing a new way to study them at the global scale as well as their role in sinking carbon.

1 Introduction

Detecting major phytoplankton groups is essential to improve our understanding of the global biogeochemical cycles. One such group is the coccolithophores, calcifying phytoplankton which form calcite platelets called coccoliths. The coccolithophore species *Emiliana huxleyi* forms extensive blooms in the temperate and subpolar surface ocean, characterized by detachment and overproduction of coccoliths in the bloom decline phase (Balch *et al.*, 1991, 1996). The accumulation of these high-refractive-index calcite particles increases the light backscattered from the ocean surface, and colours the water milky-turquoise (Holligan *et al.*, 1983).

Ocean-colour satellites can detect these milky-turquoise coccolithophore bloom waters and remote sensing algorithms have been set up to quantify the associated concentration of particulate inorganic carbon ([PIC] in mmol m^{-3}) (Balch *et al.*, 2005; Gordon *et al.*, 2001). Remotely sensed [PIC] has been used to investigate regional, seasonal, and interannual variabilities of coccolithophore blooms at global scale (Hopkins *et al.*, 2015, 2019), and to locate coccolithophore blooms to guide ship-based sampling (Garcia *et al.*, 2011). Ship-based measurements of coccolithophore blooms are valuable to calibrate satellite algorithms and investigate the influence of coccolithophore blooms on ocean biogeochemistry (Balch *et al.*, 2005, 2016; Garcia *et al.*, 2011). However, ship missions cover limited spatiotemporal scales and satellites are limited to surface waters and clear-sky conditions, creating observational gaps, particularly in high-latitude regions.

BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) floats, free-drifting autonomous ocean profilers equipped with bio-optical and physicochemical sensors, present an increasingly attractive platform to study environmental control and biogeochemical processes related to phytoplankton blooms (Lacour *et al.*, 2015; Mignot *et al.*, 2018; Briggs *et al.*, 2020). They provide observations at unparalleled temporal and vertical scales and fill observational gaps in undersampled regions, such as high-latitude waters (Claustre *et al.*, 2020). Among the core variables measured by BGC-Argo floats are the particulate backscattering coefficient (b_{bp} , in m^{-1}), a proxy for suspended particle concentration, and Chlorophyll-a fluorescence (FChl-*a*) from which one can derive the concentration of Chlorophyll-a ([Chl-*a*] in mg m^{-3}), the primary photosynthetic pigment in phytoplankton cells. Additionally, few floats are equipped with a beam transmissometer, which

measures the particulate beam attenuation coefficient (c_p , in m^{-1}), another proxy for suspended particle concentration.

The objective of this study is to examine if bio-optical measurements from BGC-Argo floats can be used to detect coccolithophore blooms. A first candidate optical property is the b_{bp}/c_p ratio, a proxy for the bulk refractive index of suspended particles (Twardowski et al., 2001). Indeed, ship-based studies have shown that the decline phase of *E. huxleyi* blooms is characterized by large concentrations of shed coccoliths (Balch et al., 1991), non-chlorophyllous, high-refractive-index particles, resulting in increased b_{bp}/c_p (Garcia et al., 2011). However, only a limited number of floats measure c_p . Therefore, we also examine the potential to identify blooms from a second candidate property, the $b_{bp}/[Chl-a]$ ratio, which can be measured by any BGC-Argo float.

2 Materials and Methods

We focused on BGC-Argo float trajectories in temperate and subpolar open-ocean waters (i.e. $> 35^\circ N$ and $> 35^\circ S$) during the coccolithophore growing seasons, i.e. spring and summer. We matched each profile of the floats with concurrent ocean-colour satellite data. Using the satellite [PIC] time series at each profile location, we set up a technique to decide if the profile was located in a coccolithophore bloom or not and then tested for significant differences in the b_{bp}/c_p ratio and the $b_{bp}/[Chl-a]$ ratio between profiles in coccolithophore bloom and non-bloom conditions.

2.1 Float measurements and derived variables.

We first searched the BGC-Argo float database for floats equipped with a backscattering and chlorophyll-*a* fluorescence sensor, as well as a beam transmissometer. We identified two floats drifting in the subpolar Southern Ocean. They operated at a daily frequency and were identified by their World Meteorological Organization numbers (WMO) as 6901583 and 6902738. Afterwards, we expanded our analyses to every float equipped with backscattering and chlorophyll-*a* fluorescence sensors.

The ECO Triplet (Three Channel Sensor; WET Labs, Inc., USA) measures FChl-*a* and the fluorescence of Coloured Dissolved Organic Matter (CDOM) at excitation/emission wavelengths of 470/695 and 370/460 nm respectively, and the angular scattering coefficient of particles at 700

nm and an angle of 124° , from which we derived b_{bp} at 700nm (Boss & Pegau, 2001; Schmechtig et al., 2018). We corrected b_{bp} and FChl-*a* profiles for out-of-range values and the sensor drift over time following quality control procedures (Bellacicco *et al.*, 2019). The C-Rover beam transmissometer (WET Labs, Inc., USA) measures the attenuation of light by particles at 660 nm (c_p in m^{-1}), which is almost entirely attributable to light scattering by particles at that wavelength (Loisel & Morel, 1998). The vertical position of the transmissometer causes sinking material to accumulate progressively on the detection window over time, resulting in a drift of c_p values (Bishop & Wood, 2009). The drift was corrected by aligning c_p vertical profiles such that b_{bp}/c_p equalled 0.02 at 1000 m. Our sensitivity analysis showed that c_p values at the surface did not vary significantly when the ratio b_{bp}/c_p ranged from 0.01 to 0.03 at 1000 m (see Table S1 and Text S1 in supporting information).

The bio-optical values transiently increase when particle aggregations or mesopelagic organisms pass in front of the detector, which creates spikes in bio-optical profiles (Briggs et al., 2011; Haëntjens et al., 2020). We removed these spikes by smoothing the bio-optical profiles using a 5-point moving median filter followed by a 7-point moving average filter (Briggs et al., 2011). Finally, we visually inspected the profiles on a case-by-case basis.

We converted FChl-*a* to [Chl-*a*] as follows : (i) FChl-*a* was corrected for the Non-Photochemical Quenching (NPQ), a photo-protection mechanism that depresses the FChl-*a* per unit of [Chl-*a*] (or b_{bp}) with diurnal increases in irradiance, through a modification of the method of Xing et al., (2018) (see Text S2 and Figures S1-S2 in supporting information for further details on this method), (ii) then converted to [Chl-*a*] with the factory calibration coefficient, (iii) and finally adjusted with satellite [Chl-*a*] to compensate for spatial variations in the calibration coefficient revealed by Roesler *et al.*, (2017) (see Text S2 in supporting information).

We estimated the mixed layer depth (MLD) with the algorithm of Holte and Talley, (2009) that relies on temperature, salinity, and density profiles. This method considers physical features, such as the vertical density-compensation, and provides a more accurate estimate of the MLD in high-latitude waters compared to threshold and gradient approaches (Holte et al., 2017; Holte & Talley, 2009).

2.2 Satellite data.

Daily-merged ocean-colour satellite data were downloaded from the GlobColour project (<ftp://ftp.hermes.acri.fr>) with a spatial resolution of 4km. We described the dynamic of coccolithophore blooms with the [PIC] satellite product using the state-of-the-art retrieval algorithm of Mitchell *et al.*, (2017) (see Figure 8c in Mitchell *et al.*, (2017)). We further use %PIC defined as follows:

$$\%PIC = \frac{[PIC]}{[PIC]+[POC]} \times 100 \quad (1)$$

where [POC] is the concentration of particulate organic carbon using the retrieval algorithm of Stramski *et al.*, (2008). In coccolithophore blooms, we appraised the reliability of the band-difference algorithm of Mitchell *et al.*, (2017) to perceive changes in b_{bp} by comparing [PIC] to the satellite b_{bp} values from the inverse model of Maritorena & Siegel, (2005). Finally, we reported the GlobColour [Chl-*a*] product which is derived from various algorithms optimized for different water types (i.e. Antoine & Morel, (1996); Gohin *et al.*, (2002); Hu *et al.*, (2012); O'Reilly *et al.*, (1998, 2000)) and we removed the estimates in coccolithophore blooms where ocean-colour satellite retrievals of [Chl-*a*] are biased (Balch *et al.*, 1989).

2.3 Matchups between satellite and float data.

The thickness of the surface ocean layer detected by satellites can be derived from vertical profiles of downward irradiance acquired by BGC-Argo floats. Unfortunately, 67% of irradiance profiles of floats 6901583 and 6902738 were categorized as “probably bad” quality records following the criteria of Organelli *et al.*, (2016) and failed to meet the quality standards for radiometric applications. Therefore, we defined the surface layer sensed by ocean-colour satellites as the first 15 meters.

Bailey & Werdell, (2006) defined matchup criteria between satellite and *in-situ* data for the sake of validating ocean-colour satellite radiometric products, which requires that the spatial and temporal difference in acquisition be as small as possible (5 x 5 pixel box at native resolution, narrow time window of <3 h). Here, the purpose of matching satellite and *in-situ* data was to obtain a continuous gap-free time series of satellite data corresponding to the float trajectory. In persistently cloudy areas such as the Southern Ocean, this implies data averaging over larger

spatial and temporal scales until a gap-free time series is achieved (e.g. Haëntjens *et al.*, (2017)). Our analyses showed that the optimal configuration to achieve a continuous time series of ocean-colour satellite data matched to float data was a 9-day average of a 5 x 5 pixel box of 4km resolution GlobColour satellite products (Figure S4 and Text S4 in the supporting information). In this configuration, the spatiotemporal variability of satellite-derived [PIC] was within 10 ± 12 %, indicating acceptable heterogeneity.

2.4 Detection of coccolithophore blooms with satellite data.

To determine if a profile was located in a coccolithophore bloom, we extracted the time series of satellite [PIC] at each profile location. The bloom period was then defined using the algorithm of Hopkins *et al.*, (2015) that estimates bloom start and end dates from [PIC] time series. To further improve the detection of coccolithophore blooms we added the constraints that [PIC] exceeded 0.7 mmol m^{-3} and that %PIC exceeded 10%. This modified method compared favourably to occurrences of coccolithophore blooms reported *in-situ* by Read *et al.*, (2007) (See Figure S6 in supporting information).

2.5 Statistical analysis.

Differences in b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ between coccolithophore bloom and non-bloom conditions were evaluated with the Kruskal-Wallis test (i.e. one-way ANOVA on ranks).

To detect coccolithophore blooms with BGC-Argo floats, we set up a method based on b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ thresholds derived from a Receiver Operating Characteristic (ROC) analysis (Woodward, 1953). The ROC analysis estimates the threshold value that optimally discriminates between coccolithophore bloom and non-bloom condition by maximizing the sensitivity (i.e. the proportion of coccolithophore bloom cases correctly identified) and the specificity (i.e. the proportion of non-bloom cases correctly identified).

3 Results and Discussion

3.1 BGC-Argo float trajectories in zones of coccolithophore blooms.

Both floats operated in the Great Calcite Belt, a large band of elevated [PIC] in the Southern Ocean in Austral summer (Figure 1a) resulting from coccolithophore blooms (Holligan *et al.*, 2010; Balch

et al., 2011, 2016; Garcia *et al.*, 2011). Float 690183 drifted north of Crozet Islands and float 6902738 drifted east of Kerguelen Islands. Both zones have high summer [PIC] (Figure 1b and 1f-g) caused by coccolithophore blooms dominated by *E. huxleyi* (Mohan *et al.*, 2008; Patil *et al.*, 2017; Read *et al.*, 2007; Rembauville *et al.*, 2016), giving the milky-turquoise ocean-colour characteristic during float sampling (Figure S7 in supporting information). Float 6901583 drifted on the northern edge of a coccolithophore bloom (Figure 1c), and float 6902738 near the core of a coccolithophore bloom (Figure 1e). The coccolithophore bloom detection method proposed in this study from time series analyses of satellite [PIC] showed that both floats operated throughout a coccolithophore bloom (Figure 2a and 2d).

Float 6902738 also sampled a bloom of non-calcifying phytoplankton, as evidenced from the high [Chl-*a*] values observed from space (Figure 1d, 2d) and by the float (Figure 2e). This pattern, of successive blooms of non-calcifying and calcifying phytoplankton throughout Austral spring and summer, appears to repeat itself on an annual basis as observed from ocean-colour satellites time series from recent years (Figure 1g). Ship-based work in this area also confirmed a successional pattern, with a diatom bloom preceding an *E. huxleyi* bloom (Rembauville *et al.*, 2016).

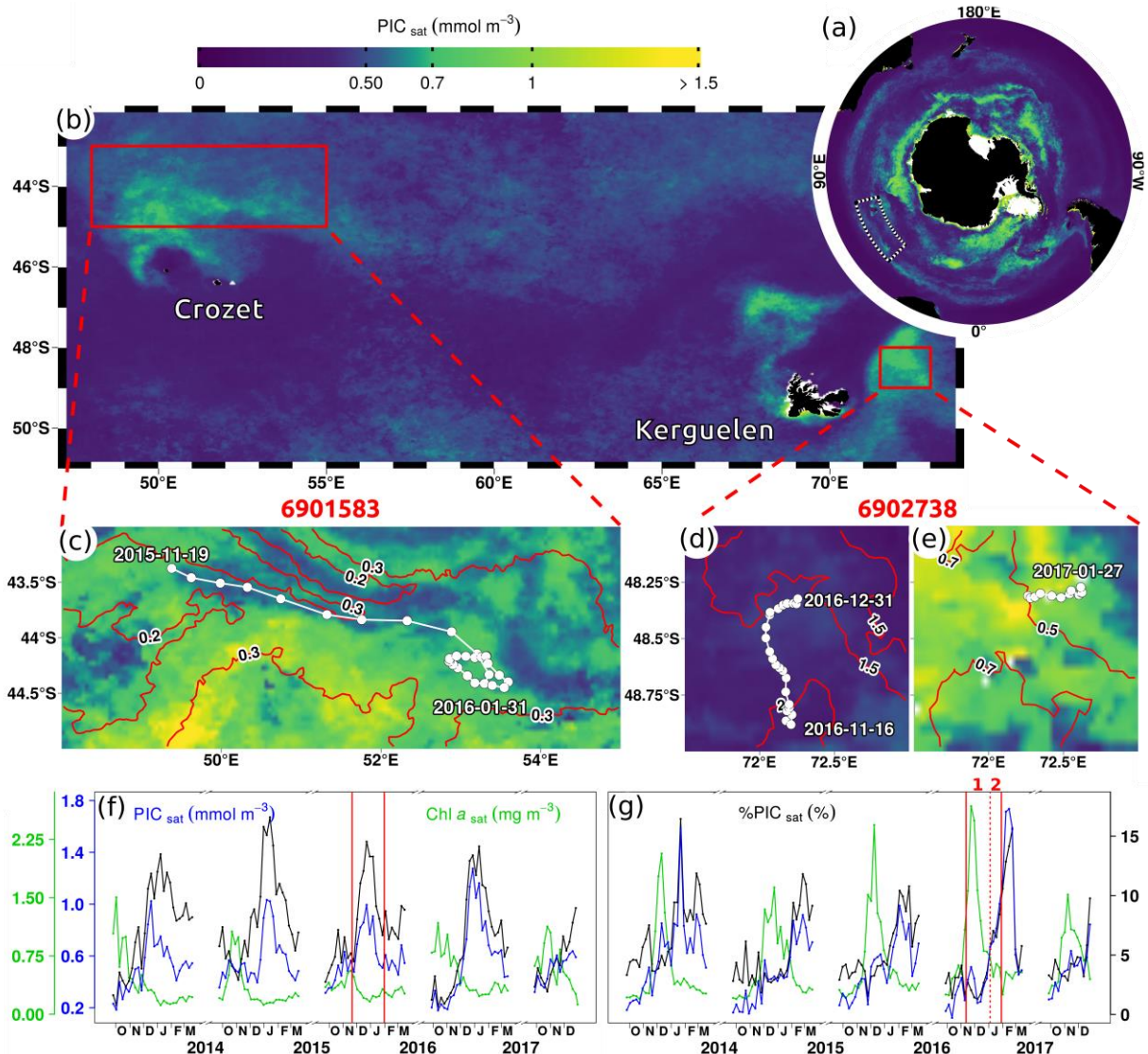


Figure 1. Float trajectories and coccolithophore bloom occurrences. (a) Summer climatology of satellite [PIC] (2012-2018) showing the Great Calcite Belt and (b) high-[PIC] patches in the study area. Red rectangles outline float sampling zones. Trajectories of floats 6901583 (c) and 6902738 during (d) the period 1 of high [Chl-*a*] and (e) the period 2 of increasing [PIC]. Background maps are satellite [PIC] averaged over the duration of float operations. Red lines correspond to isolines of satellite [Chl-*a*], and concurrent [Chl-*a*] maps are displayed on Figure S8 in supporting information. (f, g) Area-averaged time series of [PIC], [Chl-*a*] and %PIC for both sampling zones, i.e. (f) is the time series for the area shown in (c) and (g) for (d)/(e). Vertical red lines indicate periods sampled by floats, and the dashed line separates periods 1 and 2.

3.2. BGC-Argo float data in coccolithophore blooms.

Both floats captured the evolution of a summer coccolithophore bloom, evidenced by satellite [PIC] that perceive changes in coccolith concentrations in accordance with satellite b_{bp} ($r^2 = 0.82$ between [PIC] and b_{bp} inside coccolithophore blooms on Figure 2a, d). Compared to coccolithophore blooms along the Patagonian Shelf (Garcia et al., 2011) or in the Subpolar Atlantic (Balch et al., 1996) where [PIC] can reach over 10 mmol m^{-3} , the coccolithophore blooms sampled in this study are of moderate intensity, as revealed by average [PIC] of $0.97 \pm 0.17 \text{ mmol m}^{-3}$ (Figure 2a, d).

The coccolithophore bloom period coincides with elevated values of $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ and b_{bp}/c_p measured by floats (Figure 2c, f), compared to values outside the bloom period. The mean value of the b_{bp}/c_p ratio in coccolithophore blooms equalled 0.013 ± 0.002 , which is close to the value of 0.01 reported by Balch *et al.*, (1996), and significantly higher than the value of 0.008 ± 0.001 outside coccolithophore blooms ($p < 10^{-2}$). The bulk refractive index retrieved from the mean b_{bp}/c_p (ratio as a proxy for the backscattering ratio) in coccolithophore blooms equalled 1.13 (Twardowski et al., 2001), which is intermediate between a pure population of phytoplankton cells (1.05: Bricaud *et al.*, 1988) and calcite particles (1.2: Lide, 1997). Furthermore, the mean $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ ratio in coccolithophore blooms sampled by floats 6901583 and 6902738 was 0.012 ± 0.003 and $0.009 \pm 0.002 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$, respectively. These values in coccolithophore blooms are roughly three times higher than the corresponding mean values outside coccolithophore blooms, respectively 0.004 ± 0.001 and $0.003 \pm 0.001 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$ ($p < 10^{-2}$). These observations are consistent with increased backscattering owing to non-chlorophyllous, high-refractive-index particles, such as coccoliths. Both optical ratios, b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$, thus allowed successful discrimination of coccolithophore blooms (Figure 2c and 2f), even in these blooms of moderate intensity.

ROC analyses revealed threshold values for the b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ ratios of 0.011 and $0.007 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$, respectively, that allowed optimal discrimination between coccolithophore bloom and non-bloom conditions (Figure 3). Each threshold correctly identified 91% of coccolithophore bloom and 100% of non-bloom cases. Discrimination between bloom and non-bloom conditions using either the b_{bp}/c_p or the $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ ratio thus rendered similar statistics for sensitivity and specificity. This offers the possibility to extend our analysis to the global scale, as all BGC-Argo floats are capable of measuring the $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ ratio while only few floats measure c_p .

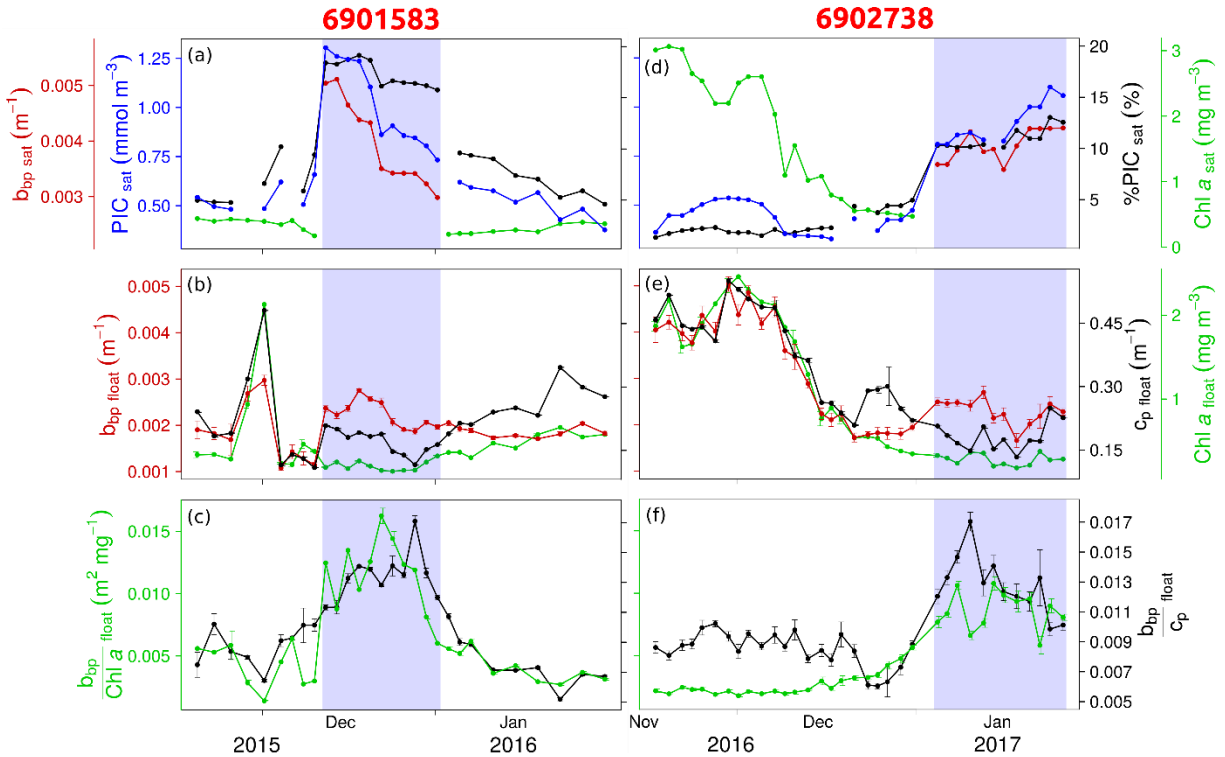


Figure 2. Optical measurements and satellite products during the operation of float 6901583 (a)-(c) and 6902738 (d)-(f). Time series of (a) (d) [PIC], %PIC, [Chl-*a*] and b_{bp} measured by satellites; (b) (e) b_{bp} , c_p , and [Chl-*a*] measured by floats, (c) (f) $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp}/c_p measured by floats. Blue bands delineate the coccolithophore bloom period identified by the satellite detection method. Error bars indicate the standard deviation from the surface average.

