



HAL
open science

Le flux de carbone particulaire et le lien avec la communauté phytoplanctonique : une approche par flotteurs-profileurs biogéochimiques

Louis Terrats

► **To cite this version:**

Louis Terrats. Le flux de carbone particulaire et le lien avec la communauté phytoplanctonique : une approche par flotteurs-profileurs biogéochimiques. Océanographie. Sorbonne Université, 2022. Français. NNT : 2022SORUS550 . tel-04333533

HAL Id: tel-04333533

<https://theses.hal.science/tel-04333533>

Submitted on 10 Dec 2023

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

École doctorale des sciences de l'environnement d'Île de France (ED129)

Unité de recherche Laboratoire d'Océanographie
de Villefranche-sur-Mer

Thèse présentée par **Louis Terrats**

Soutenue le **9 décembre 2022**

En vue de l'obtention du grade de docteur de l'Sorbonne Université

Discipline **Océan Atmosphère, Climat et Observations Spatiales**

Spécialité **Océanographie**

Le flux de carbone particulaire et le lien avec la communauté phytoplanctonique

Une approche par flotteurs-profileurs biogéochimiques

Thèse dirigée par Hervé CLAUSTRE directeur
Griet NEUKERMANS co-directrice
Antoine MANGIN co-directeur

Composition du jury

<i>Rapporteurs</i>	Laurent MÉMERY directeur de recherche au CNRS Hubert LOISEL professeur à Université du Littoral Côte d'Opale
<i>Examineurs</i>	Louis LEGENDRE professeur émérite à Sorbonne Université Frédéric LE MOIGNE chargé de recherche à CNRS Ivona CETINIC directeur de recherche à NASA
<i>Directeurs de thèse</i>	Hervé CLAUSTRE directeur de recherche au CNRS Griet NEUKERMANS Associate Research Professor au Ghent University Antoine MANGIN directeur de recherche à l'ACRI-st

Mots clés : Cycle du carbone, Pompe Biologique de Carbone (BCP), Pompe Gravitationnelle, Phytoplankton, Flotteurs BioGeoChimique-Argo (BGC-Argo), Coccolithophoridés

Keywords: Carbon cycle, Biological Carbon Pump (BCP), Gravitational Pump, Phytoplankton, BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) floats, Coccolithophores

Cette thèse a été préparée dans les laboratoires suivants.

**Laboratoire d’Océanographie
de Villefranche-sur-Mer**

Sorbonne Université
181 chemin du Lazaret
06230 Villefranche-sur-Mer
France

Site <https://lov.imev-mer.fr/web/>



ACRI-st

260 Route du Pin Montard
06904 Sophia-Antipolis
France

Site <https://www.acri-st.fr/>



Remerciements

Voilà, c'est fini. Les derniers moments de quatre années passées au Laboratoire de Villefranche-sur-Mer où j'ai accumulé énormément de souvenirs. C'est une étape importante de ma vie qui restera gravée dans ma mémoire, et je tiens ici à remercier les personnes qui y ont contribué.

J'adresse mes premiers remerciements aux rapporteurs, qui seront les premiers à ouvrir ce manuscrit et à porter un regard critique. Merci d'avoir accepté de consacrer du temps pour lire ce travail et apporter une vision/réflexion qui sera sûrement différente de la nôtre. J'espère que la lecture vous sera agréable, et que nous pourrions en discuter lors de la soutenance.

Je souhaite également remercier les autres membres du jury d'avoir accepté d'assister à la soutenance. Au plaisir de vous voir le 9 Décembre.

Je remercie la direction et la coordinatrice de l'Ecole Doctorale 129 qui m'a permis d'achever ce travail.

Merci à la direction du LOV (Antoine puis Rodolphe) de m'avoir accueilli au laboratoire, ainsi qu'à l'équipe de gestionnaires pour votre disponibilité et votre efficacité.

Merci à ACRI-st, et en particulier à Antoine Mangin et Odile Fanton d'Andon pour avoir financé ce projet de thèse. Antoine, merci pour ton suivi durant ce travail et pour les nombreux conseils.

Griet et Hervé, nous nous sommes rencontrés pour la première fois il y a 4 ans et vous avez vu à ce moment-là une personne totalement différente de ce que je suis aujourd'hui. Cela illustre mon apprentissage tout au long de cette thèse à vos côtés, et pour cela, je souhaite vous remercier fortement.

Griet, merci pour ta disponibilité, ton soutien (même de loin), tes mails d'encouragement et de motivation. Ce que je retiendrai le plus est le temps que tu as consacré à me sensibiliser à l'importance de l'écriture scientifique. Cela m'a été très précieux pour mon apprentissage. Ton style d'écriture continue à me bluffer et me pousse à continuer à m'améliorer dans ce sens. Je suis persuadé que cela me sera utile dans ma vie professionnelle et personnelle. Merci également pour ton raisonnement mathématique qui a beaucoup contribué à ce travail de thèse.