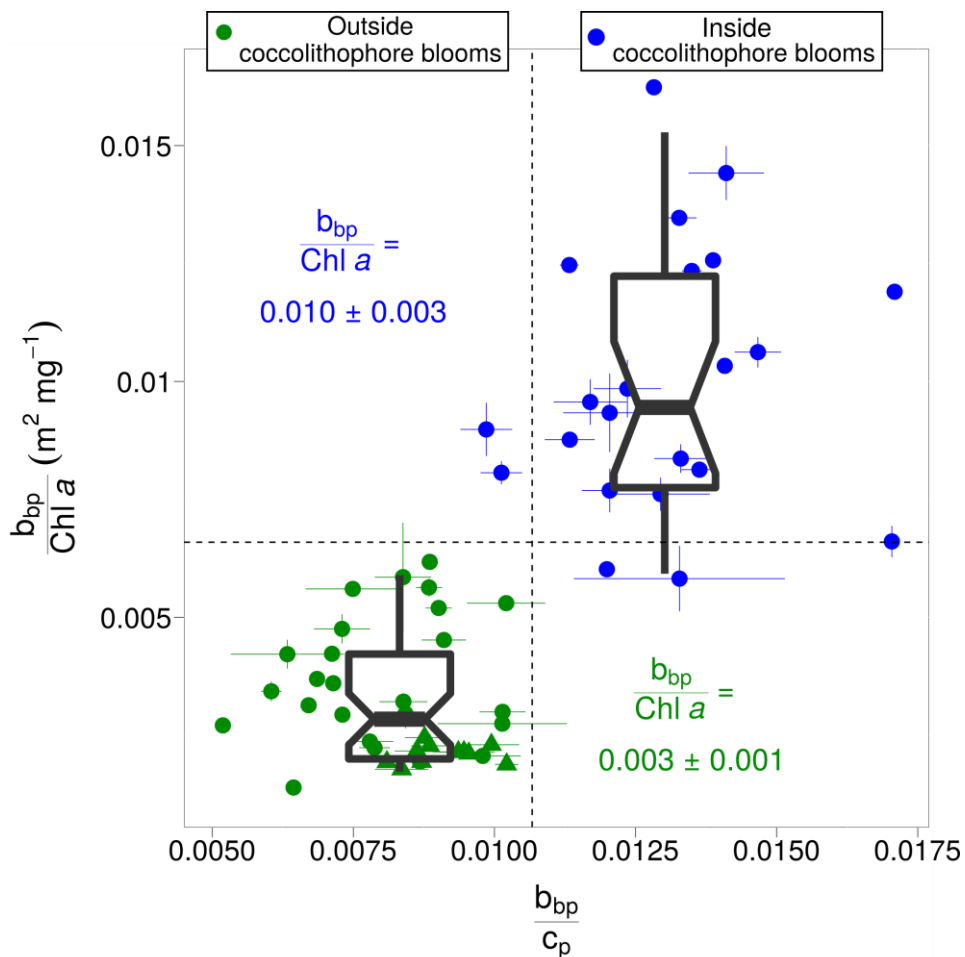


Figure 3. Optical ratios inside (blue dots) and outside (green dots) coccolithophore blooms sampled by floats 6901583 and 6902738. The dashed lines are the b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds 0.011 and $0.007 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$, respectively, that best discriminate coccolithophore blooms from non-bloom cases.

3.3. Towards a global detection of coccolithophore blooms with BGC-Argo floats.

Using global observations of satellite [PIC], we identified 209 float profiles inside coccolithophore blooms and 5330 outside blooms (Figure 4). Profiles associated with coccolithophore blooms were systematically recorded in temperate and subpolar waters (i.e. Southern Ocean and North Atlantic subpolar gyre), where *E. huxleyi* generally dominates coccolithophore populations (Balch et al., 1996, 2019; Patil et al., 2017; Poulton et al., 2011). In those waters, a regional analysis of the $b_{bp}/[Chl-a]$ ratio revealed significantly higher values inside coccolithophore blooms ($p < 10^{-5}$), consistent with observations from the two floats in the Southern Ocean (section 3.2). Thresholds for $b_{bp}/[Chl-a]$ ranged from $0.0063 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$ in the North Atlantic subpolar gyre to $0.0078 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$ in the Indian sector of the Southern Ocean (Table 1). Regional differences in $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds can be expected owing to differences in backscattering properties of coccolithophore blooms (e.g. the ratio of free to attached coccoliths (Balch *et al.*, 1999) or the morphotype of coccoliths (Neukermans & Fournier, 2018)), in regional variability in background b_{bp} associated with non-algal material (Bellacicco et al., 2019; Zhang et al., 2020), or in phytoplankton community composition and physiology (Barbieux et al., 2018; Cetinić et al., 2015).

Occasionally, high values of $b_{bp}/[Chl-a]$ are found in waters where no coccolithophore blooms were detected, such as the Mediterranean Sea and low-latitude waters (latitudes $< 35^\circ$). In these waters, elevated values of $b_{bp}/[Chl-a]$ were generally associated with low values of $[Chl-a]$, rather than high values of b_{bp} , typical for coccolithophore blooms (Figure S9). We therefore improved the accuracy of the bloom detection method based on $b_{bp}/[Chl-a]$ by adding thresholds on b_{bp} , derived from ROC analysis on the profiles with elevated $b_{bp}/[Chl-a]$ (i.e. $b_{bp}/[Chl-a]$ above thresholds).

Combining $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} thresholds allow the method to detect the predominance of non-chlorophyllous high-refractive-index particles that are abundant enough to intensely backscatter the light, which are conditions reported in coccolithophore blooms of *E. huxleyi* identified here by satellite [PIC]. With the $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} thresholds listed on Table 1, the method successfully identified nearly three-quarter of coccolithophore bloom cases in all temperate and subpolar regions except in the Indian sector of the Southern Ocean, and greatly differentiated bloom from non-bloom cases as illustrated by high values of specificity (Table 1). The combination of $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} , acquired by all BGC-Argo floats, thus allows the effective detection of coccolithophore blooms *in-situ* at the global scale.

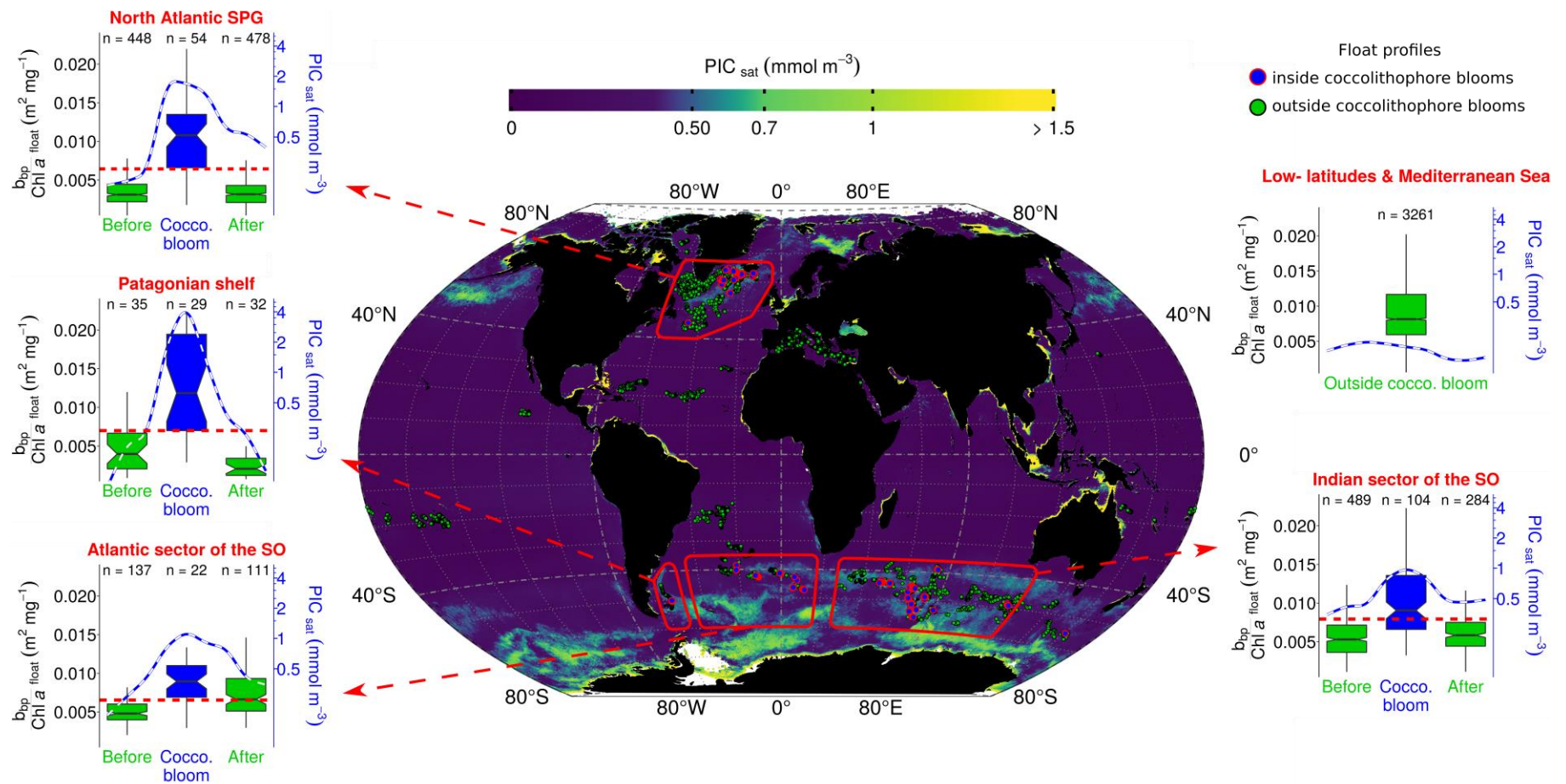


Figure 4. Detection of coccolithophore blooms with $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds.

The map reveals locations of profiles inside coccolithophore blooms detected by satellites. The background map is the summer climatology (2012-2018) of satellite [PIC] for each hemisphere. Boxplots show distributions of $b_{bp}/[Chl-a]$ before, during, and after coccolithophore blooms in four temperate and subpolar regions identified with red polygons on the map, and in Low-latitudes (i.e. $< 35^\circ$) and Mediterranean Sea where no coccolithophore bloom was detected. Horizontal red dashed lines are the $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds reported in Table 1. Blue lines are [PIC].

Regions	Thresholds		Performances (%)	
	$b_{bp}/[Chl-a]$ ($m^2 mg^{-1}$)	b_{bp} (m^{-1})	Sensitivity	Specificity
North Atlantic subpolar gyre	0.0063	0.0033	74	99
Patagonian shelf	0.0069	0.0035	72	100
Indian sector of the Southern Ocean	0.0078	0.0019	60	98
Atlantic sector of the Southern Ocean	0.0064	0.0021	73	94
Total			67	98

Table 1. List of $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} thresholds for temperate and subpolar regions and their performances to detect coccolithophore blooms (i.e. sensitivity and specificity).

4 Conclusions

In this study, ocean-colour satellite observations of coccolithophore blooms were matched with bio-optical measurements from BGC-Argo floats to test the feasibility of developing a float-based detection method for coccolithophore blooms. A spatiotemporal analysis of bio-optical observations from two floats in the Southern Ocean reveal significant increases in both b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[Chl-a]$ in coccolithophore blooms. These increases are consistent with accumulations of coccoliths; non-chlorophyllous, high-refractive-index particles, typically associated with coccolithophore blooms of *E. huxleyi*. Since only a limited number of BGC-Argo floats measure c_p , we developed a detection method based on measurements of b_{bp} and $[Chl-a]$ alone, which are measured by all BGC-Argo floats with global distribution. We conclude that coccolithophore blooms can be successfully identified from floats using regional thresholds on $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} . This opens perspectives for global-scale studies of coccolithophore blooms with the global array of BGC-Argo floats, expected to expand to thousand floats in the near future (Claustre et al., 2020). Whereas ocean-colour satellites offer global-scale observations of coccolithophore blooms in the surface ocean in cloud-free conditions, floats extend our view of carbon particles down to 1000m deep, complementing the observational dimensions covered by satellites. Future work will include observations from the subsurface ocean accessible by these floats, which offer the potential to investigate the global impact of coccolithophore blooms on ocean biogeochemistry, e.g. their role in sinking carbon to the deep ocean.

5. Acknowledgments, Samples, and Data

This study is a contribution to the following projects: remOcean (European Research Council, Grant agreement 246777); REFINE (European Research Council, Grant agreement 834177); SOCLIM (BNP Foundation); BGC-Argo-France (CNES-TOSCA); NAOS (French Equipement d'avenir programme, Grant ANR J11R107-F). Griet Neukermans was supported by a European Union Horizon 2020 Marie Skłodowska-Curie grant (no. 749949). Louis Terrats was supported by a CIFRE fellowship funded by ACRI-st (no. 2018/1815). The data supporting the conclusions of this study are freely available at <https://doi.org/10.17882/76521> and all BGC-Argo data are available at <ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/>. These data were collected and made freely available by the International Argo Program and the national programs that contribute to it (<http://www.argo.ucsd.edu>, <http://argo.jcommops.org>). The Argo Program is part of the Global Ocean Observing System. We thank A. Poteau, R. Sauzède, and C. Schmechtig for BGC-Argo data management and L. Beaufort, N. Briggs, and H. Loisel for fruitful discussions. The authors received several helpful suggestions for improving this manuscript from Catherine Mitchell and one anonymous reviewer, and their help is gratefully acknowledged. Authors declare no conflict of interest.

References

- Antoine, D., & Morel, A. (1996). Oceanic primary production: 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochemical Cycles*, *10*(1), 43–55. <https://doi.org/10.1029/95GB02831>
- Bailey, S. W., & Werdell, P. J. (2006). A multi-sensor approach for the on-orbit validation of ocean color satellite data products. *Remote Sensing of Environment*, *102*(1–2), 12–23. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.01.015>
- Balch, W. M., Gordon, H. R., Bowler, B. C., Drapeau, D. T., & Booth, E. S. (2005). Calcium carbonate measurements in the surface global ocean based on Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *110*(C7). <https://doi.org/10.1029/2004JC002560>
- Balch W.M., Drapeau D.T., Bowler B.C., Lyczkowski E., Booth E.S., & Alley D. (2011). The contribution of coccolithophores to the optical and inorganic carbon budgets during the Southern Ocean Gas Exchange Experiment: New evidence in support of the “Great Calcite Belt” hypothesis. *Journal of Geophysical Research*, *116*(C00F06). <https://doi.org/10.1029/2011JC006941>
- Balch, William M., Drapeau, D. T., Cucci, T. L., Vaillancourt, R. D., Kilpatrick, K. A., & Fritz, J. J. (1999). Optical backscattering by calcifying algae: Separating the contribution of particulate inorganic and organic carbon fractions. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *104*(C1), 1541–1558. <https://doi.org/10.1029/1998JC900035>
- Balch, William M., Bates, N. R., Lam, P. J., Twining, B. S., Rosengard, S. Z., Bowler, B. C., et al. (2016). Factors regulating the Great Calcite Belt in the Southern Ocean and its biogeochemical significance. *Global Biogeochemical Cycles*, *30*(8), 1124–1144. <https://doi.org/10.1002/2016GB005414>
- Balch, William M, Eppley, R. W., Abbott, M. R., & Reid, F. M. H. (1989). Bias in satellite-derived pigment measurements due to coccolithophores and dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, *11*(3), 575–581. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.3.575>
- Balch, William M, Holligan, P. M., Ackleson, S. G., & Voss, K. J. (1991). Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine. *Limnology and Oceanography*, *36*(4), 629–643. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0629>
- Balch, William M, Kilpatrick, K. A., & Trees, C. C. (1996). The 1991 coccolithophore bloom in the central North Atlantic. 1. Optical properties and factors affecting their distribution. *Limnology and Oceanography*, *41*(8), 1669–1683. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1669>
- Balch, William M, Bowler, B. C., Drapeau, D. T., Lubelczyk, L. C., Lyczkowski, E., Mitchell, C., & Wyeth, A. (2019). Coccolithophore distributions of the North and South Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *151*, 103066. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.06.012>
- Barbieux, M., Uitz, J., Bricaud, A., Organelli, E., Poteau, A., Schmechtig, C., et al. (2018). Assessing the Variability in the Relationship Between the Particulate Backscattering Coefficient and the Chlorophyll a Concentration From a Global Biogeochemical-Argo

- Database. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(2), 1229–1250. <https://doi.org/10.1002/2017JC013030>
- Bellacicco, M., Cornec, M., Organelli, E., Brewin, R. J. W., Neukermans, G., Volpe, G., et al. (2019). Global Variability of Optical Backscattering by Non- algal particles From a Biogeochemical- Argo Data Set. *Geophysical Research Letters*, 46(16), 9767–9776. <https://doi.org/10.1029/2019gl084078>
- Bishop, J. K. B., & Wood, T. J. (2009). Year-round observations of carbon biomass and flux variability in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2008GB003206>
- Boss, E., & Pegau, W. S. (2001). Relationship of light scattering at an angle in the backward direction to the backscattering coefficient. *Applied Optics*, 40(30), 5503. <https://doi.org/10.1364/ao.40.005503>
- Bricaud, A., Bédhomme, A.-L., & Morel, A. ". (1988). Optical properties of diverse phytoplanktonic species: experimental results and theoretical interpretation. *Journal of Plankton Research*, 10(5), 851–873. <https://doi.org/10.1093/plankt/10.5.851>
- Briggs, N., Perry, M. J., Cetinić, I., Lee, C., D'Asaro, E., Gray, A. M., & Rehm, E. (2011). High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(10), 1031–1039. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.07.007>
- Briggs, N., Dall'Olmo, G., & Claustre, H. (2020). Major role of particle fragmentation in regulating biological sequestration of CO₂ by the oceans. *Science*, 367(6479), 791–793. <https://doi.org/10.1126/science.aay1790>
- Cetinić, I., Perry, M. J., D'Asaro, E., Briggs, N., Poulton, N., Sieracki, M. E., & Lee, C. M. (2015). A simple optical index shows spatial and temporal heterogeneity in phytoplankton community composition during the 2008 North Atlantic Bloom Experiment. *Biogeosciences*, 12(7), 2179–2194. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2179-2015>
- Claustre, H., Johnson, K. S., & Takeshita, Y. (2020). Observing the Global Ocean with Biogeochemical-Argo. *Annual Review of Marine Science*, 12, 23–48. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419>
- Garcia, C. A. E., Garcia, V. M. T., Dogliotti, A. I., Ferreira, A., Romero, S. I., Mannino, A., et al. (2011). Environmental conditions and bio-optical signature of a coccolithophorid bloom in the Patagonian shelf. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116(C3). <https://doi.org/10.1029/2010JC006595>
- Gohin, F., Druon, J. N., & Lampert, L. (2002). A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *International Journal of Remote Sensing*, 23(8), 1639–1661. <https://doi.org/10.1080/01431160110071879>
- Gordon, H. R., Boynton, G. C., Balch, W. M., Groom, S. B., Harbour, D. S., & Smyth, T. J. (2001). Retrieval of coccolithophore calcite concentration from sea WiFS imagery. *Geophysical Research Letters*, 28(8), 1587–1590. <https://doi.org/10.1029/2000GL012025>

- Haëntjens, N., Boss, E., & Talley, L. D. (2017). Revisiting Ocean Color algorithms for chlorophyll a and particulate organic carbon in the Southern Ocean using biogeochemical floats. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(8), 6583–6593. <https://doi.org/10.1002/2017JC012844>
- Haëntjens, N., Della Penna, A., Briggs, N., Karp-Boss, L., Gaube, P., Claustre, H., & Boss, E. (2020). Detecting Mesopelagic Organisms Using Biogeochemical-Argo Floats. *Geophysical Research Letters*, 47(6). <https://doi.org/10.1029/2019GL086088>
- Holligan, P. M., Viollier, M., Harbour, D. S., Camus, P., & Champagne-Philippe, M. (1983). Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature*, 304, 339–342. <https://doi.org/10.1038/304339a0>
- Holligan, P. M., Charalampopoulou, A., & Hutson, R. (2010). Seasonal distributions of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, and of particulate inorganic carbon in surface waters of the Scotia Sea. *Journal of Marine Systems*, 82(4), 195–205. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.05.007>
- Holte, J., & Talley, L. (2009). A New Algorithm for Finding Mixed Layer Depths with Applications to Argo Data and Subantarctic Mode Water Formation*. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 26, 1920–1939. <https://doi.org/10.1175/2009JTECHO543.1.s1>
- Holte, J., Talley, L. D., Gilson, J., & Roemmich, D. (2017). An Argo mixed layer climatology and database. *Geophysical Research Letters*, 44(11), 5618–5626. <https://doi.org/10.1002/2017GL073426>
- Hopkins, J., Henson, S. A., Painter, S. C., Tyrrell, T., & Poulton, A. J. (2015). Phenological characteristics of global coccolithophore blooms. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(2), 239–253. <https://doi.org/10.1002/2014GB004919>
- Hopkins, J., Henson, S. A., Poulton, A. J., & Balch, W. M. (2019). Regional Characteristics of the Temporal Variability in the Global Particulate Inorganic Carbon Inventory. *Global Biogeochemical Cycles*, 33(11), 1328–1338. <https://doi.org/10.1029/2019GB006300>
- Hu, C., Lee, Z., & Franz, B. (2012). Chlorophyll a algorithms for oligotrophic oceans: A novel approach based on three-band reflectance difference. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(1). <https://doi.org/10.1029/2011JC007395>
- Lacour, L., Claustre, H., Prieur, L., & D'Ortenzio, F. (2015). Phytoplankton biomass cycles in the North Atlantic subpolar gyre: A similar mechanism for two different blooms in the Labrador Sea. *Geophysical Research Letters*, 42(13), 5403–5410. <https://doi.org/10.1002/2015GL064540>
- Lide D. R. (1997). Physical and optical properties of minerals. In F. CRC Press, Boca Raton (Ed.), *CRC Handbook of Chemistry and Physics* (pp. 4.130–4.136).
- Loisel, H., & Morel, A. (1998). Light scattering and chlorophyll concentration in case 1 waters: A reexamination. *Limnol. Oceanogr*, 43(5), 847–858. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.5.0847>
- Maritorena, S., & Siegel, D. A. (2005). Consistent merging of satellite ocean color data sets

- using a bio-optical model. *Remote Sensing of Environment*, 94(4), 429–440. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.08.014>
- Mignot, A., Ferrari, R., & Claustre, H. (2018). Floats with bio-optical sensors reveal what processes trigger the North Atlantic bloom. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02143-6>
- Mitchell, C., Hu, C., Bowler, B., Drapeau, D., & Balch, W. M. (2017). Estimating Particulate Inorganic Carbon Concentrations of the Global Ocean From Ocean Color Measurements Using a Reflectance Difference Approach. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(11), 8707–8720. <https://doi.org/10.1002/2017JC013146>
- Mohan, R., Mergulhao, L. P., Gupta, M. V. S., Rajakumar, A., Thamban, M., AnilKumar, N., et al. (2008). Ecology of coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean. *Marine Micropaleontology*, 67(1–2), 30–45. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.08.005>
- Neukermans, G., & Fournier, G. (2018). Optical Modeling of Spectral Backscattering and Remote Sensing Reflectance From *Emiliana huxleyi* Blooms. *Frontiers in Marine Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00146>
- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Mitchell, B. G., Siegel, D. A., Carder, K. L., Garver, S. A., et al. (1998). Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C11), 24937–24953. <https://doi.org/10.1029/98JC02160>
- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Siegel, D. A., O'Brien, M. C., Toole, D., Mitchell, B. G., et al. (2000). Ocean color chlorophyll-a algorithms for SeaWiFS, OC2, and OC4: Version 4. *SeaWiFS Postlaunch Technical Report Series*, 11(Part. 3), 9–23.
- Organelli, E., Claustre, H., Bricaud, A., Schmechtig, C., Poteau, A., Xing, X., et al. (2016). A novel near-real-time quality-control procedure for radiometric profiles measured by bio-argo floats: Protocols and performances. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 33(5), 937–951. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-15-0193.1>
- Patil, S. M., Mohan, R., Shetye, S. S., Gazi, S., Baumann, K. H., & Jafar, S. (2017). Biogeographic distribution of extant Coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean. *Marine Micropaleontology*, 137, 16–30. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2017.08.002>
- Poulton, A. J., Young, J. R., Bates, N. R., & Balch, W. M. (2011). Biometry of detached *Emiliana huxleyi* coccoliths along the Patagonian Shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 443, 1–17. <https://doi.org/10.3354/meps09445>
- Read, J. F., Pollard, R. T., & Allen, J. T. (2007). Sub-mesoscale structure and the development of an eddy in the Subantarctic Front north of the Crozet Islands. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(18–20), 1930–1948. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.013>
- Rembauville, M., Meilland, J., Ziveri, P., Schiebel, R., Blain, S., & Salter, I. (2016). Planktic foraminifer and coccolith contribution to carbonate export fluxes over the central Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 111, 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.02.017>

- Roesler, C., Uitz, J., Claustre, H., Boss, E., Xing, X., Organelli, E., et al. (2017). Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers: A global analysis of WET Labs ECO sensors. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(6), 572–585. <https://doi.org/10.1002/lom3.10185>
- Schmechtig, C., Poteau, A., Claustre, H., D’Ortenzio, F., Dall’Olmo Giorgio, & Boss Emmanuel. (2018). Processing BGC-Argo particle backscattering at the DAC level. <https://doi.org/10.13155/39459>
- Stramski, D., Reynolds, R. A., Babin, M., Kaczmarek, S., Lewis, M. R., Röttgers, R., et al. (2008). Relationships between the surface concentration of particulate organic carbon and optical properties in the eastern South Pacific and eastern Atlantic Oceans. *Biogeosciences*, 5, 171–201. <https://doi.org/10.5194/bg-5-171-2008>
- Twardowski, M. S., Boss, E., Macdonald, J. B., Pegau, W. S., Barnard, A. H., & Zaneveld, J. R. V. (2001). A model for estimating bulk refractive index from the optical backscattering ratio and the implications for understanding particle composition in case I and case II waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C7), 14129–14142. <https://doi.org/10.1029/2000JC000404>
- Woodward, P. M. (1953). *Probability and information theory, with applications to radar*. New York: McGraw-Hill. Retrieved from [//catalog.hathitrust.org/Record/000360506](http://catalog.hathitrust.org/Record/000360506)
- Xing, X., Claustre, H., Boss, E., Roesler, C., Organelli, E., Poteau, A., et al. (2017). Correction of profiles of in-situ chlorophyll fluorometry for the contribution of fluorescence originating from non-algal matter. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(1), 80–93. <https://doi.org/10.1002/lom3.10144>
- Xing, X., Briggs, N., Boss, E., & Claustre, H. (2018). Improved correction for non-photochemical quenching of in situ chlorophyll fluorescence based on a synchronous irradiance profile. *Optics Express*, 26(19), 24734. <https://doi.org/10.1364/oe.26.024734>
- Zhang, X., Hu, L., Xiong, Y., Huot, Y., & Gray, D. (2020). Experimental Estimates of Optical Backscattering Associated With Submicron Particles in Clear Oceanic Waters. *Geophysical Research Letters*, 47(4). <https://doi.org/10.1029/2020GL087100>

Article :

Global Variability of Optical Backscattering by Non-algal particles From a Biogeochemical-Argo Data Set.

Bellacicco, M., Cornec, M., Organelli, E., Brewin, R. J. W., Neukermans, G., Volpe, G., Pitarch, J. et al.

Geophysical Research Letters (2019)

Global variability of optical backscattering by non-algal particles from a Biogeochemical-Argo dataset

Marco Bellacicco, M. Cornec, E. Organelli, R. Brewin, G. Neukermans, G. Volpe, M. Barbieux, A. Poteau, C. Schmechtig, F. d'Ortenzio, et al.

► To cite this version:

Marco Bellacicco, M. Cornec, E. Organelli, R. Brewin, G. Neukermans, et al.. Global variability of optical backscattering by non-algal particles from a Biogeochemical-Argo dataset. *Geophysical Research Letters*, American Geophysical Union, 2019, 46 (16), pp.9767-9776. 10.1029/2019GL084078 . hal-02374261

HAL Id: hal-02374261

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02374261>

Submitted on 21 Nov 2019

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

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

Bellacicco Marco (Orcid ID: 0000-0002-0477-173X)
Organelli Emanuele (Orcid ID: 0000-0001-8191-8179)
Neukermans Griet (Orcid ID: 0000-0002-8258-3590)
Volpe Gianluca (Orcid ID: 0000-0002-3916-5393)
Poteau Antoine P (Orcid ID: 0000-0002-0519-5180)
Schmechtig Catherine (Orcid ID: 0000-0002-1230-164X)
D'Ortenzio Fabrizio (Orcid ID: 0000-0003-0617-7336)
Marullo Salvatore (Orcid ID: 0000-0003-4203-0956)
Claustre Hervé (Orcid ID: 0000-0001-6243-0258)
Pitarch Jaime (Orcid ID: 0000-0003-0239-0033)

Global variability of optical backscattering by non-algal particles from a Biogeochemical-Argo dataset

M. Bellacicco^{1,2}, M. Cornec², E. Organelli², R.J.W. Brewin^{3,4}, G. Neukermans², G. Volpe⁵, M. Barbieux², A. Poteau², C. Schmechtig², F. D'Ortenzio², S. Marullo¹, H. Claustre² and J. Pitarch⁶

¹Italian National Agency for New Technologies, Energy and Sustainable Economic Development (ENEA), Via E. Fermi 45, 00044, Frascati, Italy.

²Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, F-06230 Villefranche-sur-Mer, France.

³Centre for Geography and Environmental Science, University of Exeter, Penryn Campus, Cornwall, TR10 9FE, UK

⁴Plymouth Marine Laboratory, Prospect Place, The Hoe, Plymouth PL1 3DH, UK.

⁵Institute of Marine Sciences (ISMAR)-CNR, Via Fosso del Cavaliere, 100, 00133, Rome, Italy.

⁶NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Department of Coastal Systems, and Utrecht University, Den Burg, Texel, the Netherlands.

*Corresponding author mail-address: marco.bellacicco@enea.it

Abstract

Understanding spatial and temporal dynamics of non-algal particles (NAP) in open ocean is of the utmost importance to improve estimations of carbon export and sequestration. These particles covary with phytoplankton abundance but also accumulate independently of algal dynamics. The latter likely represents an important fraction of organic carbon but it is largely overlooked. A possible way to study these particles is *via* their optical backscattering properties (b_{bp}) and relationship with chlorophyll-*a* (Chl). To this aim, we estimate the fraction of b_{bp} associated with the NAP portion (b_{bp}^k) that does not covary with Chl by using a global Biogeochemical-Argo dataset. We quantify the spatial, temporal and vertical variability of b_{bp}^k . In the northern productive areas, b_{bp}^k is a small fraction of b_{bp} and shows a clear seasonal cycle. In the Southern Ocean, b_{bp}^k is a major fraction of total b_{bp} . In oligotrophic areas, b_{bp}^k has a smooth annual cycle.

Keywords: non-algal particles, optical backscattering, global ocean, BGC-Argo floats

This article has been accepted for publication and undergone full peer review but has not been through the copyediting, typesetting, pagination and proofreading process which may lead to differences between this version and the Version of Record. Please cite this article as doi: 10.1029/2019GL084078

1. Introduction

In the ocean, the pool of non-algal particles (NAP) includes: i) heterotrophic organisms such as bacteria, micro-grazers and viruses, ii) organic particles of detrital origin such as faecal pellets and cell debris, iii) mineral particles of both biogenic (*e.g.* calcite liths and shells) and terrestrial origin (*e.g.* clays and sand), iv) bubbles (Sosik et al., 2008) and v) plastics. Understanding of the spatial and temporal dynamics of NAP in the open ocean can improve estimations of carbon export and sequestration (Azam et al., 1983; Bishop and Wood, 2009). NAP can covary with phytoplankton abundance or accumulate regardless of algal dynamics. In such a context, a possible way to monitor these particles and distinguish between these two fractions is *via* their optical backscattering properties and relationship with chlorophyll-*a*. Unfortunately, only a few studies have concerned the backscattering properties of NAP up to date ($b_b\text{NAP}$; units of m^{-1}) (Cho and Azam, 1990; Morel and Ahn, 1990, 1991; Stramski and Kiefer, 1991), as a consequence of the difficulties in directly measuring this optical coefficient. Indeed, optical backscattering sensors measure backscattering of all particles suspended in seawater (b_{bp} ; units of m^{-1}) (Dall’Olmo et al., 2009, 2012, Westberry et al., 2010), which includes algal particles among the others. The NAP signal cannot be separated from that of phytoplankton. However, total b_{bp} offer the great advantage to be measured by satellite and *in situ* from Biogeochemical-Argo (aka BGC-Argo) floats. Using b_{bp} we can thus observe the global ocean with high spatial and temporal resolutions.

The first attempt to derive $b_b\text{NAP}$ in the open waters was by Behrenfeld et al. (2005) (hereafter Be05) using five-years of ocean colour remote sensing data. They computed the fraction of the b_{bp} that does not covary with phytoplankton chlorophyll-*a* concentration (Chl; units of mg m^{-3}), and estimated it as the offset of a linear regression between satellite-derived b_{bp} and Chl when Chl concentrations were $> 0.14 \text{ mg m}^{-3}$. This offset was defined as the *background* of the $b_b\text{NAP}$ (hereafter b_{bp}^k ; units of m^{-1}) and refers only to a fraction of the total b_{bp} signal caused by NAP that thus does not covary with Chl (*i.e.* phytoplankton).

In Be05, b_{bp}^k is assumed to be a constant value both in space and time (*i.e.* $3.5 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$). Be05 attributed it to “*a stable heterotrophic and detrital component of the surface particle population and therefore independent of the phytoplankton dynamics*”. Recently, Bellacicco et al. (2016) (hereafter Blc16) applied Be05’s approach for distinct bioregions and seasons in the Mediterranean Sea, and showed that b_{bp}^k has instead a marked regional and seasonal variability. Such a result thus confirmed that the heterotrophic and detrital components at the sea surface are neither negligible nor stable, but highly variable in seawater (Siokou-Frangou et al., 2010). These observations were consistent with field observations of Chl and b_{bp} from the BOUSSOLE buoy in which the Chl- b_{bp} relationship was highly dependent on the season of the area (Antoine et al., 2011). The variability of the b_{bp}^k by Blc16 was also later confirmed by Bellacicco et al., (2018) for the global ocean (hereafter Blc18). Indeed, Blc18 highlighted two distinct oceanic areas: the productive sub-polar North Atlantic Ocean, where b_{bp}^k and particle biomass (*i.e.* phytoplankton cells) are anti-correlated; and the Southern Ocean, where b_{bp}^k signal is mainly driven by inorganic particles, such as algal coccoliths (Balch et al., 2016, 2018), bubbles or foam that occur in the stormy seas (Stramski et al.,

2004). However, ocean-colour data used in these works are only sensitive to the surface layer. The increasing number of BGC-Argo floats, equipped with b_{bp} sensors, can therefore expand the analysis to underlying layers.

The relationship between b_{bp} and Chl is also influenced by phytoplankton specific composition and diversity (*e.g.* size, shape, internal structure), physiology (*e.g.*, photoacclimation) and the nature of NAP itself (Stramski et al., 2004; Dall’Olmo et al., 2009, 2012). Therefore, an analytical fit between b_{bp} and Chl that includes these factors may improve b_{bp}^k estimations. In such a context, Brewin et al., (2012) (hereafter Br12) presented a relationship between b_{bp} and Chl that accounted for modifications in phytoplankton size. The model, based on surface *in situ* observations, included separated b_{bp} terms for small and large cells that dominated the overall fit at different Chl ranges. This model also estimated b_{bp}^k , as the *offset* of the fit between b_{bp} and Chl in clear waters where this relationship converged to a flat value for low Chl values. The b_{bp}^k parameter was interpreted as a constant *background* of NAP (*e.g.* heterotrophic bacteria, detritus, viruses, minerogenic particles), possibly partly influenced by very small phytoplankton (*e.g.* prochlorophytes).

In this study, the Br12 model is applied to an extensive global dataset of Chlorophyll-*a* fluorescence, here converted in Chl, and b_{bp} (700) measurements acquired from BGC-Argo profiling floats. In detail, we estimate b_{bp}^k across different oceanic areas (*i.e.* from productive to ultra-oligotrophic zones), months, and in two distinct layers of the water column: at the surface and within the euphotic layer. To interpret our estimations of b_{bp}^k , we use as a reference of the b_{bp}^k value in each region the median b_{bp} at 950 – 1000 meters also derived from BGC-Argo observations. At these depths b_{bp} is entirely due to the fraction of NAP that does not covary with Chl (Poteau et al., 2017).

2. Data and Methods

2.1 The BGC-Argo dataset

An array of 425 BGC-Argo profiling floats was deployed around the World’s oceans as part of several national and international programs (<http://biogeochemical-argo.org>), and collected data from 30/05/10 to 31/12/18 every one up to ten days. These floats acquired 0-1000 m vertical profiles of pressure, temperature and salinity by a Seabird Scientific SBE 41 Conductivity-Temperature-Depth (CTD) sensor, Chlorophyll-*a* fluorescence (FChl_a; excitation at 470 nm, emission at 695 nm) and the angular scattering function at 700 nm by Seabird-WetLABS combo sensors (mostly FLBB, ECOTRIplet, or MCOMS). Chlorophyll-*a* fluorescence is then converted to Chl concentration (units of mg m^{-3}) and the angular scattering to particulate optical backscattering coefficient b_{bp} (units of m^{-1}) (see supplementary materials). All the data were downloaded from the Coriolis database (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/coriolis>) and quality controlled (see supplementary material). The BGC-Argo floats (more than 35000 correspondent Chl and b_{bp} data) over global ocean used in the present study are partitioned into 18 areas (Figure 1). The dataset of Chl and b_{bp} here used, represents the update version of the databases BOPAD-prof and BOPAD-surf by Organelli et al. (2017). The depth of euphotic zone, Z_{eu} (units of m), which

is the depth where PAR reaches 1% of its surface value, was estimated from the Chl profile through the iterative process described in Morel and Maritorena (2001). Subsequently, the first optical depth, Z_{pd} (units of m), was calculated as $Z_{eu}/4.6$ (Morel, 1988). Finally, for each profile, the mean and standard deviation of Chl and b_{bp} were calculated within: i) the surface layer: the layer between sea surface and the first optical depth; ii) the euphotic layer: the layer between sea surface and euphotic zone; and iii) the bottom layer: the layer between 950 and 1000 m.

2.2 b_{bp}^k estimation: the model

In this study, the model developed by Brewin et al., (2012) is used to compute b_{bp}^k . The b_{bp} is modeled as a function of Chl and takes into account the fractional contributions of small and large phytoplankton, as follows:

$$b_{bp} = C_1^m \cdot [b_{bp,1}^* - b_{bp,2}^*][1 - e^{-S_1 \cdot Chl}] + b_{bp,2}^* \cdot Chl + b_{bp}^k \quad [1]$$

where the subscript 1 and 2 refer to two populations of phytoplankton cells partitioned according to size: 1 is for cells $< 20\mu\text{m}$ while 2 is for cells $> 20\mu\text{m}$; $b_{bp,1}^*$ and $b_{bp,2}^*$ refer to the Chl-specific b_{bp} coefficients associated with environments dominated by the two populations of phytoplankton; C_1^m and S_1 refer to the maximum Chl concentration population 1 can reach and the initial slope relating the Chl concentration of population 1 to total Chl, respectively. The term b_{bp}^k refers to the *background* b_{bp} coefficient. The general equation of the model can be simplified as:

$$b_{bp} = c \cdot [1 - e^{(-S_1 Chl)}] + b_{bp,2}^* \cdot Chl + b_{bp}^k, \quad [2]$$

in which $b_{bp,2}^*$ is the slope, b_{bp}^k is the intercept of the fit, while $c = C_1^m [b_{bp,1}^* - b_{bp,2}^*]$ and S_1 terms are the coefficients of the non-linear part of the model. The $b_{bp,2}^*$, b_{bp}^k , c and S_1 coefficients are found from fitting Eq. 2 to b_{bp} and Chl data by using the iterative bi-square method (see paragraph 2.3). The initial guess for the four parameters are reported in Table S1. These values are in the range and order of magnitude of the values reported in Brewin et al., (2012). This model reduces to the Be05, Blc16 and Blc18 linear models if the non-linear term is discarded out, which would be the case where $b_{bp,1}^*$ and $b_{bp,2}^*$ tend to the same value. This model represents an evolution of the previous published model (*i.e.* Be05, Blc16 and Blc18) because of it takes into account the phytoplankton populations variability in the Chl- b_{bp} relationship and thus for b_{bp}^k estimations. In addition, the inclusion of the non-linear term introduces more flexibility reducing the fit errors for the areas here analyzed (see Figures S1 and S2).

The Eq. 2 is applied to each area (spatially-resolved with the temporal aggregation approach reported in Figure 1), and for every month (spatially- and temporal-resolved approach) for the two layers.

The ratio between the b_{bp}^k value found in the surface and in the bottom layers, and analogously for the euphotic layer, enables understanding the difference between upper and deeper layers for each area of interest. It is computed as:

$$\widehat{b}_{bp}^k = \frac{b_{bp,surface}^k}{b_{bp,bottom}^k} \quad [3a]$$

$$\widehat{b}_{bp}^k = \frac{b_{bp,euphotic}^k}{b_{bp,bottom}^k} \quad [3b]$$

In addition to this ratio, \overline{b}_{bp}^k is here defined as the fraction of the b_{bp}^k with respect to the median b_{bp} (in %) giving an understanding on the relationship between NAP and particle biomass in the different areas, and the layers, of the ocean:

$$\overline{b}_{bp}^k = \frac{b_{bp}^k}{b_{bp}} \quad [4]$$

2.3 Model fit and statistics

For all the computations, Chl measurements below the value of 0.01 mg m^{-3} are considered too noisy for a proper estimation of b_{bp}^k and are filtered out from the dataset. The model in Eq. 2 is fitted to the data using the iterative bi-square method which minimizes a weighted sum of squared errors, where the weight given to each data point decreases with the distance from the fitted curve (Huber, 1981). Therefore, the error function is sensitive to the bulk of the data and the effect of outliers is thus reduced. This error function is minimized through the Trust-Region algorithm (Moré and Sorensen, 1983) and the final fit estimate is found after a maximum of 400 iterations. For each b_{bp}^k the 95% confidence intervals and two-standard deviation as confidence limit ($\pm 2\sigma$) are computed. In order to assess the model performance for the b_{bp}^k calculation, the root mean square (RMS; in m^{-1}) error between the modeled- b_{bp} and measured- b_{bp} are computed. The RMS is calculated according to:

$$RMS = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (b_{bp,modelled,i} - b_{bp,measured,i})^2}$$

3. Results and Discussion

3.1 Global overview of b_{bp}^k

Aggregated quality-controlled data within the surface layer for all areas and months ($N=36067$) are shown in Figure 2a. The b_{bp} coefficients increase with Chl but with relatively

constant b_{bp} for low Chl values (Figure 2a). This behavior is consistent with previous observations by Behrenfeld et al. (2005) and Brewin et al. (2012), and is considered to be the consequence of two distinct oceanic conditions: “*photoacclimation-dominance*” and “*biomass-dominance*” of Chl signal. The former is typical of oligotrophic areas (e.g. subtropical gyres) where variability of Chl is uncoupled with biomass and the process of acclimation to light and nutrients drives Chl variations (Siegel et al., 2013; Halsey and Jones, 2015; Barbieux et al., 2018). On the reverse, the latter case is typical of most productive areas where Chl and b_{bp} strongly covary (Dall’Olmo et al., 2009, 2012; Westberry et al., 2010). The high Chl- b_{bp} co-variability is a clear indication that particles (and biomass) covary with phytoplankton abundance, while the physiological photoacclimation process playing a secondary role in determining the Chl variations.

Here, the application of the Br12 model to these BGC-Argo data leads to a b_{bp}^k equal to $5.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ at the surface, a value higher than that found by Be05 ($3.5 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ at 443 nm). On the other hand, Br12 reported $7.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ for 470 nm and $5.6 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ at 526 nm. Blc18 found a median b_{bp}^k value equal to $9.5 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ based on 19-years of ocean colour data. These values are comparable as the spectral variability is limited in case of b_{bp} ($\pm 30\%$ between 443nm and 700nm when assuming b_{bp} decreasing as a power law with slope equal to 0.7). In relative terms, our study shows that b_{bp}^k dominate within the surface layer as it accounts for $\pm 57\%$ of the total b_{bp} measured by all BGC-Argo floats, a remarkably high percentage.

An increased Chl- b_{bp} co-variability is observed within the euphotic layer (Figure 2b; $N=37322$). The derived b_{bp}^k is not comparable to our estimates from the surface layer or from previous satellite observations because it includes deeper layers where there is high particle concentration, as for example oligotrophic areas such as the subtropical gyres and the eastern Mediterranean Sea (Volpe et al., 2007; Barbieux et al., 2018). The first estimation of b_{bp}^k for this layer is a value of $3.9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$, and accounts for $\pm 45\%$ of the total b_{bp} , suggesting that in the euphotic layer NAP are more correlated to Chl than at the surface.

3.2 Geographical distribution of b_{bp}^k

Figure 3a shows b_{bp}^k estimations for the surface, euphotic and bottom layers within each geographical area sampled by BGC-Argo floats. In surface layer, the range of variability spans between 10^{-4} m^{-1} and 10^{-3} m^{-1} , consistent with global ocean-colour estimations (Bellacicco et al., 2018). Lower variability characterizes the euphotic layer (of a factor of ~ 6), from $\sim 1.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ to $6.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$. For the bottom layer, variability is the lowest, between $2.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ and $4.0 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$. The two upper layers display a latitudinal gradient, with a general b_{bp}^k decrease from northern to southern oceans. b_{bp}^k in the bottom layer does not show a clear geographical pattern and remains relatively constant across all sampled oceanic areas.

Figure 3b shows the $\widehat{b_{bp}^k}$ for each area, the ratios between the spatially-resolved b_{bp}^k found at the surface and euphotic layers with the estimation for the bottom layer. Globally, $\widehat{b_{bp}^k}$ is higher in the upper layer than the at the bottom from mid- to low-latitudes, while b_{bp}^k at the bottom is higher than at the surface in most productive seas such as the NASPG, SAZ, PFZ and ASZ_SIZ areas (Uitz et al., 2009; Alkire et al., 2014; Artega et al., 2018). In these

areas, $\overline{b_{bp}^k}$ is only a small fraction of the total b_{bp} in surface waters (< 20%; Figure 3c) as a consequence of the higher relative variability in the b_{bp} and phytoplankton abundance (Alkire et al., 2014). In the NASPG, characterized by high phytoplankton biomass, $\overline{b_{bp}^k}$ is lower than 10%. It means that b_{bp} is more dominated by particles that covary with phytoplankton cells (see Eq. 1), thus being more influenced by phytoplankton dynamics.

In the Southern Ocean (*i.e.* STZ, SAZ, PFZ and ASZ_SIZ areas), $\overline{b_{bp}^k}$ ranges from 15% (*i.e.* PFZ) to 60% (*i.e.* STZ) for surface waters suggesting inorganic particles (*e.g.* coccoliths) can also drive the b_{bp}^k signal (Figure 3c). Indeed, coccoliths concentrations covary with b_{bp} because they scatter light with high efficiency (Balch et al. 2016; 2018). The b_{bp}^k values, and their order of magnitude, are consistent with measurements of b_{bp} from CaCO_3 reported in Balch et al. (2016) along the Great Calcite Belt (GCB) (their Figure 2c). Thus, in these areas of the Southern Ocean, the b_{bp}^k may be related to the coccolithophorids seasonality (*i.e.* skeleton compounds of no longer living cells; b_{bp}^k is the b_{bp} when Chl is zero) (Balch et al. 2016; 2018; Bellacicco et al., 2018).

In less productive areas (*e.g.* EMS, IEQ, NASTG, SISTG, SASTG, SPSTG; Figure 3d), $\overline{b_{bp}^k}$ is greater than 80% at the surface layer, consistent with previous findings (Brewin et al., 2012; Bellacicco et al., 2018). These areas are characterized by limited nutrients availability determining low phytoplankton biomass, especially pico- and nano-phytoplankton dominated communities (Bricaud et al., 2004; Mignot et al., 2014), which are rapidly recycled in the surface layer thus supporting relatively high bacterial and detrital biomass. For the euphotic layer, much of the b_{bp} can be related to phytoplankton biomass as highlighted by a lower $\overline{b_{bp}^k}$ value of around 60%. This is the consequence of the subsurface chlorophyll maximum (SCM) which is deeper in the subtropical gyres and oligotrophic seas as found by Mignot et al., (2014) and Barbieux et al., (2019). It determines that, at depth, there is an increase of phytoplankton biomass and of NAP covarying with phytoplankton: the b_{bp}^k coefficient indeed decreases from the surface to the euphotic layers (Figure 3a).

3.3 Seasonal variability of b_{bp}^k

The b_{bp}^k values within surface and euphotic layers show a clear seasonal cycle with maxima during the productive periods ($b_{bp}^k > 5.0 \cdot 10^{-4}$) and minima during the low productive periods ($b_{bp}^k < 4.0 \cdot 10^{-4}$) in all the areas outside the oligotrophic seas (*e.g.* NS, NASPG, WMS, EMS, STZ, SAZ, PFZ, ASZ_SIZ) (Figure 4).

In the NASPG, b_{bp}^k shows high values during the well-known spring bloom and low values from December to April (Briggs et al., 2011; Alkire et al., 2014; Mignot et al., 2018). In the Southern Ocean, and especially SAZ, PFZ and ASZ_SIZ areas, b_{bp}^k shows the maxima values from December to April (*i.e.* period of bloom) while the minima are detected in the period May-September.

In the Mediterranean Sea (*i.e.* WMS and EMS), the seasonal cycle varies within the sub-basins showing different amplitude and shape, clearly linked to the regional trophic

regimes. WMS shows b_{bp}^k values higher than the eastern ones confirming the presence of a general decreasing eastward gradient for this coefficient. In the western basin of Mediterranean Sea, deep-water formation dynamics and/or the generally shallow nutricline results in a maximum value in April. On the contrary, maxima generally occur earlier between February and March in the eastern Mediterranean basin. These results confirm Bellacicco et al., (2016) findings for this semi-enclosed basin. In their work, b_{bp}^k was demonstrated to be variable both in space and time with a marked seasonality in the different bio-regions of both the sub-basins. As shown by Bellacicco et al., (2016), periods characterized by lower b_{bp}^k (e.g. summer) are also associated with higher variability and uncertainties in the estimations. This is valid for the b_{bp}^k both in the surface and euphotic layers, and has to be taken into account in the interpretation of these results (see Tables S3 and S4).

The b_{bp}^k at the bottom layer shows a smoother seasonal cycle in respect to what occur in the upper layers. As found by Poteau et al., (2017), an annual cycle is only observed at the Southern Ocean and sub-polar North Atlantic area, regions with the largest amplitude in the seasonal cycles at the surface and euphotic layer (Figure 4) due to blooms of large phytoplankton (Alkire et al., 2014; Barbieux et al., 2018). Poteau et al., (2017), indeed, suggested that the b_{bp}^k at the depth can be mostly related to disaggregation of these large settling particles.

The seasonal cycle of b_{bp}^k in the less productive seas for all the layers is low, suggesting low NAP seasonal variations (e.g. detrital matter, heterotrophic bacteria, virus). The b_{bp}^k estimation for each month appears to be nearly constant throughout the year (Figure 4) and thus b_{bp} may be controlled mostly by b_{bp}^k , as highlighted also in Figure 3c.

4. Conclusions

In this work, an extensive global dataset of Chl and b_{bp} (700) measurements acquired from Biogeochemical-Argo (BGC-Argo) profiling floats was analyzed. Specifically, we investigated and describe the spatial, vertical and temporal variability of b_{bp}^k at global scale. The main results are:

- b_{bp}^k shows a similar order of magnitude in both surface and euphotic layers, as previously published works based on ocean-colour data: ranging between 10^{-4} and 10^{-3} m^{-1} .
- In the surface layer, the b_{bp}^k increase from southern to the northern hemisphere, confirming what was found by Bellacicco et al., (2018) using ocean-colour data.
- In the surface layer of most productive areas (e.g. NASPG), the b_{bp}^k is only a small fraction of the total b_{bp} ($< 20\%$), while in the oligotrophic waters, b_{bp}^k is the main contributor to the total b_{bp} ($> 80\%$). In the euphotic layer of the oligotrophic areas, the b_{bp}^k has a lower contribution to the total b_{bp} (average value of 65%).

- In the surface and euphotic layers, the b_{bp}^k shows strong seasonal variability in the main productive areas of the global ocean, such as NASPG and the Southern Ocean areas. b_{bp}^k has instead a weak temporal variability in the low productivity areas, such as the subtropical gyres. This is valid also for the b_{bp}^k estimations at the bottom layer.

The b_{bp}^k is a key parameter for satellite estimations of phytoplankton biomass in terms of carbon (Behrenfeld et al., 2005, 2016; Bellacicco et al., 2016, 2018, 2019; Martinez-Vicente et al., 2017; Westberry et al., 2008, 2016). Recently, Bellacicco et al., (2018) highlighted the difference (of around a factor of 2) in the phytoplankton carbon biomass estimation from space by using a b_{bp}^k variable in space, rather than a single value. Consequently, inclusion of this reported spatial-temporal and depth variations of b_{bp}^k into phytoplankton carbon models may help to improve their predictions from remote sensing data (Martinez-Vicente et al., 2017) but also from BGC-Argo floats (Mignot et al., 2014, 2018).

Remote optical-based predictions and interpretation of phytoplankton carbon models would also benefit from a better understanding of NAP composition and which particles generate the b_{bp} signal across the world's oceans. Indeed, submicron detrital particles have long been considered as the main source of b_{bp} (Stramski et al., 2004). However, Organelli et al. (2018) has highlighted that b_{bp} is mainly due to particles with diameters between 1-10 μm which may also include NAP and aggregates. This latter study thus opens the way to new questions on the sources of the open-ocean b_{bp} signal that are critical to improving our interpretation of open-ocean b_{bp} .

Future research challenges should therefore be directed to: (i) understand the drivers of the observed spatio-temporal variability and explore the composition of NAP across the world's oceans and how it influences the b_{bp} and b_{bp}^k signal; (ii) study the impact on biogeochemistry of b_{bp}^k , *e.g.* on the particles assemblage in different ocean trophic regimes (*i.e.* subpolar, subtropical); (iii) include b_{bp}^k spatial and temporal variability into phytoplankton carbon estimations from space and its connections with phytoplankton physiology; and most importantly (iv): advance technology for (autonomous) optical measurements of NAP directly, for example by exploiting the birefringence properties of mineral particles such as calcite compounds (Guay and Bishop, 2002; Bishop and Wood, 2009), and acquire spectral angular scattering to better understand the influence of bubbles and plastics (Zhang et al., 1998; Twardowski et al., 2012).

Acknowledgements

M. Bellacicco conceived this work during his stays at the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer (LOV) supported by a postdoctoral fellowship of the *Centre Nationales d'Etudes Spatiales* (CNES; France). Currently, M. Bellacicco has a postdoctoral fellowship by the *European Space Agency* (ESA). This work was supported by the ESA Living Planet Fellowship Project PHYSIOGLOB: Assessing the inter-annual physiological response of phytoplankton to global warming using long-term satellite observations, 2018-2020.

The paper is also a contribution to the following research projects: remOcean (funded by the European Research Council, grant 246777), NAOS (funded by the Agence Nationale de la Recherche in the frame of the French "Equipement d'avenir" program, grant ANR J11R107-F), SOCLIM

(Southern Ocean and climate) project supported by the French research program LEFECYBER of INSU-CNRS, the Climate Initiative of the foundation BNP Paribas and the French polar institute (IPEV), AtlantOS (funded by the European Union's Horizon 2020 Research and Innovation program, grant 2014–633211), E-AIMS (funded by the European Commission's FP7 project, grant 312642), U.K. Bio-Argo (funded by the British Natural Environment Research Council—NERC, grant NE/L012855/1), REOPTIMIZE (funded by the European Union's Horizon 2020 Research and Innovation program, Marie Skłodowska-Curie grant 706781 assigned to E. Organelli), Argo-Italy (funded by the Italian Ministry of Education, University and Research - MIUR), and the French Bio-Argo program (BGC-Argo France; funded by CNES-TOSCA, LEFE Cyber, and GMMC).

All the BGC-Argo data are available at the Coriolis database (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/coriolis>).

References

1. Alkire, M. B., Lee, C., D'Asaro, E., Perry, M. J., Briggs, N., Cetinić, I., & Gray, A. (2014). Net community production and export from Seaglider measurements in the North Atlantic after the spring bloom. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 6121–6139. <https://doi.org/10.1002/2014JC010105>
2. Antoine, D., Siegel, D. A., Kostadinov, T., Maritorena, S., Nelson, N. B., Gentili, B., ... & Guillocheau, N. (2011). Variability in optical particle backscattering in contrasting bio-optical oceanic regimes. *Limnology and Oceanography*, 56(3), 955-973.
3. Arteaga, L., Haëntjens, N., Boss, E., Johnson, K. S., & Sarmiento, J. L. (2018). Assessment of export efficiency equations in the Southern Ocean applied to satellite-based net primary production. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(4), 2945-2964.
4. Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Grey, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes. *Mar. ecol. Prog. ser.*, 10, 257-263.
5. Balch, W. M., Bates, N. R., Lam, P. J., Twining, B. S., Rosengard, S. Z., Bowler, B. C., ... & Rauschenberg, S. (2016). Factors regulating the Great Calcite Belt in the Southern Ocean and its biogeochemical significance. *Global Biogeochemical Cycles*, 30(8), 1124-1144.
6. Balch, W. M. (2018). The ecology, biogeochemistry, and optical properties of coccolithophores. *Annual review of marine science*, 10, 71-98.
7. Barbieux, M., Uitz, J., Bricaud, A., Organelli, E., Poteau, A., Schmechtig, C., ... & D'Ortenzio, F. (2018). Assessing the Variability in the Relationship Between the Particulate Backscattering Coefficient and the Chlorophyll a Concentration from a Global Biogeochemical-Argo Database. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(2), 1229-1250.
8. Behrenfeld, M. J., Boss, E., Siegel, D. A., & Shea, D. M. (2005). Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global biogeochemical cycles*, 19(1).
9. Behrenfeld, M. J., O'Malley, R. T., Boss, E. S., Westberry, T. K., Graff, J. R., Halsey, K. H., ... & Brown, M. B. (2016). Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nature Climate Change*, 6(3), 323.
10. Bellacicco, M., Volpe, G., Colella, S., Pitarch, J., & Santoleri, R. (2016). Influence of photoacclimation on the phytoplankton seasonal cycle in the Mediterranean Sea as seen by satellite. *Remote Sensing of Environment*, 184, 595-604.
11. Bellacicco, M., Volpe, G., Briggs, N., Brando, V., Pitarch, J., Landolfi, A., ... & Santoleri, R. (2018). Global Distribution of Non-Algal Particles From Ocean Color Data and

- Implications for Phytoplankton Biomass Detection. *Geophysical Research Letters*, 45(15), 7672-7682.
12. Bellacicco, M., Vellucci, V., Scardi, M., Barbieux, M., Marullo, S., & D'Ortenzio, F. (2019). Quantifying the Impact of Linear Regression Model in Deriving Bio-Optical Relationships: The Implications on Ocean Carbon Estimations. *Sensors*, 19(13), 3032.
 13. Bishop, J. K., & Wood, T. J. (2009). Year-round observations of carbon biomass and flux variability in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2).
 14. Brewin, R. J., Dall'Olmo, G., Sathyendranath, S., & Hardman-Mountford, N. J. (2012). Particle backscattering as a function of chlorophyll and phytoplankton size structure in the open-ocean. *Optics express*, 20(16), 17632-17652.
 15. Bricaud, A., Babin, M., Claustre, H., Ras, J., & Tièche, F. (2010). Light absorption properties and absorption budget of Southeast Pacific waters. *Journal of Geophysical Research*, 115, C08009. <https://doi.org/10.1029/2009JC005517>.
 16. Briggs, N., Perry, M. J., Cetinić, I., Lee, C., D'Asaro, E., Gray, A. M., & Rehm, E. (2011). High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(10), 1031-1039.
 17. Cho, B. C., & Azam, F. (1990). Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 63(2), 253-259
 18. Dall'Olmo, G., Westberry, T. K., Behrenfeld, M. J., Boss, E., & Slade, W. H. (2009). Direct contribution of phytoplankton-sized particles to optical backscattering in the open ocean. *Biogeosciences Discussions*, 6(1).
 19. Dall'Olmo, G., Boss, E., Behrenfeld, M. J., & Westberry, T. K. (2012). Particulate optical scattering coefficients along an Atlantic Meridional Transect. *Optics express*, 20(19), 21532-21551.
 20. Gray, A. R., Johnson, K. S., Bushinsky, S. M., Riser, S. C., Russell, J. L., Talley, L. D., ... & Sarmiento, J. L. (2018). Autonomous Biogeochemical Floats Detect Significant Carbon Dioxide Outgassing in the High- Latitude Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 45(17), 9049-9057.
 21. Guay, C. K., & Bishop, J. K. (2002). A rapid birefringence method for measuring suspended CaCO₃ concentrations in seawater. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(1), 197-210.
 22. Halsey, K. H., & Jones, B. M. (2015). Phytoplankton strategies for photosynthetic energy allocation. *Annual review of marine science*, 7, 265-297.
 23. Huber, P. J. (1981). *Robust Statistics*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
 24. Martínez-Vicente, V., Evers-King, H., Roy, S., Kostadinov, T. S., Tarran, G. A., Graff, J. R., ... & Röttgers, R. (2017). Intercomparison of ocean color algorithms for picophytoplankton carbon in the ocean. *Frontiers in Marine Science*, 4, 378.
 25. MATLAB and Statistics Toolbox, The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States.
 26. Mignot, A., Claustre, H., Uitz, J., Poteau, A., D'Ortenzio, F., & Xing, X. (2014). Understanding the seasonal dynamics of phytoplankton biomass and the deep chlorophyll maximum in oligotrophic environments: A Bio-Argo float investigation. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(8), 856-876.
 27. Mignot, A., Ferrari, R., & Claustre, H. (2018). Floats with bio-optical sensors reveal what processes trigger the North Atlantic bloom. *Nature communications*, 9(1), 190.
 28. Moré, J. J., & Sorensen, D. C. (1983). Computing a trust region step. *SIAM Journal on Scientific and Statistical Computing*, 4(3), 553-572.
 29. Morel, A. (1988). Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters). *Journal of geophysical research: oceans*, 93(C9), 10749-10768.

30. Morel, A., & Ahn, Y. H. (1990). Optical efficiency factors of free-living marine bacteria: Influence of bacterioplankton upon the optical properties and particulate organic carbon in oceanic waters. *Journal of Marine Research*, 48(1), 145-175.
31. Morel, A., & Ahn, Y. H. (1991). Optics of heterotrophic nanoflagellates and ciliates: A tentative assessment of their scattering role in oceanic waters compared to those of bacterial and algal cells. *Journal of Marine Research*, 49(1), 177-202.
32. Morel, A., & Maritorena, S. (2001). Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C4), 7163-7180.
33. Organelli, E., Barbieux, M., Claustre, H., Schmechtig, C., Poteau, A., Bricaud, A., ... & Leymarie, E. (2017). Two databases derived from BGC-Argo float measurements for marine biogeochemical and bio-optical applications. *Earth System Science Data*, 9, 861-880.
34. Organelli, E., Dall'Olmo, G., Brewin, R. J., Tarran, G. A., Boss, E., & Bricaud, A. (2018). The open-ocean missing backscattering is in the structural complexity of particles. *Nature Communications*, 9(1), 5439.
35. Poteau, A., Boss, E., & Claustre, H. (2017). Particulate concentration and seasonal dynamics in the mesopelagic ocean based on the backscattering coefficient measured with Biogeochemical- Argo floats. *Geophysical Research Letters*, 44(13), 6933-6939.
36. Siegel, D. A., Behrenfeld, M. J., Maritorena, S., McClain, C. R., Antoine, D., Bailey, S. W., ... & Eplee Jr, R. E. (2013). Regional to global assessments of phytoplankton dynamics from the SeaWiFS mission. *Remote Sensing of Environment*, 135, 77-91.
37. Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montresor, M., Ribera d'Alcalà, M., Vaqué, D., & Zingone, A. (2010). Plankton in the open Mediterranean Sea: a review.
38. Sosik, H. M. Characterizing seawater constituents from optical properties. In M. Babin, C. S. Roesler and J. J. Cullen [eds.]. Real-time coastal observing systems for ecosystem dynamics and harmful algal blooms. UNESCO, pp. 281-329. (peer reviewed) (2008).
39. Stramski, D., & Kiefer, D. A. (1991). Light scattering by microorganisms in the open ocean. *Progress in Oceanography*, 28(4), 343-383.
40. Stramski, D., Boss, E., Bogucki, D., & Voss, K. J. (2004). The role of seawater constituents in light backscattering in the ocean. *Progress in Oceanography*, 61(1), 27-56.
41. Twardowski, M., Zhang, X., Vagle, S., Sullivan, J., Freeman, S., Czerski, H., ... & Kattawar, G. (2012). The optical volume scattering function in a surf zone inverted to derive sediment and bubble particle subpopulations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C7).
42. Uitz, J., Claustre, H., Griffiths, F. B., Ras, J., Garcia, N., & Sandroni, V. (2009). A phytoplankton class-specific primary production model applied to the Kerguelen Islands region (Southern Ocean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56(4), 541-560.
43. Volpe, G., Santoleri, R., Vellucci, V., d'Alcalà, M. R., Marullo, S., & d'Ortenzio, F. (2007). The colour of the Mediterranean Sea: Global versus regional bio-optical algorithms evaluation and implication for satellite chlorophyll estimates. *Remote Sensing of Environment*, 107(4), 625-638.
44. Westberry, T., Behrenfeld, M. J., Siegel, D. A., & Boss, E. (2008). Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2).
45. Westberry, T. K., Dall'Olmo, G., Boss, E., Behrenfeld, M. J., & Moutin, T. (2010). Coherence of particulate beam attenuation and backscattering coefficients in diverse open ocean environments. *Optics Express*, 18(15), 15419-15425.

46. Westberry, T. K., Schultz, P., Behrenfeld, M. J., Dunne, J. P., Hiscock, M. R., Maritorea, S., ... & Siegel, D. A. (2016). Annual cycles of phytoplankton biomass in the subarctic Atlantic and Pacific Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 30(2), 175-190.
47. Zhang, X., Lewis, M., & Johnson, B. (1998). Influence of bubbles on scattering of light in the ocean. *Applied Optics*, 37(27), 6525-6536.

Accepted Article

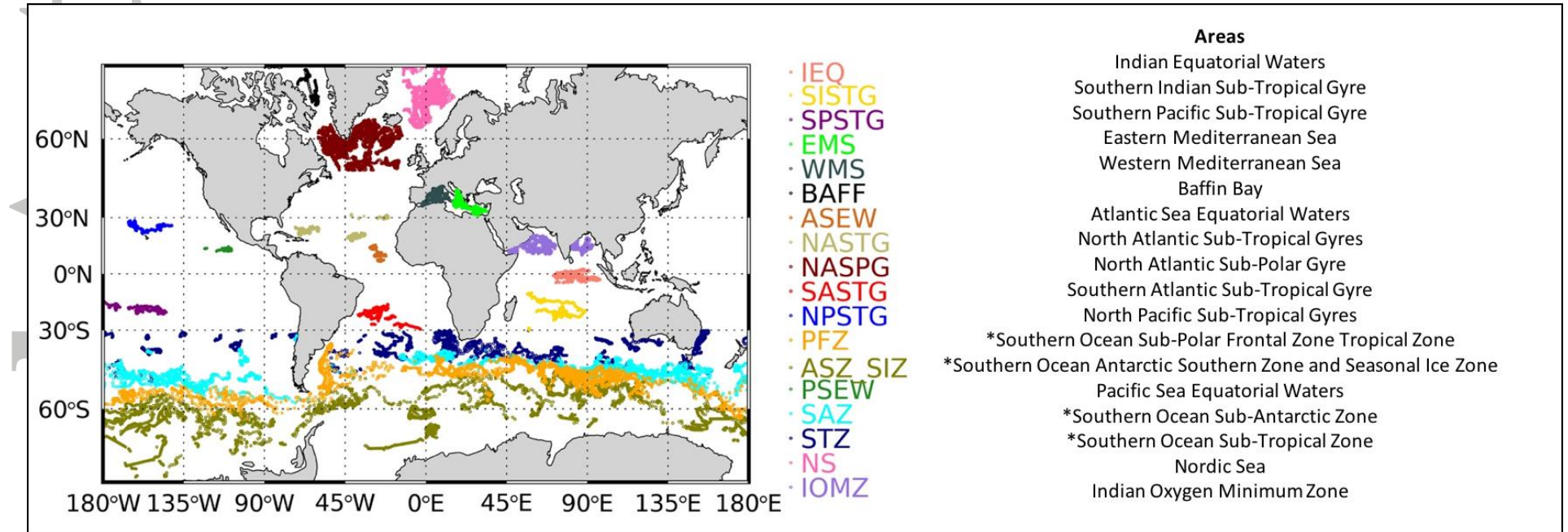


Figure 1: Geographical distribution of the BGC-Argo dataset on a global ocean scale. Each colour represents sampling areas and abbreviations. * indicates data acquired in four regions below 30°S which have been delineated by using temperature profiles (Gray et al., 2018): Sub-Tropical Zone (STZ) with a temperature at 100 m above 11°C; the Sub-Antarctic Zone (SAZ) with a temperature at 400 m below 5°C; the Polar Frontal Zone (PFZ) with the minimum temperature between 0 and 200 m above 2°C; the Antarctic Southern Zone and Seasonal Ice Zone (ASZ_SIZ) minimum temperature between 0 and 200 m below 2°C.

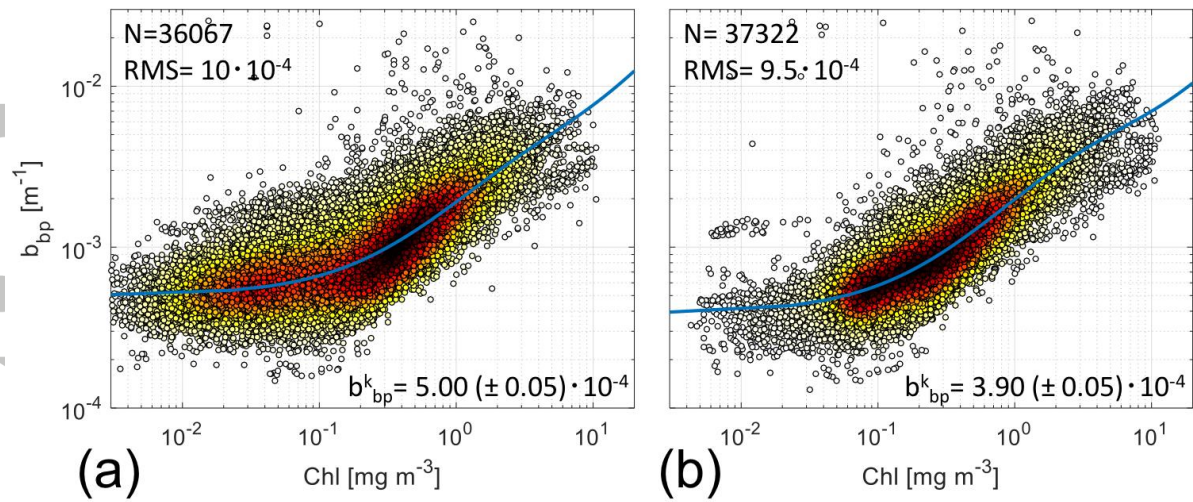


Figure 2: Plot density between Chl and b_{bp} (700) within the surface layer (panel a) and the euphotic layer (panel b). Both panels include the number of observations (N) and the RMS (in m^{-1}). The b_{bp}^k estimation (in m^{-1}) with two standard deviation as confidence limit ($\pm 2\sigma$) is also reported. Chl values $< 0.01 \text{ mg m}^{-3}$ are not included in the fit computations. The plots are presented in logarithmic scale in both axes though the fit has been calculated in linear scale. Dot density is indicated as color from white (low density) to black (high density).

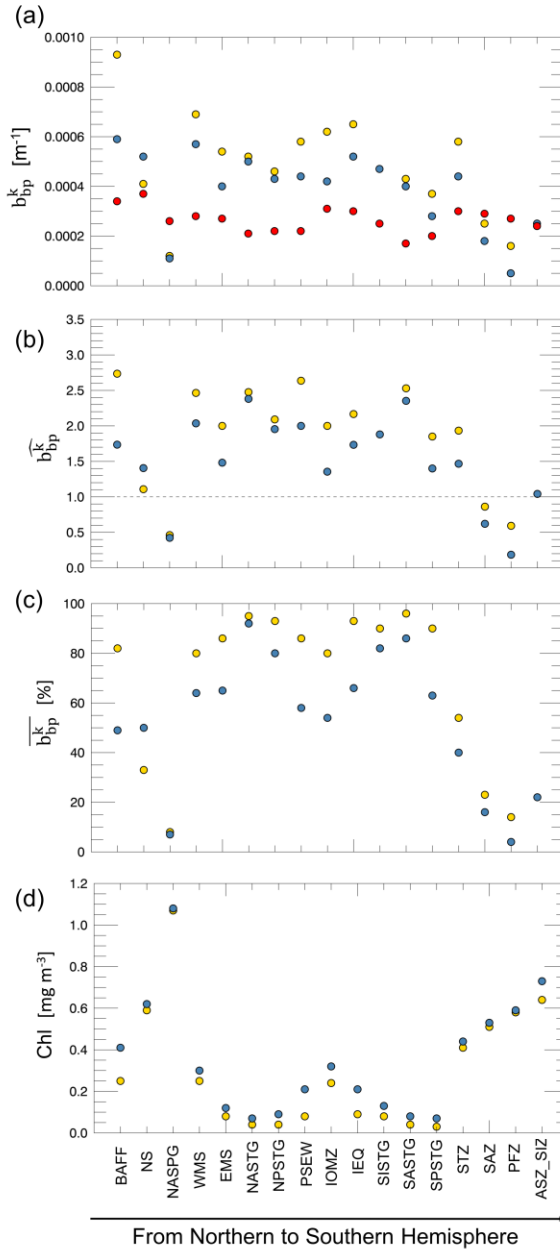


Figure 3: Geographical distribution of b_{bp}^k (in m^{-1}) in the three layers: surface (gold), euphotic (blue) and bottom (red) (a). The $\widehat{b_{bp}^k}$ for the surface (gold) and euphotic (blue) layers for each area (b). The dashed line indicates the case where $\widehat{b_{bp}^k}$ estimates between surface or euphotic layer with bottom layer are close to the same value. Panel c shows the $\overline{b_{bp}^k}$ (in %) for each area and layer (gold for surface layer; blue for euphotic layer). The model performance, in terms of RMS (m^{-1}) and interval of confidence at 95% for each b_{bp}^k estimation is reported in the supplementary information (see Figures S3, S4; Table S2). ASEW area is not included in this analysis due to the low performance of the model and highest uncertainties in b_{bp}^k assessment in both layer (for details see the supplementary materials). Note that the areas have been sorted from the northern to the southern hemisphere. Panel d shows the mean Chl values for each region and layers (gold for surface layer and blue for euphotic layer). See Table 1 for locations and abbreviations.

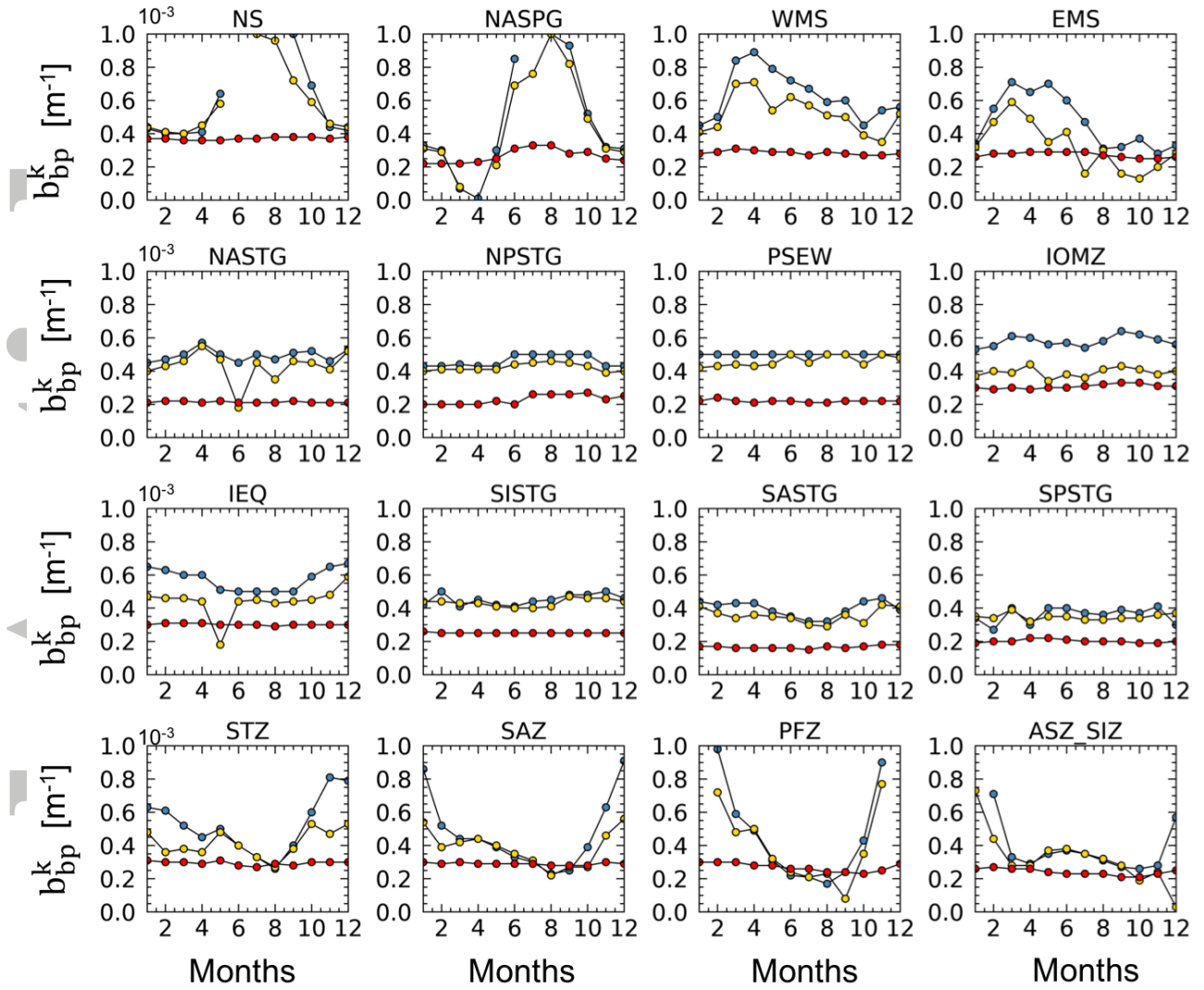


Figure 4: Temporal variability of b_{bp}^k (in m^{-1}) for each area and all the three layers: surface (gold), euphotic (blue) and bottom (red). The model performance, in terms of RMS (m^{-1}) and interval of confidence at 95% for each monthly b_{bp}^k estimation, are reported in the supplementary materials (see Tables S3, S4 and S5). ASEW and BAFF areas are not included in the analysis due to the absence/limited number of observations that prevents the description of the annual cycle. See Table 1 for locations and abbreviations.

Global variability of optical backscattering by non-algal particles from a Biogeochemical-Argo dataset

M. Bellacicco^{1,2}, M. Cornec², E. Organelli², R.J.W. Brewin^{3,4}, G. Neukermans², G. Volpe⁵, M. Barbieux², A. Poteau², C. Schmechtig², F. D'Ortenzio², S. Marullo¹, H. Claustre² and J. Pitarch⁶

¹Italian National Agency for New Technologies, Energy and Sustainable Economic Development (ENEA), Via E. Fermi 45, 00044, Frascati, Italy.

²Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV, F-06230 Villefranche-sur-Mer, France.

³College of Life and Environmental Science, University of Exeter, Penryn, Cornwall, TR10 9FE, UK

⁴Plymouth Marine Laboratory, Prospect Place, The Hoe, Plymouth PL1 3DH, UK.

⁵Institute of Marine Sciences (ISMAR)-CNR, Via Fosso del Cavaliere, 100, 00133, Rome, Italy.

⁶NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Department of Coastal Systems, and Utrecht University, Den Burg, Texel, the Netherlands.

*Corresponding author mail-address: marco.bellacicco@enea.it

Supplementary Materials

- The first paragraph described the quality control and processing of the BGC-Argo dataset.
- The second paragraph described the derivation of quantities such as the surface layer as seen by satellite, the euphotic layer and the bottom layer.

The supplementary material reports also the b_{bp}^k estimations in the different cases of study:

- Figures S1 and S2 show the scatter plot between Chl and b_{bp} for each area and in both layers with information about the model performance in terms of RMS (in m^{-1}). In each Figure are shown the linear and non-linear models fit. The non-linear model (the approach then here selected and used for b_{bp}^k computations) is more efficient with respect to the linear approach in case of both layers and in the most productive areas.
- Figures S3 and S4 show the plot density of each area in both the layer of study with the b_{bp}^k estimations and two-standard deviation as confidence limit ($\pm 2\sigma$). In each panel are also reported the RMS (in m^{-1}) for describing the model performance and the number of observations (N).
- Table S1 contains the first guess and parameters bounds (lower and upper) for the regression fit as described by Eq. 2 in the manuscript.
- Table S2 contains the b_{bp}^k for the deep layer $\pm 2\sigma$ as confidence limit. Having in mind that the b_{bp}^k is computed as the median value of the b_{bp} in order to minimize the effect of the outliers, while the standard deviation considers extreme values for its intrinsic definition. For these reasons, the uncertainties of b_{bp}^k display high values with respect to the b_{bp}^k estimations in the other layers.
- Tables S3 and S4 contain b_{bp}^k (interval of confidence at 95% and number of observations) for each month and each area for surface and euphotic layers. For each estimation, we also report the RMS (in m^{-1}). Table S5 refers to b_{bp}^k in the bottom layer. In case of the bottom layer, the b_{bp}^k is computed as the median value of the b_{bp} in order to minimize the effect of the outliers.
- The reader must note that for the cases of monthly b_{bp}^k computations (Table S3, S4, S5), for each b_{bp}^k is reported the interval of confidence at 95%, instead of $\pm 2\sigma$, that gives to the reader the entire range of variability of the computation (upper and lower bounds of the interval of confidence).

- **Quality control of vertical profiles**

Vertical profiles of T (units of °C) and S (units of PSU) were quality-controlled following Argo protocols as detailed in *Wong et al.* (2010). Vertical profiles of FChla and b_{bp} were all processed and quality controlled from initial raw data (numerical counts) as transmitted by the sensors, using the same protocols regardless of the sensor type. Such procedure ensures therefore to derive an interoperable dataset. Hereafter, the detailed step-by-step protocols for FChla and b_{bp} are described.

The FChla vertical profiles were processed and quality controlled as follows:

- (1) Numerical counts were converted into Chl concentration (units of mg m^{-3}) by subtracting the dark counts and multiplying by a scale factor. Both dark counts and scale factors were specific to each sensor of each float, and were provided by the manufacturer.
- (2) Time-series of vertical profiles of Chl for each float were visually checked to identify and remove any profile affected by sensor malfunction or biofouling, which increased noise and spike occurrence. Malfunction and biofouling affected only 9.6% of the profiles.
- (3) Profiles with less than 15 records per profile (3% of the database) were removed, being inadequate for further treatment and statistical analysis.
- (4) Out-of-range values were removed as detailed in *Schmechtig et al.*, (2014).
- (5) Potential instrument drift was checked on time series of Chl within the 950-1000 m layer as collected by the float when in drift mode following *Organelli et al.* (2017). Any drift was corrected by applying the time-dependent offset determined from the linear regression of the median values between 950-1000m as a function of time.
- (6) Vertical profiles were further corrected for any non-zero values observed at depth. To adjust the profile, the procedure as detailed in *Schmechtig et al.* (2014) was applied but in particular situations and/or regions. In the subtropical gyres, Chl slightly increased with depth below the euphotic zone where it was expected to be 0. In this case, following *Xing et al.* (2017), the absolute minimum of the profile was considered as the dark's reference and thus subtracted from the whole profile and all the values deeper than the depth of this minimum value were set to 0. In the Oxygen Minimum Zones (*i.e.*, Arabian Sea and Bay of Bengal), the secondary peak of Chl often observed at depth was first detected and preserved by applying the method by *Wojtasiewicz et al.* (2018), and then the whole profile was corrected following *Xing et al.* (2017). Lastly, a specific correction was applied to profiles acquired in regions characterized by late winter/early spring intense vertical mixing (*i.e.*, North Atlantic subpolar gyre and Western Mediterranean Sea) in which a significant signal of Chl can be found below the euphotic zone. In these cases, deep (950 - 1000m) median values of Chl were computed for the time series of float profiles. A robust linear regression on these values as a function of time was applied, and anomalies were identified as the residuals exceeding the 85th percentile. Only when anomalies were associated with a mixed layer depth (MLD, see computation below) deeper than 600m, the profiles were corrected for the intercept of the robust linear regression.
- (7) All the Chl profiles were corrected for the global bias in factory calibration by multiplying for the correction factor of 0.5 (*Roesler et al.*, 2017).
- (8) Finally, Chl profiles were corrected for Non-Photochemical Quenching following *Xing et al.* (2018). The maximum Chl value found in the thinner layer between the Mixed Layer and the euphotic layer (Zeu, see computation below) was extrapolated up to the surface.

The b_{bp} vertical profiles were processed and quality controlled as follows:

1. Numerical counts were converted to the angular scattering coefficients measured at an angle of 124° and for the wavelength 700 m, $\beta(124,700)$, by using calibration factors (*i.e.*, slope factor) as provided by the manufacturer. The particulate backscattering coefficient, $b_{bp}(700)$, was then calculated as (units of m^{-1}):

$$b_{bp}(700) = \chi(124) \times 2\pi \times \{\beta(124,700) - \beta_{sw}(124,700)\}$$

2. where $\chi(124)$ is the conversion factor from a single measurement and is equal to 1.076 (Sullivan *et al.*, 2016); β_{sw} is the contribution of pure sea water which was calculated following Zhang *et al.* (2009).
3. As some b_{bp} sensors may present high calibration uncertainties on the slope factor (Poteau *et al.*, 2017), all b_{bp} profiles still not reprocessed with the corrected calibration factor provided by the manufacturer (Schmechtig *et al.*, 2018) were removed (17 % of profiles). This step ensured to get the most accurate and homogeneous dataset.
4. Similar to Chl quality control procedure, vertical profiles of b_{bp} and time series were checked to identify and remove profiles affected by sensor malfunction or biofouling.
5. Out-of-range values were removed as detailed in Schmechtig *et al.*, (2014).
6. Similar to the Chl procedure, also profiles with less than 15 records per profile were removed and any instrument drift identified and corrected.

- ***Derived quantities***

The depth of the mixed layer, MLD (m), was estimated using a threshold criterion of 0.03 kg m^{-3} with respect to a density reference value at 10 m (DeBoyer-Montégut, 2004). The depth of euphotic zone, Z_{eu} (units of m), which is the depth where PAR reaches 1% of its surface value, was estimated from the Chl profile through the iterative process described in Morel and Maritorena (2001). Subsequently, the first optical depth, Z_{pd} (units of m), was calculated as $Z_{eu}/4.6$ (Morel, 1988). Finally, for each profile, the mean and standard deviation of Chl and b_{bp} were calculated within: i) the surface layer: the layer between sea surface and the first optical depth; ii) the euphotic layer: the layer between sea surface and euphotic zone; and iii) the bottom layer: the layer between 950 and 1000 m.

Figure Content:

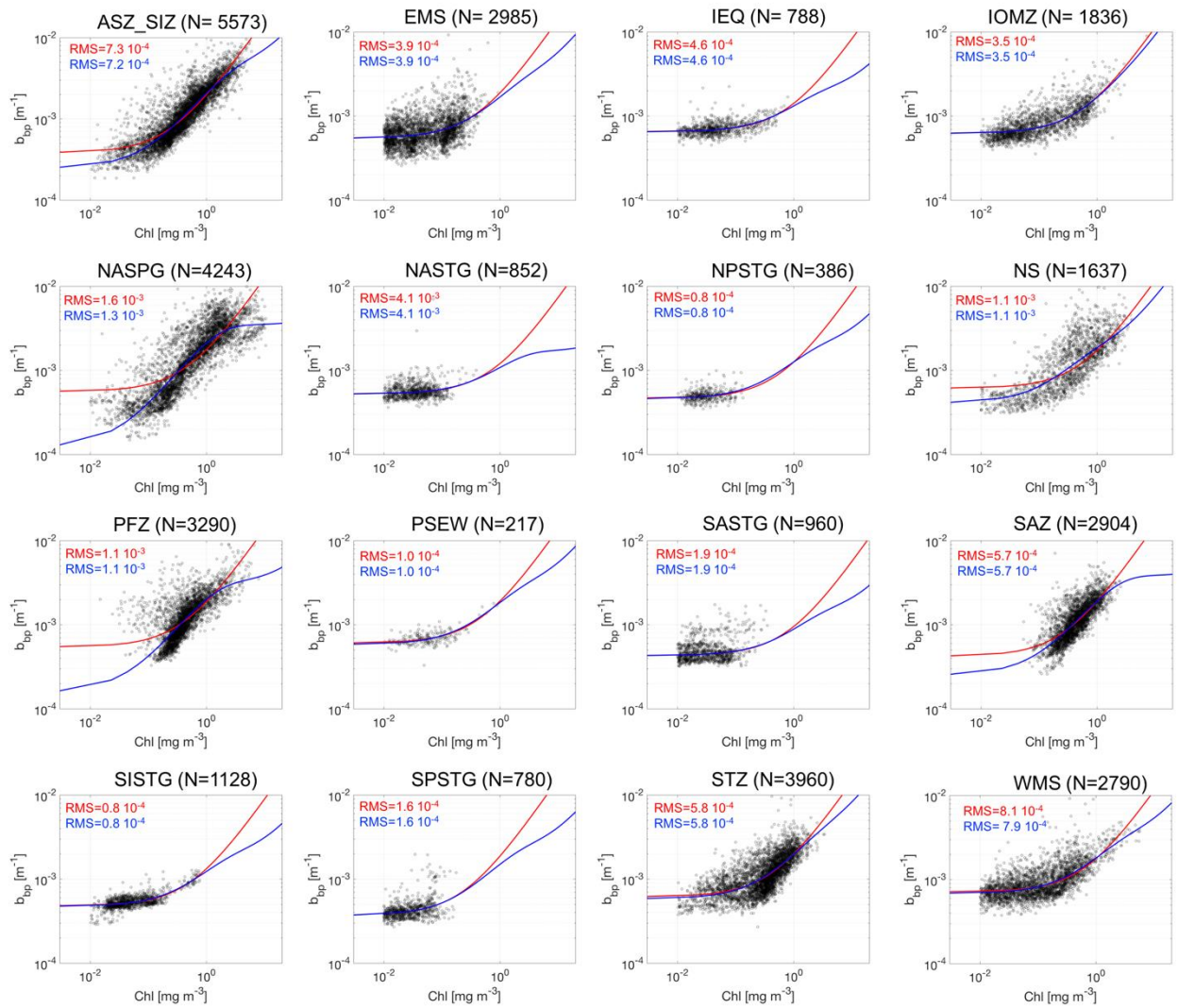


Figure S1: Scatter plot between Chl (mg m^{-3}) and b_{bp} ($700; \text{m}^{-1}$) within the surface layer for 16 bioregions. The linear model is depicted with the red line, while the non-linear model is denoted by the blue line. The number of observations (N) is reported for each area. In each panel are also indicated the RMS errors computed here to define the model performances. ASEA and BAFF area are not included in this preliminary analysis due the absence/limited number of observations that prevents the description of the annual cycle.

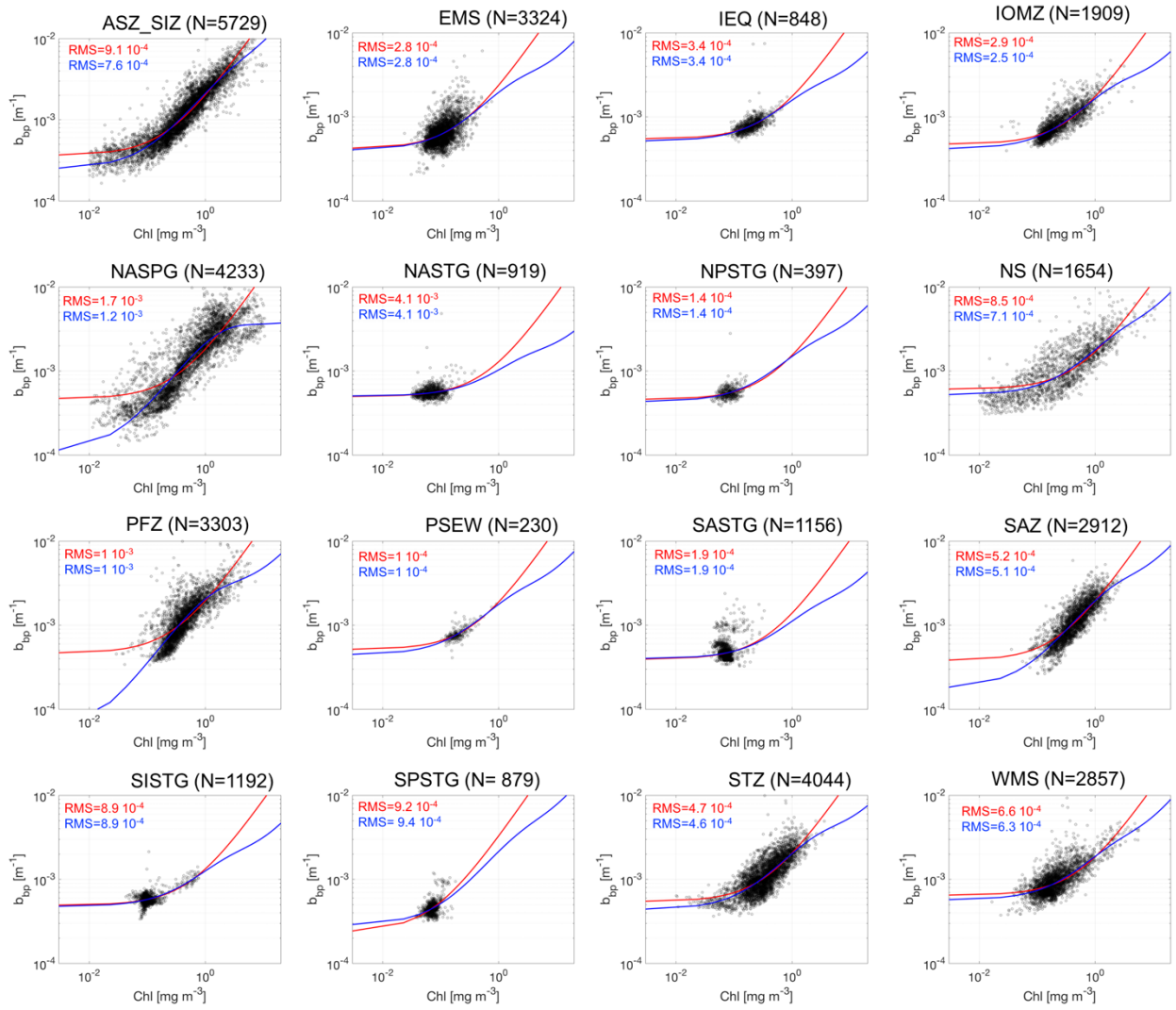


Figure S2: Scatter plot between Chl (mg m^{-3}) and b_{bp} ($700; \text{m}^{-1}$) within the euphotic layer for 16 bioregions. The linear model is depicted with the red line, while the non-linear model is denoted by the blue line. The number of observations (N) is reported for each area. In each panel are also indicated the RMS errors computed here to define the model performances. ASEW and BAFF area are not included in this preliminary analysis due the absence/limited number of observations that prevents the description of the annual cycle.

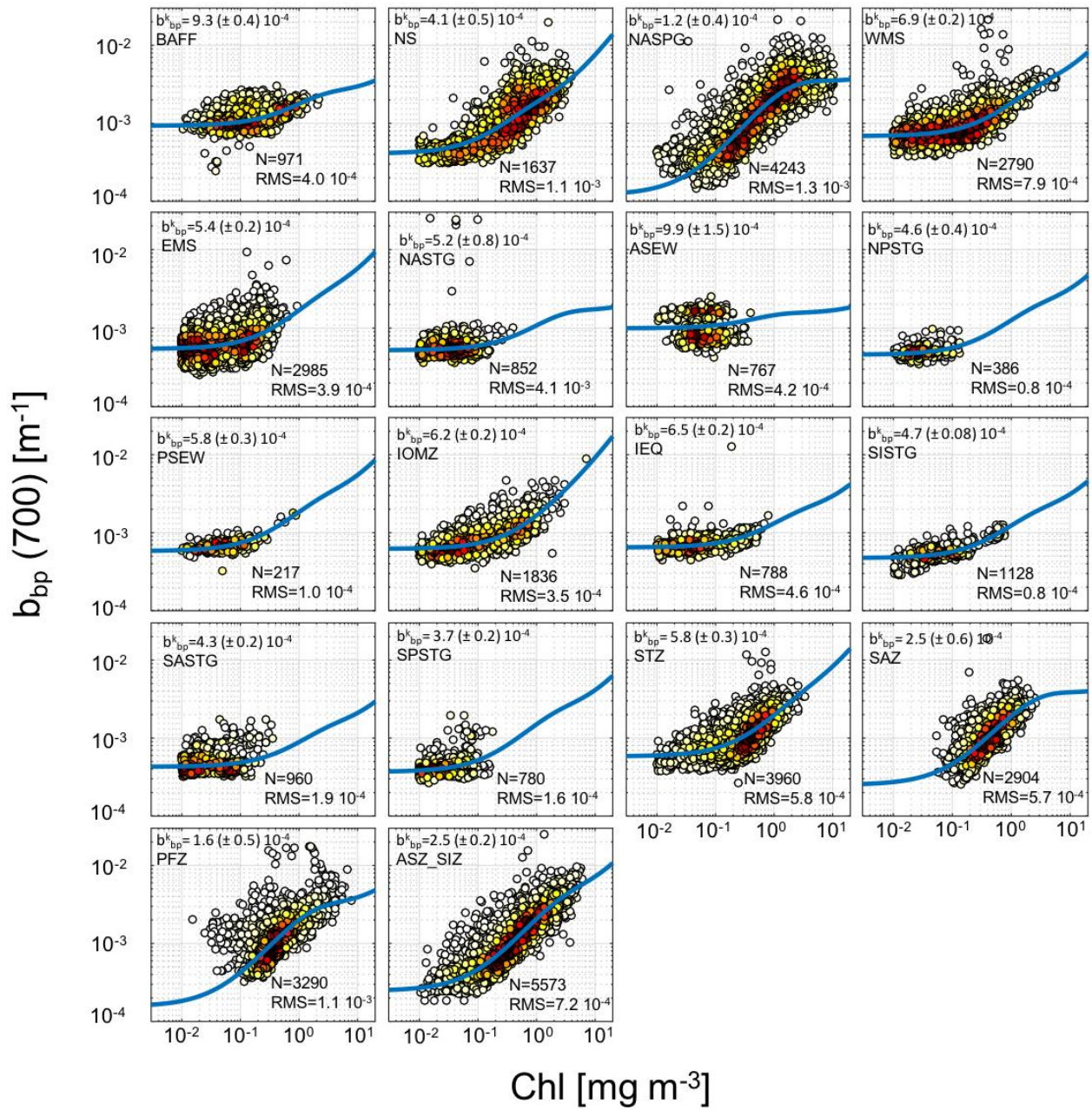


Figure S3: Plot density between Chl and $b_{bp}(700)$ within the surface layer. In each panel indicates the number of observations (N) and the RMS coefficient (in m^{-1}). The b_{bp}^k estimations (in m^{-1}) with two standard deviation as confidence limits ($\pm 2\sigma$) is also indicated. Chl values less than $0.01\ mg\ m^{-3}$ are not included in the fits computations. All these values are reported into the manuscript in Figure 3a. Dot density is indicated as color from white (low density) to black (high density).

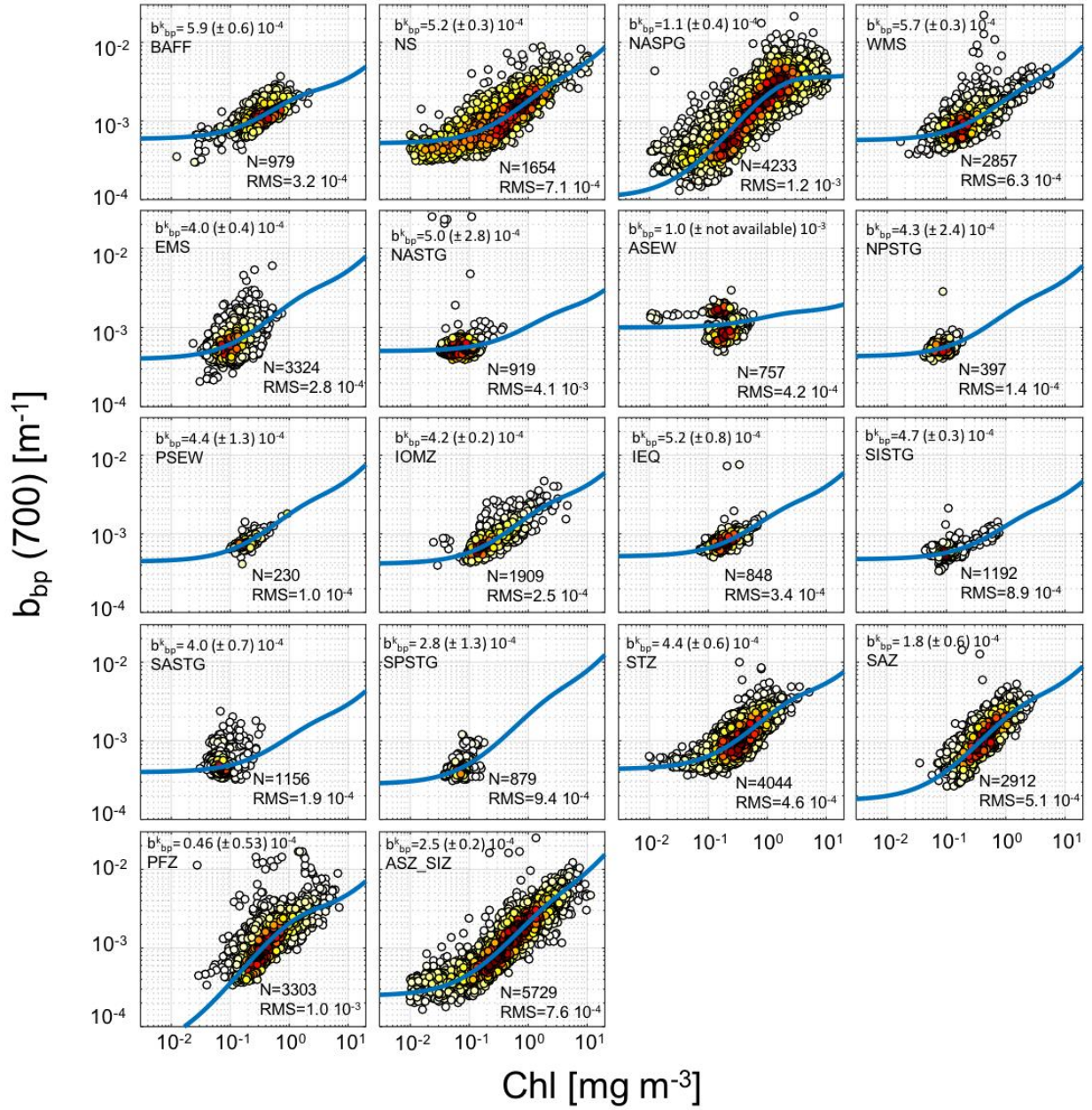


Figure S4: Plot density between Chl and $b_{bp}(700)$ within the euphotic layer. In each panel indicates the number of observations (N) and the RMS coefficient (in m^{-1}). The b_{bp}^k estimation (in m^{-1}) with two standard deviation as confidence limit ($\pm 2\sigma$) is also indicated. Chl values less than 0.01 mg m^{-3} are not included in the fits computations. All these values are reported in the manuscript in Figure 3a. Dot density is indicated as color from white (low density) to black (high density).

Table S1: the parameter bounds and initial guess for the regression fit (see Eq.2 in the manuscript).

Areas	$b_{bp}^k (\cdot 10^{-4}; m^{-1})$	N
BAFF	3.4 ± 6.7	918
NS	3.7 ± 2.6	1999
NASPG	2.6 ± 12.0	3742

WMS	2.8 ± 8.0	2488
EMS	2.7 ± 4.3	2834
NASTG	2.1 ± 90.0	730
ASEW	2.8 ± 11.0	796
NPSTG	2.2 ± 0.9	395
PSEW	2.2 ± 0.7	230
IOMZ	3.1 ± 1.8	1754
IEQ	3.0 ± 9.3	846
SISTG	2.5 ± 2.4	335
SASTG	1.7 ± 2.4	1150
SPSTG	2.0 ± 0.9	879
STZ	3.0 ± 17.0	3111
SAZ	2.9 ± 11.0	2876
PFZ	2.7 ± 24.0	3058
ASZ_SIZ	2.4 ± 16.0	5752

Table S2: b_{bp}^k assessment (in m^{-1}) in the bottom layer with $\pm 2\sigma$ as confidence limit. For each area, we also report the number of observations (N).

ASZ_SIZ	b_{bp}^k	N	$RMS (\cdot 10^{-4})$
January	Not available	693	14.0
February	0.00071 (0.00052 \leftrightarrow 0.00090)	511	9.6
March	0.00033 (0.00024 \leftrightarrow 0.00041)	473	6.0
April	0.00029 (0.00016 \leftrightarrow 0.00042)	469	4.0
May	0.00035 (0.00027 \leftrightarrow 0.00044)	462	2.3
June	0.00037 (0.00031 \leftrightarrow 0.00043)	397	2.1
July	0.00035 (0.00030 \leftrightarrow 0.00039)	335	1.7
August	0.00031 (0.00026 \leftrightarrow 0.00036)	300	2.0
September	0.00027 (0.00022 \leftrightarrow 0.00032)	312	1.4
October	0.00026 (0.00020 \leftrightarrow 0.00033)	498	2.5
November	0.00028 (0.00017 \leftrightarrow 0.00038)	541	4.2
December	0.00057 (0.00037 \leftrightarrow 0.00077)	582	7.3
SAZ	b_{bp}^k	N	$RMS (\cdot 10^{-4})$
January	0.00086 (0.00053 \leftrightarrow 0.00120)	285	5.4
February	0.00052 (-0.00003 \leftrightarrow 0.00106)	204	5.3
March	0.00044 (-0.00049 \leftrightarrow 0.00137)	193	4.9
April	0.00044 (-0.00010 \leftrightarrow 0.00099)	203	2.9
May	0.00039 (-0.00012 \leftrightarrow 0.00089)	212	2.0
June	0.00033 (0.00013 \leftrightarrow 0.00054)	193	1.4
July	0.00030 (0.00016 \leftrightarrow 0.00043)	221	1.2
August	0.00023 (0.00001 \leftrightarrow 0.00044)	255	1.9
September	0.00025 (0.00003 \leftrightarrow 0.00046)	260	5.1
October	0.00039 (0.00012 \leftrightarrow 0.00065)	295	3.6
November	0.00063 (0.00009 \leftrightarrow 0.00117)	277	11.8
December	0.00091 (0.00068 \leftrightarrow 0.00114)	306	5.1
STZ	b_{bp}^k	N	$RMS (\cdot 10^{-4})$
January	0.00063 (0.00056 \leftrightarrow 0.00070)	489	8.7
February	0.00061 (0.00052 \leftrightarrow 0.00069)	342	4.8
March	0.00052 (0.00046 \leftrightarrow 0.00058)	393	3.1
April	0.00045 (0.00038 \leftrightarrow 0.00051)	384	2.4
May	0.00050 (0.00037 \leftrightarrow 0.00063)	349	2.6
June	0.00040 (0.00019 \leftrightarrow 0.00061)	301	3.9
July	0.00033 (0.00012 \leftrightarrow 0.00054)	271	2.1
August	0.00026 (0.00002 \leftrightarrow 0.00049)	226	2.4
September	0.00040 (0.00019 \leftrightarrow 0.00061)	219	3.1
October	0.00060 (0.00047 \leftrightarrow 0.00074)	346	8.7

November	0.00081 (0.00064 ↔ 0.00099)	293	6.1
December	0.00079 (0.00070 ↔ 0.00088)	347	4.6
<i>PFZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	Not available	311	6.3
February	0.00098 (0.00058 ↔ 0.00076)	240	3.9
March	0.00059 (0.00038 ↔ 0.00062)	228	4.4
April	0.00049 (0.00034 ↔ 0.00067)	240	3.0
May	0.00031 (0.00019 ↔ 0.00070)	246	2.3
June	0.00022 (0.00013 ↔ 0.00064)	249	1.8
July	0.00021 (0.00005 ↔ 0.00061)	232	1.3
August	0.00017 (-0.00005 ↔ 0.00062)	230	3.5
September	0.00024 (0.00006 ↔ 0.00067)	259	2.3
October	0.00043 (0.00017 ↔ 0.00076)	313	3.7
November	0.00090 (0.00075 ↔ 0.00071)	337	5.8
December	Not available	405	25.4
<i>IOMZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00053 (0.00047 ↔ 0.00058)	185	2.1
February	0.00055 (0.00048 ↔ 0.00062)	201	2.8
March	0.00061 (0.00055 ↔ 0.00067)	184	4.0
April	0.00060 (0.00050 ↔ 0.00070)	130	1.6
May	0.00056 (0.00048 ↔ 0.00064)	140	2.3
June	0.00057 (0.00054 ↔ 0.00061)	164	2.5
July	0.00054 (0.00045 ↔ 0.00062)	144	3.0
August	0.00058 (0.00049 ↔ 0.00067)	145	4.4
September	0.00064 (0.00052 ↔ 0.00076)	131	4.8
October	0.00062 (0.00053 ↔ 0.00071)	141	4.4
November	0.00059 (0.00051 ↔ 0.00067)	132	2.5
December	0.00056 (0.00048 ↔ 0.00063)	139	2.3
<i>NASPG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00033 (0.00027 ↔ 0.00040)	201	2.0
February	0.00030 (0.00021 ↔ 0.00039)	218	2.5
March	0.00007 (0.00001 ↔ 0.00014)	426	2.0
April	0.00001 (-0.00007 ↔ 0.00010)	527	5.1
May	0.00030 (-0.00001 ↔ 0.00062)	570	13.7
June	0.00085 (0.00018 ↔ 0.00152)	602	23.7
July	Not available	456	11.0
August	0.00100 (0.00040 ↔ 0.00160)	325	7.6
September	0.00093 (0.00052 ↔ 0.00135)	297	7.2
October	0.00052 (0.00011 ↔ 0.00093)	180	3.8
November	0.00032 (0.00010 ↔ 0.00055)	238	7.4
December	0.00031 (0.00022 ↔ 0.00041)	203	2.9
<i>NS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00043 (0.00013 ↔ 0.00072)	41	1.4
February	0.00040 (0.00022 ↔ 0.00058)	44	1.5
March	0.00040 (0.00028 ↔ 0.00051)	111	5.8
April	0.00041 (0.00031 ↔ 0.00051)	144	2.9
May	0.00064 (0.00039 ↔ 0.00089)	169	6.3
June	Not available	150	11.2
July	Not available	179	19.4
August	Not available	198	12.3
September	0.00100 (0.00049 ↔ 0.00150)	189	5.2
October	0.00069 (0.00049 ↔ 0.00089)	187	3.3
November	0.00044 (0.00036 ↔ 0.00053)	145	1.3
December	0.00042 (0.00028 ↔ 0.00057)	80	1.1
<i>WMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00045 (0.00005 ↔ 0.00086)	265	7.0
February	0.00050 (0.00003 ↔ 0.00097)	214	22.0
March	0.00084 (0.00068 ↔ 0.00101)	271	4.6

April	0.00089 (0.00079 ↔ 0.00100)	224	4.6
May	0.00079 (0.00073 ↔ 0.00085)	264	3.3
June	0.00072 (0.00067 ↔ 0.00077)	230	2.1
July	0.00067 (0.00059 ↔ 0.00076)	229	1.7
August	0.00059 (0.00050 ↔ 0.00068)	208	1.7
September	0.00060 (0.00043 ↔ 0.00077)	202	1.8
October	0.00045 (0.00022 ↔ 0.00069)	196	5.2
November	0.00054 (0.00025 ↔ 0.00083)	218	10.4
December	0.00056 (0.00043 ↔ 0.00068)	269	5.1
<i>EMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00034 (0.00016 ↔ 0.00052)	271	5.4
February	0.00055 (0.00031 ↔ 0.00080)	219	5.9
March	0.00071 (0.00063 ↔ 0.00078)	254	2.8
April	0.00065 (0.00059 ↔ 0.00070)	209	3.1
May	0.00070 (0.00063 ↔ 0.00076)	284	2.9
June	0.00060 (0.00039 ↔ 0.00080)	283	2.0
July	0.00047 (0.00022 ↔ 0.00072)	206	2.0
August	0.00031 (0.00022 ↔ 0.00040)	262	1.9
September	0.00032 (0.00018 ↔ 0.00047)	241	5.6
October	0.00037 (0.00027 ↔ 0.00047)	246	2.6
November	0.00028 (0.00018 ↔ 0.00037)	246	2.2
December	0.00033 (0.00019 ↔ 0.00047)	264	2.7
<i>IEQ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00065 (0.00058 ↔ 0.00072)	92	1.6
February	0.00063 (0.00052 ↔ 0.00074)	48	1.1
March	0.00060 (0.00029 ↔ 0.00090)	41	2.4
April	0.00060 (0.00054 ↔ 0.00066)	52	0.9
May	0.00051 (0.00007 ↔ 0.00094)	55	16.1
June	0.00050 (0.00038 ↔ 0.00062)	57	1.6
July	0.00050 (0.00036 ↔ 0.00064)	59	1.3
August	0.00050 (0.00039 ↔ 0.00061)	58	1.2
September	0.00050 (0.00040 ↔ 0.00060)	59	1.5
October	0.00059 (0.00049 ↔ 0.00068)	70	1.3
November	0.00065 (0.00058 ↔ 0.00071)	95	2.0
December	0.00067 (0.00058 ↔ 0.00075)	102	1.4
<i>NASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00045 (0.00034 ↔ 0.00057)	116	1.0
February	0.00047 (0.00033 ↔ 0.00061)	62	1.1
March	0.00050 (-0.00042 ↔ 0.00142)	72	47.5
April	0.00057 (-0.00034 ↔ 0.00148)	61	31.7
May	0.00050 (0.00020 ↔ 0.00080)	58	1.1
June	0.00045 (-0.00526 ↔ 0.00615)	57	55.7
July	0.00050 (0.00017 ↔ 0.00083)	66	1.0
August	0.00047 (-0.01093 ↔ 0.01187)	63	124.4
September	0.00051 (0.00012 ↔ 0.00091)	50	1.1
October	0.00052 (0.00023 ↔ 0.00081)	77	1.3
November	0.00046 (-0.00024 ↔ 0.00115)	72	7.6
December	0.00053 (-0.00026 ↔ 0.00132)	98	20.3
<i>NPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00043 (0.00016 ↔ 0.00071)	28	0.6
February	0.00043 (0.00003 ↔ 0.00082)	28	1.0
March	0.00043 (0.00026 ↔ 0.00061)	30	0.7
April	0.00043 (-0.00045 ↔ 0.00130)	28	0.7
May	0.00043 (-0.00017 ↔ 0.00104)	37	0.5
June	0.00050 (-0.00053 ↔ 0.00153)	29	0.9
July	0.00050 (-0.00015 ↔ 0.00115)	32	0.7
August	0.00050 (0.00014 ↔ 0.00086)	34	1.3

September	0.00050 (0.00023 ↔ 0.00077)	35	0.8
October	0.00050 (-0.00029 ↔ 0.00129)	36	0.8
November	0.00043 (0.00016 ↔ 0.00070)	34	0.7
December	0.00043 (0.00011 ↔ 0.00074)	35	0.6
<i>PSEW</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00050 (0.00018 ↔ 0.00082)	23	1.2
February	0.00050 (0.00009 ↔ 0.00109)	13	1.1
March	0.00050 (-0.00004 ↔ 0.00104)	22	0.6
April	0.00050 (0.00007 ↔ 0.00093)	21	1.2
May	0.00050 (0.00015 ↔ 0.00085)	16	0.9
June	0.00050 (0.00015 ↔ 0.00085)	15	0.9
July	0.00050 (-0.00021 ↔ 0.00121)	11	1.3
August	0.00050 (-0.00040 ↔ 0.00140)	12	1.6
September	0.00050 (-0.00104 ↔ 0.00204)	10	0.7
October	0.00050 (-0.00030 ↔ 0.00130)	16	1.2
November	0.00050 (-0.00003 ↔ 0.00103)	19	1.6
December	0.00050 (-0.00047 ↔ 0.00074)	39	1.2
<i>SASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00044 (-0.00005 ↔ 0.00092)	65	1.4
February	0.00042 (-0.00027 ↔ 0.00112)	53	1.3
March	0.00043 (-0.00009 ↔ 0.00095)	67	1.3
April	0.00043 (0.00027 ↔ 0.00060)	84	1.2
May	0.00038 (0.00011 ↔ 0.00065)	94	1.2
June	0.00035 (-0.00013 ↔ 0.00083)	91	1.3
July	0.00032 (-0.00046 ↔ 0.00110)	95	1.4
August	0.00032 (0.00005 ↔ 0.00059)	66	1.6
September	0.00038 (0.00018 ↔ 0.00059)	56	2.8
October	0.00044 (0.00031 ↔ 0.00057)	102	2.4
November	0.00046 (0.00032 ↔ 0.00060)	105	1.4
December	0.00039 (0.00015 ↔ 0.00062)	82	1.3
<i>SISTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00042 (0.00033 ↔ 0.00052)	53	0.8
February	0.00050 (-0.00017 ↔ 0.00117)	40	0.9
March	0.00041 (0.00013 ↔ 0.00068)	52	0.9
April	0.00045 (0.00031 ↔ 0.00058)	45	0.7
May	0.00042 (0.00032 ↔ 0.00051)	51	1.2
June	0.00041 (0.00030 ↔ 0.00053)	41	1.1
July	0.00044 (0.00042 ↔ 0.00046)	333	0.6
August	0.00045 (0.00041 ↔ 0.00049)	145	0.7
September	0.00048 (0.00046 ↔ 0.00050)	150	0.6
October	0.00048 (0.00046 ↔ 0.00051)	120	0.7
November	0.00050 (0.00042 ↔ 0.00058)	51	1.1
December	0.00046 (0.00039 ↔ 0.00053)	47	0.5
<i>SPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00034 (-0.00009 ↔ 0.00078)	49	1.9
February	0.00027 (-0.00022 ↔ 0.00076)	32	3.1
March	0.00040 (0.00014 ↔ 0.00066)	40	1.9
April	0.00030 (0.00019 ↔ 0.00040)	97	1.4
May	0.00040 (0.00021 ↔ 0.00060)	80	0.7
June	0.00040 (0.00016 ↔ 0.00065)	81	0.8
July	0.00037 (0.00024 ↔ 0.00049)	76	0.7
August	0.00036 (0.00028 ↔ 0.00043)	63	0.6
September	0.00039 (0.00029 ↔ 0.00049)	56	0.8
October	0.00037 (0.00032 ↔ 0.00042)	69	0.6
November	0.00041 (0.00006 ↔ 0.00077)	68	0.7
December	0.00030 (-0.00008 ↔ 0.00068)	69	1.8

Table S3: The monthly b_{bp}^k assessment (in m^{-1}) for the surface layer. The interval of confidence at 95% (\leftrightarrow), number of observations (N) and RMS error ($\cdot 10^{-4}$; in m^{-1}) are also reported. Negative values for the lower bound of the interval of confidence are due to the b_{bp}^k statistical distribution. In red are highlighted the cases where the model iteration returns confidence intervals out of the initial condition and thus are without of range and cannot be considered in the analysis.

<i>ASZ_SIZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00073 (0.00053 \leftrightarrow 0.00093)	746	14.4
February	0.00044 (0.00030 \leftrightarrow 0.00058)	552	9.6
March	0.00028 (0.00021 \leftrightarrow 0.00035)	487	6.1
April	0.00028 (0.00017 \leftrightarrow 0.00040)	479	7.6
May	0.00037 (0.00030 \leftrightarrow 0.00043)	468	2.3
June	0.00038 (0.00033 \leftrightarrow 0.00043)	396	1.8
July	0.00035 (0.00032 \leftrightarrow 0.00038)	331	1.1
August	0.00032 (0.00028 \leftrightarrow 0.00035)	291	1.5
September	0.00028 (0.00024 \leftrightarrow 0.00032)	307	1.6
October	0.00019 (0.00013 \leftrightarrow 0.00024)	502	2.4
November	0.00024 (0.00015 \leftrightarrow 0.00033)	563	7.8
December	0.00003 (-0.00026 \leftrightarrow 0.00031)	607	6.8
<i>SAZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00054 (0.00014 \leftrightarrow 0.00094)	287	4.3
February	0.00039 (-0.00044 \leftrightarrow 0.00121)	204	5.0
March	0.00042 (-0.00053 \leftrightarrow 0.00136)	193	4.1
April	0.00044 (-0.00009 \leftrightarrow 0.00097)	203	2.6
May	0.00040 (-0.00005 \leftrightarrow 0.00084)	212	2.2
June	0.00035 (0.00017 \leftrightarrow 0.00052)	194	1.3
July	0.00031 (0.00018 \leftrightarrow 0.00043)	221	1.2
August	0.00022 (0.00001 \leftrightarrow 0.00044)	255	3.4
September	0.00027 (-0.00001 \leftrightarrow 0.00055)	260	8.6
October	0.00027 (0.00007 \leftrightarrow 0.00047)	296	3.2
November	0.00046 (-0.00025 \leftrightarrow 0.00117)	278	8.5
December	0.00056 (0.00019 \leftrightarrow 0.00094)	309	4.2
<i>STZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00048 (0.00039 \leftrightarrow 0.00057)	508	6.1
February	0.00036 (0.00025 \leftrightarrow 0.00047)	355	3.7
March	0.00038 (0.00029 \leftrightarrow 0.00048)	397	2.5
April	0.00036 (0.00026 \leftrightarrow 0.00045)	385	3.0
May	0.00048 (0.00029 \leftrightarrow 0.00067)	354	2.5
June	0.00040 (0.00018 \leftrightarrow 0.00062)	301	3.5
July	0.00033 (0.00011 \leftrightarrow 0.00055)	271	1.8
August	0.00027 (0.00002 \leftrightarrow 0.00052)	226	2.1
September	0.00038 (0.00012 \leftrightarrow 0.00064)	219	2.8
October	0.00053 (0.00038 \leftrightarrow 0.00067)	351	6.8
November	0.00047 (0.00028 \leftrightarrow 0.00066)	307	5.3
December	0.00053 (0.00041 \leftrightarrow 0.00064)	370	4.0
<i>PFZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	Not available	313	6.0
February	0.00072 (0.00037 \leftrightarrow 0.00107)	240	3.8
March	0.00048 (0.00021 \leftrightarrow 0.00075)	228	3.6
April	0.00050 (0.00038 \leftrightarrow 0.00063)	241	3.4
May	0.00032 (0.00020 \leftrightarrow 0.00044)	246	3.8
June	0.00024 (0.00009 \leftrightarrow 0.00038)	249	7.3
July	0.00021 (0.00008 \leftrightarrow 0.00035)	232	1.1
August	0.00023 (-0.00009 \leftrightarrow 0.00055)	230	9.2
September	0.00008 (-0.00009 \leftrightarrow 0.00024)	259	1.9
October	0.00035 (0.00010 \leftrightarrow 0.00059)	315	3.4
November	0.00077 (0.00062 \leftrightarrow 0.00092)	339	4.7
December	Not Available	411	22.6

<i>IOMZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00037 (0.00027 ↔ 0.00046)	186	2.5
February	0.00040 (0.00027 ↔ 0.00053)	202	1.8
March	0.00039 (0.00026 ↔ 0.00051)	194	2.5
April	0.00044 (0.00025 ↔ 0.00063)	153	1.3
May	0.00034 (0.00024 ↔ 0.00045)	168	1.5
June	0.00038 (0.00031 ↔ 0.00046)	167	1.6
July	0.00036 (0.00027 ↔ 0.00045)	149	3.0
August	0.00041 (0.00027 ↔ 0.00054)	145	3.1
September	0.00043 (0.00020 ↔ 0.00066)	132	3.3
October	0.00041 (0.00024 ↔ 0.00058)	141	2.7
November	0.00038 (0.00014 ↔ 0.00062)	132	2.5
December	0.00040 (0.00030 ↔ 0.00050)	140	2.2
<i>NASPG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00031 (0.00025 ↔ 0.00037)	197	1.3
February	0.00029 (0.00020 ↔ 0.00038)	214	3.2
March	0.00008 (0.00002 ↔ 0.00015)	425	1.8
April	Not available	527	5.0
May	0.00021 (-0.00010 ↔ 0.00051)	570	13.8
June	0.00069 (-0.00003 ↔ 0.00140)	602	22.4
July	0.00076 (0.00018 ↔ 0.00134)	456	10.3
August	0.00100 (0.00060 ↔ 0.00139)	325	6.5
September	0.00082 (0.00056 ↔ 0.00108)	297	6.7
October	0.00049 (0.00021 ↔ 0.00078)	180	6.6
November	0.00031 (0.00017 ↔ 0.00045)	237	2.4
December	0.00029 (0.00021 ↔ 0.00037)	203	2.2
<i>NS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00044 (0.00005 ↔ 0.00084)	33	1.1
February	0.00041 (0.00021 ↔ 0.00065)	38	2.2
March	0.00040 (0.00021 ↔ 0.00050)	105	3.8
April	0.00045 (0.00021 ↔ 0.00055)	145	2.7
May	0.00058 (0.00021 ↔ 0.00073)	175	5.2
June	Not available	173	10.3
July	0.00100 (0.00069 ↔ 0.00131)	185	10.9
August	0.00096 (0.00077 ↔ 0.00116)	201	8.0
September	0.00072 (0.00057 ↔ 0.00088)	192	3.3
October	0.00059 (0.00050 ↔ 0.00067)	187	2.2
November	0.00046 (0.00040 ↔ 0.00052)	145	1.1
December	0.00044 (0.00029 ↔ 0.00059)	75	0.9
<i>WMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00041 (-0.00002 ↔ 0.00085)	265	5.3
February	0.00044 (0.00001 ↔ 0.00088)	214	18.9
March	0.00070 (0.00053 ↔ 0.00086)	274	4.0
April	0.00071 (0.00058 ↔ 0.00084)	225	4.0
May	0.00054 (0.00045 ↔ 0.00063)	273	2.8
June	0.00062 (0.00050 ↔ 0.00074)	252	2.0
July	0.00057 (0.00042 ↔ 0.00073)	251	1.5
August	0.00051 (0.00031 ↔ 0.00071)	218	1.4
September	0.00050 (0.00018 ↔ 0.00082)	202	1.3
October	0.00039 (-0.00021 ↔ 0.00098)	196	2.7
November	0.00035 (-0.00010 ↔ 0.00079)	218	6.3
December	0.00052 (0.00031 ↔ 0.00073)	269	4.0
<i>EMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00032 (0.00008 ↔ 0.00055)	271	14.4
February	0.00047 (0.00005 ↔ 0.00089)	219	9.6
March	0.00059 (0.00043 ↔ 0.00075)	255	6.1
April	0.00049 (0.00033 ↔ 0.00064)	232	7.6
May	0.00035 (0.00016 ↔ 0.00055)	371	2.3

June	0.00041 (0.00004 ↔ 0.00078)	362	1.8
July	0.00016 (-0.00022 ↔ 0.00054)	306	1.1
August	0.00030 (0.00004 ↔ 0.00056)	305	1.5
September	0.00016 (-0.00039 ↔ 0.00071)	247	1.6
October	0.00013 (-0.00031 ↔ 0.00057)	246	2.4
November	0.00020 (-0.00011 ↔ 0.00051)	246	7.8
December	0.00028 (0.00003 ↔ 0.00053)	264	6.8
<i>IEQ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00047 (0.00001 ↔ 0.00095)	99	1.1
February	0.00046 (-0.00057 ↔ 0.00149)	56	0.8
March	0.00046 (-0.00010 ↔ 0.00101)	59	0.9
April	0.00044 (-0.00009 ↔ 0.00097)	58	1.0
May	0.00018 (-0.00197 ↔ 0.00234)	59	8.4
June	0.00044 (0.00003 ↔ 0.00085)	58	0.9
July	0.00045 (-0.00025 ↔ 0.00115)	62	0.7
August	0.00043 (-0.00030 ↔ 0.00117)	60	0.7
September	0.00044 (0.00005 ↔ 0.00084)	62	1.0
October	0.00045 (-0.00003 ↔ 0.00093)	72	1.4
November	0.00048 (0.00022 ↔ 0.00074)	99	1.5
December	0.00059 (-0.00027 ↔ 0.00144)	104	6.5
<i>NASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00040 (0.00001 ↔ 0.00080)	116	0.5
February	0.00043 (0.00010 ↔ 0.00076)	64	0.7
March	0.00046 (-0.00127 ↔ 0.00219)	74	46.9
April	0.00055 (-0.00080 ↔ 0.00190)	72	29.2
May	0.00047 (0.00004 ↔ 0.00091)	71	0.8
June	0.00018 (-0.01483 ↔ 0.01520)	73	49.7
July	0.00045 (-0.00037 ↔ 0.00128)	76	0.6
August	0.00035 (-0.07733 ↔ 0.07803)	74	120.5
September	0.00046 (-0.00075 ↔ 0.00167)	52	0.9
October	0.00045 (-0.00132 ↔ 0.00222)	77	0.8
November	0.00041 (-0.00180 ↔ 0.00262)	72	5.0
December	0.00052 (-0.00134 ↔ 0.00238)	98	20.5
<i>NPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00040 (-0.00419 ↔ 0.00499)	28	0.6
February	0.00041 (-0.00274 ↔ 0.00356)	28	1.0
March	0.00041 (-0.00065 ↔ 0.00148)	30	0.8
April	0.00041 (-0.00076 ↔ 0.00158)	28	0.8
May	0.00041 (-0.00010 ↔ 0.00093)	40	0.5
June	0.00044 (-0.00124 ↔ 0.00212)	31	0.6
July	0.00045 (-0.00427 ↔ 0.00518)	36	0.6
August	0.00046 (-0.00086 ↔ 0.00177)	36	0.8
September	0.00045 (-0.00303 ↔ 0.00393)	35	0.7
October	0.00043 (-0.00282 ↔ 0.00369)	36	0.5
November	0.00039 (-0.01351 ↔ 0.01428)	34	3.9
December	0.00040 (-0.00150 ↔ 0.00230)	35	0.6
<i>PSEW</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00042 (-0.00159 ↔ 0.00243)	23	0.8
February	0.00043 (-0.00686 ↔ 0.00771)	14	0.7
March	0.00044 (-0.00710 ↔ 0.00797)	22	0.6
April	0.00043 (-0.02126 ↔ 0.02212)	21	1.1
May	0.00044 (-0.01533 ↔ 0.01621)	17	0.8
June	0.00050 (-0.00601 ↔ 0.00701)	18	1.1
July	0.00045 (-0.00322 ↔ 0.00412)	15	0.7
August	0.00050 (-0.00651 ↔ 0.00751)	12	1.4
September	0.00050 (-0.06977 ↔ 0.07077)	12	1.7
October	0.00044 (-0.00060 ↔ 0.00148)	17	0.6
November	0.00050 (-0.00440 ↔ 0.00540)	19	1.3

December	0.00048 (-0.00020 ↔ 0.00115)	40	1.4
<i>SASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00041 (-0.00116 ↔ 0.00198)	106	1.6
February	0.00037 (-0.00378 ↔ 0.00452)	71	1.6
March	0.00034 (-0.00269 ↔ 0.00336)	95	1.4
April	0.00036 (-0.00170 ↔ 0.00242)	92	1.1
May	0.00035 (-0.00743 ↔ 0.00812)	94	1.2
June	0.00034 (-0.00339 ↔ 0.00407)	91	1.3
July	0.00030 (-0.00203 ↔ 0.00262)	95	1.5
August	0.00029 (-0.00030 ↔ 0.00089)	66	1.6
September	0.00036 (-0.00035 ↔ 0.00106)	61	3.5
October	0.00031 (-0.00097 ↔ 0.00160)	117	2.5
November	0.00042 (-0.00055 ↔ 0.00139)	149	1.6
December	0.00041 (-0.00028 ↔ 0.00109)	119	1.6
<i>SISTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00044 (-0.00076 ↔ 0.00164)	58	0.8
February	0.00044 (-0.00174 ↔ 0.00262)	48	1.0
March	0.00043 (-0.00084 ↔ 0.00170)	57	1.0
April	0.00043 (0.00016 ↔ 0.00070)	50	1.0
May	0.00041 (0.00020 ↔ 0.00061)	51	0.9
June	0.00040 (0.00005 ↔ 0.00074)	41	0.8
July	0.00040 (0.00035 ↔ 0.00046)	335	1.0
August	0.00041 (0.00028 ↔ 0.00053)	149	0.8
September	0.00047 (0.00040 ↔ 0.00053)	150	0.6
October	0.00046 (0.00035 ↔ 0.00058)	138	0.7
November	0.00046 (0.00013 ↔ 0.00080)	59	0.7
December	0.00044 (-0.00104 ↔ 0.00191)	56	0.5
<i>SPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>	<i>RMS</i> ($\cdot 10^{-4}$)
January	0.00035 (-0.00270 ↔ 0.00339)	62	0.9
February	0.00034 (-0.00604 ↔ 0.00673)	42	1.6
March	0.00039 (-0.00130 ↔ 0.00208)	55	1.5
April	0.00032 (-0.00085 ↔ 0.00149)	103	1.1
May	0.00035 (-0.00489 ↔ 0.00559)	80	0.6
June	0.00035 (-0.00190 ↔ 0.00260)	82	0.7
July	0.00033 (-0.00274 ↔ 0.00340)	78	0.5
August	0.00033 (-0.00022 ↔ 0.00088)	66	0.5
September	0.00034 (-0.00037 ↔ 0.00104)	63	0.5
October	0.00034 (0.00005 ↔ 0.00063)	80	0.5
November	0.00036 (-0.00140 ↔ 0.00211)	83	0.5
December	0.00037 (-0.00711 ↔ 0.00784)	85	1.0

Table S4: The monthly b_{bp}^k estimates (in m^{-1}) for the euphotic layer. The interval of confidence at 95% (\leftrightarrow), number of observations (*N*) and RMS error ($\cdot 10^{-4}$; in m^{-1}) are also reported. Negative values for the lower bound of the interval of confidence are due to the b_{bp}^k statistical distribution. In red are highlighted the cases where the model iteration returns confidence intervals out of the initial condition and thus are without of range and cannot be considered in the analysis.

<i>ASZ_SIZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00026 (-0.00082 ↔ 0.00135)	722
February	0.00027 (0.00008 ↔ 0.00045)	526

March	0.00026 (-0.00007 ↔ 0.00059)	478
April	0.00026 (-0.00126 ↔ 0.00177)	477
May	0.00024 (-0.00271 ↔ 0.00320)	467
June	0.00023 (0.00208 ↔ 0.00254)	399
July	0.00023 (0.00002 ↔ 0.00044)	356
August	0.00023 (-0.00084 ↔ 0.00129)	335
September	0.00021 (0.00002 ↔ 0.00041)	336
October	0.00021 (0.00008 ↔ 0.00034)	508
November	0.00023 (-0.00020 ↔ 0.00066)	554
December	0.00025 (-0.00276 ↔ 0.00326)	594
<i>EMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00026 (-0.00008 ↔ 0.00059)	261
February	0.00028 (-0.00013 ↔ 0.00068)	215
March	0.00028 (-0.00018 ↔ 0.00074)	241
April	0.00029 (-0.00064 ↔ 0.00122)	221
May	0.00029 (-0.00013 ↔ 0.00070)	340
June	0.00029 (-0.00002 ↔ 0.00060)	240
July	0.00029 (-0.00001 ↔ 0.00057)	198
August	0.00027 (-0.00001 ↔ 0.00055)	200
September	0.00026 (-0.00001 ↔ 0.00052)	195
October	0.00025 (0.00001 ↔ 0.00050)	231
November	0.00025 (-0.00010 ↔ 0.00061)	234
December	0.00026 (-0.00017 ↔ 0.00069)	258
<i>IEQ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00030 (0.00025 ↔ 0.00036)	99
February	0.00031 (0.00007 ↔ 0.00055)	56
March	0.00031 (0.00026 ↔ 0.00035)	59
April	0.00031 (0.00025 ↔ 0.00036)	58
May	0.00030 (0.00025 ↔ 0.00035)	59
June	0.00030 (0.00025 ↔ 0.00035)	58
July	0.00030 (0.00016 ↔ 0.00044)	62
August	0.00029 (0.00022 ↔ 0.00037)	60
September	0.00030 (0.00023 ↔ 0.00036)	62
October	0.00030 (0.00023 ↔ 0.00036)	71
November	0.00030 (0.00023 ↔ 0.00037)	98
December	0.00030 (0.00022 ↔ 0.00038)	104
<i>IOMZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00030 (0.00018 ↔ 0.00041)	176
February	0.00029 (0.00011 ↔ 0.00048)	145
March	0.00030 (0.00019 ↔ 0.00040)	164
April	0.00029 (0.00016 ↔ 0.00043)	152
May	0.00030 (0.00020 ↔ 0.00040)	143
June	0.00030 (0.00013 ↔ 0.00047)	144
July	0.00031 (-0.00002 ↔ 0.00065)	148
August	0.00032 (0.00017 ↔ 0.00048)	142
September	0.00033 (0.00018 ↔ 0.00048)	132
October	0.00033 (0.00022 ↔ 0.00043)	138
November	0.00031 (0.00002 ↔ 0.00061)	130
December	0.00031 (0.00020 ↔ 0.00041)	140
<i>NASPG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00022 (-0.00014 ↔ 0.00058)	197
February	0.00022 (-0.00058 ↔ 0.000101)	219
March	0.00022 (-0.00228 ↔ 0.000271)	318
April	0.00023 (-0.00009 ↔ 0.00055)	419
May	0.00025 (-0.00008 ↔ 0.00058)	502
June	0.00031 (-0.00025 ↔ 0.00087)	519
July	0.00033(-0.00011 ↔ 0.00076)	399
August	0.00033 (0.00002 ↔ 0.00063)	322

September	0.00028 (-0.00240 ↔ 0.00296)	296
October	0.00029 (-0.00096 ↔ 0.00154)	178
November	0.00025 (-0.00120 ↔ 0.00169)	200
December	0.00024 (-0.0002 ↔ 0.00050)	173
<i>NASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00021 (0.00014 ↔ 0.00028)	99
February	0.00022 (0.00015 ↔ 0.00029)	48
March	0.00022 (-0.01049 ↔ 0.01093)	55
April	0.00021 (-0.00601 ↔ 0.00642)	55
May	0.00022 (0.00009 ↔ 0.00034)	54
June	0.00021 (-0.01019 ↔ 0.01061)	55
July	0.00021(0.00012 ↔ 0.00030)	57
August	0.00021 (-0.02721 ↔ 0.02763)	57
September	0.00022 (0.00011 ↔ 0.00033)	45
October	0.00021 (-0.00007 ↔ 0.00049)	62
November	0.00021 (0.00013 ↔ 0.00029)	61
December	0.00021 (-0.00440 ↔ 0.00482)	82
<i>NPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00020 (0.00012 ↔ 0.00028)	28
February	0.00020 (0.00013 ↔ 0.00028)	28
March	0.00020 (0.00011 ↔ 0.00029)	30
April	0.00020 (0.00011 ↔ 0.00028)	28
May	0.00022 (0.00014 ↔ 0.00031)	38
June	0.00020 (0.00012 ↔ 0.00028)	31
July	0.00026 (0.00017 ↔ 0.00034)	36
August	0.00026 (0.00015 ↔ 0.00038)	36
September	0.00026 (0.00017 ↔ 0.00034)	35
October	0.00027(0.00017 ↔ 0.00036)	36
November	0.00023 (0.00015 ↔ 0.00031)	34
December	0.00025 (0.00017 ↔ 0.00034)	35
<i>NS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00037 (0.00013 ↔ 0.00061)	145
February	0.00037 (-0.00002 ↔ 0.00075)	131
March	0.00036 (0.00027 ↔ 0.00045)	154
April	0.00036 (0.00020 ↔ 0.00051)	152
May	0.00036 (0.00023 ↔ 0.00050)	175
June	0.00037 (-0.00003 ↔ 0.00077)	173
July	0.00037 (0.00002 ↔ 0.00073)	185
August	0.00038 (0.00015 ↔ 0.00062)	201
September	0.00038 (0.00019 ↔ 0.00056)	192
October	0.00038 (0.00006 ↔ 0.00070)	187
November	0.00037 (0.00011 ↔ 0.00063)	154
December	0.00038 (0.00020 ↔ 0.00055)	150
<i>PFZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00030 (0.00009 ↔ 0.00051)	145
February	0.00030 (-0.00002 ↔ 0.00062)	131
March	0.00030 (-0.00017 ↔ 0.00076)	154
April	0.00028 (-0.00348 ↔ 0.00403)	152
May	0.00028 (-0.00285 ↔ 0.00340)	175
June	0.00026 (-0.00596 ↔ 0.00649)	173
July	0.00026 (-0.00270 ↔ 0.00321)	185
August	0.00024 (-0.00068 ↔ 0.00116)	201
September	0.00024 (-0.00038 ↔ 0.00086)	192
October	0.00023 (0.00010 ↔ 0.00037)	187
November	0.00025 (0.00008 ↔ 0.00042)	154
December	0.00029 (-0.00013 ↔ 0.00071)	150
<i>PSEW</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00022 (0.00016 ↔ 0.00028)	23

February	0.00024 (0.00018 ↔ 0.00030)	14
March	0.00022 (0.00018 ↔ 0.00027)	22
April	0.00021 (0.00006 ↔ 0.00036)	21
May	0.00022 (0.00014 ↔ 0.00030)	17
June	0.00022 (0.00018 ↔ 0.00026)	18
July	0.00021 (0.00017 ↔ 0.00025)	15
August	0.00021 (0.00017 ↔ 0.00028)	12
September	0.00022 (0.00018 ↔ 0.00026)	12
October	0.00022 (0.00013 ↔ 0.00031)	17
November	0.00022 (0.00014 ↔ 0.00030)	19
December	0.00022 (0.00016 ↔ 0.00027)	40
<i>SASTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00017 (-0.00005 ↔ 0.00040)	106
February	0.00017 (-0.00007 ↔ 0.00041)	71
March	0.00016 (-0.00005 ↔ 0.00037)	95
April	0.00016 (-0.00004 ↔ 0.00035)	92
May	0.00016 (-0.00005 ↔ 0.00037)	93,
June	0.00016 (-0.00010 ↔ 0.00041)	91
July	0.00015 (-0.00016 ↔ 0.00045)	95
August	0.00017 (-0.00017 ↔ 0.00051)	66
September	0.00016 (-0.00013 ↔ 0.00046)	61
October	0.00017 (-0.00006 ↔ 0.00041)	116
November	0.00018 (-0.00002 ↔ 0.00038)	149
December	0.00018 (-0.00005 ↔ 0.00041)	115
<i>SAZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00030 (-0.00063 ↔ 0.00123)	286
February	0.00029 (-0.00181 ↔ 0.00240)	204
March	0.00030 (0.00009 ↔ 0.00050)	186
April	0.00029 (-0.00287 ↔ 0.00345)	197
May	0.00029 (-0.00054 ↔ 0.00113)	204
June	0.00029 (-0.00023 ↔ 0.00081)	191
July	0.00029 (0.00014 ↔ 0.00043)	219
August	0.00028 (-0.00101 ↔ 0.00157)	255
September	0.00028 (0.00014 ↔ 0.00041)	258
October	0.00028 (0.00016 ↔ 0.00040)	294
November	0.00030 (0.00008 ↔ 0.00052)	275
December	0.00029 (-0.00001 ↔ 0.00060)	307
<i>SISTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00026 (-0.00064 ↔ 0.00116)	19
February	0.00025 (0.00018 ↔ 0.00033)	17
March	0.00025 (0.00017 ↔ 0.00033)	19
April	0.00025 (0.00017 ↔ 0.00033)	16
May	0.00025 (0.00015 ↔ 0.00035)	16
June	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00029)	12
July	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00030)	76
August	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00030)	37
September	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00030)	44
October	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00030)	42
November	0.00025 (0.00020 ↔ 0.00030)	19
December	0.00025 (-0.00012 ↔ 0.00062)	18
<i>SPSTG</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00019 (0.00012 ↔ 0.00025)	62
February	0.00020 (0.00013 ↔ 0.00026)	42
March	0.00020 (0.00014 ↔ 0.00026)	55
April	0.00022 (0.00014 ↔ 0.00030)	103
May	0.00022 (0.00013 ↔ 0.00031)	80
June	0.00021 (0.00004 ↔ 0.00038)	82
July	0.00020 (0.00013 ↔ 0.00028)	78

August	0.00020 (0.00012 ↔ 0.00028)	66
September	0.00020 (0.00013 ↔ 0.00027)	63
October	0.00019 (0.00011 ↔ 0.00026)	80
November	0.00019 (0.00012 ↔ 0.00025)	83
December	0.00020 (0.00011 ↔ 0.00029)	85
<i>STZ</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00031 (-0.00322 ↔ 0.00384)	338
February	0.00030 (-0.00010 ↔ 0.00069)	246
March	0.00030 (-0.00037 ↔ 0.00097)	252
April	0.00029 (0.00008 ↔ 0.00050)	285
May	0.00031 (0.00013 ↔ 0.00049)	279
June	0.00028 (-0.00125 ↔ 0.00181)	207
July	0.00027 (-0.00192 ↔ 0.00246)	195
August	0.00029 (0.00001 ↔ 0.00057)	188
September	0.00028 (0.00001 ↔ 0.00056)	201
October	0.00030 (-0.00278 ↔ 0.00338)	296
November	0.00030 (0.00013 ↔ 0.00046)	293
December	0.00030 (0.00007 ↔ 0.00053)	331
<i>WMS</i>	b_{bp}^k	<i>N</i>
January	0.00028 (-0.00053 ↔ 0.00109)	228
February	0.00029 (-0.00190 ↔ 0.00248)	191
March	0.00031 (-0.00017 ↔ 0.00078)	259
April	0.00030 (-0.00036 ↔ 0.00096)	205
May	0.00029 (-0.00014 ↔ 0.00071)	254
June	0.00029 (-0.00006 ↔ 0.00065)	222
July	0.00027 (-0.00012 ↔ 0.00066)	227
August	0.00029 (-0.00010 ↔ 0.00067)	180
September	0.00028 (-0.00032 ↔ 0.00088)	162
October	0.00027(-0.00005 ↔ 0.00060)	166
November	0.00027 (-0.00028 ↔ 0.00082)	182
December	0.00028 (-0.00041 ↔ 0.00097)	212

Table S5: Monthly median b_{bp}^k values in the bottom layer. The interval of confidence at 95% and the number of observations (*N*) are reported for each estimation. Bear in mind that the b_{bp}^k is here defined solely as the median of b_{bp} in the bottom layer due to Chl is zero.

References

1. De Boyer Montégut, C., Madec, G., Fischer, A. S., Lazar, A., & Iudicone, D. (2004). Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C12).
2. Roesler, C., Uitz, J., Claustre, H., Boss, E., Xing, X., Organelli, E., ... & D'Ortenzio, F. (2017). Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers: A global analysis of WET Labs ECO sensors. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(6), 572-585.
3. Schmechtig, C., Claustre, H., Poteau, A., & D'Ortenzio, F. (2014). Bio-Argo quality control manual for the Chlorophyll-A concentration.

4. Schmechtig, C., Poteau, A., Claustre, H., D'Ortenzio, F., Dall'Olmo, G., & Boss, E. (2018). Processing BGC-Argo particle backscattering at the DAC level. Version 1.4, 07 March 2018.
5. Sullivan, J. M., Twardowski, M. S., Ronald, J., Zaneveld, V., & Moore, C. C. (2013). Measuring optical backscattering in water. In *Light scattering reviews 7* (pp. 189-224). Springer, Berlin, Heidelberg.
6. Wong, A., Keeley, R., & Carval, T. (2018). Argo Quality Control Manual for CTD and Trajectory Data, Version 3.1, 16 January 2018.
7. Wojtasiewicz, B., Trull, T. W., Bhaskar, T. U., Gauns, M., Prakash, S., Ravichandran, M., ... & Hardman-Mountford, N. J. (2018). Autonomous profiling float observations reveal the dynamics of deep biomass distributions in the denitrifying oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *Journal of Marine Systems*.
8. Xing, X., Claustre, H., Boss, E., Roesler, C., Organelli, E., Poteau, A., ... & D'Ortenzio, F. (2017). Correction of profiles of in-situ chlorophyll fluorometry for the contribution of fluorescence originating from non-algal matter. *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(1), 80-93.
9. Xing, X., Briggs, N., Boss, E., & Claustre, H. (2018). Improved correction for non-photochemical quenching of in situ chlorophyll fluorescence based on a synchronous irradiance profile. *Optics express*, 26(19), 24734-24751.
10. Zhang, X., Hu, L., & He, M. X. (2009). Scattering by pure seawater: effect of salinity. *Optics Express*, 17(7), 5698-5710.