Hervé, merci pour ta disponibilité à toute heure, pour ces discussions dans ton bureau, ton soutien avant et après le début de la thèse, et de m'avoir transmis la passion pour l'observation autonome de l'océan. Travailler au quotidien avec toi m'a également permis de m'enrichir personnellement, d'apprendre à avoir plus confiance, et de ne pas me laisser submerger par le doute. Tu as contribué à mon développement personnel, et pour cela je t'en suis très reconnaissant.

Durant ces derniers jours, voyant la fin de la thèse arriver à grands pas, j'ai eu un sentiment de nostalgie en me disant que cette collaboration touche à fin. On était entré dans une belle dynamique durant ces derniers mois, au cours desquels j'ai pu profiter de ce sentiment d'avoir confiance dans ce que je fais. Merci pour tout ce que vous m'avez apporté, vous avez participé à mon apprentissage et vous tenez un rôle important dans ma vie de jeune chercheur et également d'adulte.

La suite de mes remerciements est adressé à l'ensemble des personnes qui m'ont accompagné. Il s'agit des personnes de Villefranche ainsi que celles avec qui j'ai passé de bons moments à l'extérieur du laboratoire.

Merci aux personnes du LOV que j'ai côtoyé et apprécié, et en particulier ceux d'OMTAB. Une dédicace spéciale à la Mezzateam (Marin, Marine, Flavien, Elsa, Jie, Loïc) ce lieu sacré et dédié à la séquestration d'étudiants jusqu'à leur soutenance. Paraît-il que certains font même le choix d'y rester durant leur post-doc!

Merci à l'équipe des Bamboches avec qui j'ai passé de bons moments durant les 3 premières années de thèse. Mes meilleurs souvenirs seront les week-ends et semaines passés ensemble dans une maison près des cascades ou à Fitou.

Un énorme merci aux Ciappacans et à tous les groupes whatsapp (Vrai groupe Ciappacans / Ciappabureau / CiappaBBQ / Ciappasoirée / CiappaUltra / Ciappaboïs / Bitchs!). J'ai repris le rugby avec vous en 2019 et maintenant, je peux dire que je suis accro à ce fameux rendez-vous du mardi soir. Merci beaucoup de m'avoir fait vivre des moments exceptionnels. Vous avez fortement contribué à mon envie de rester sur Nice. L'aventure avec vous ne devrait pas s'arrêter de sitôt ;).

Loin des yeux, mais près du coeur. Merci à mes amis gersois d'avoir été là à chaque moment où je retournerai au "pays". Cela fait chaud au coeur de voir que rien n'a changé malgré le temps et la distance. Je vous aime les gars.

Merci à ma famille, Maman, Papa, Mathieu, Papis et Mamies, les tarnais, les bigourdans, les hauts garonnais et les landais. Maman, Papa, vous été un soutien inconditionnel durant ces quatre années de thèse. Malgré ma faible réactivité quand vous me demandiez des nouvelles, vous avez toujours été là quand je vous demandais de l'aide. A toute la famille, j'ai hâte de vous revoir et de partager à nouveau de bons moments avec vous. Je vous aime.

Enfin, ma chéwie! Tu as été la personne la plus importante durant ces quatre années de thèse. Tu m'as apporté un soutien sans relâche, tu as supporté la charge de travail importante que je me suis imposée, et tu as toujours été là quand il le fallait. Quelques paragraphes plus haut, j'ai remercié Hervé et Griet de m'avoir appris des choses, mais alors toi, je te remercie +++ pour m'avoir fait grandir énormément! Notre aventure de plus de 5 ans a été très riche pour moi. Je t'aime fort mon amour, et je suis heureux de continuer l'aventure avec toi.

Table des matières

Remerciements	vii
Table des matières	ix
Résumé	xiii
Table des figures	xv
1 Introduction	1
1.1 Cycle du carbone dans l’océan	3
1.1.1 L’importance du cycle du carbone dans l’océan	3
1.1.2 L’absorption et la séquestration du carbone dans l’océan	5
1.1.3 Les pompes de carbone océaniques	5
1.2 La Pompe Biologique de Carbone (BCP)	10
1.2.1 De la production à la séquestration du carbone organique	10
1.2.2 Une étude exclusive de la pompe gravitationnelle ?	12
1.2.3 L’intensité et l’efficacité de la pompe gravitationnelle	14
1.2.4 La variabilité de la pompe gravitationnelle	16
1.2.5 Les facteurs de variation	17
1.2.6 Vers une meilleure compréhension de la pompe gravitationnelle	20
1.3 La pompe gravitationnelle dans l’Océan Austral	22
1.3.1 Role clé de l’Océan Austral dans le cycle du carbone	22
1.3.2 Diversité des propriétés biogéochimiques	22

1.3.3	Diversité de la pompe gravitationnelle	27
1.4	Etudier la pompe gravitationnelle avec les flotteurs	
	BioGeoChimique-Argo	28
1.4.1	Les flotteurs Argo et le lancement du programme BGC-Argo	28
1.4.2	Fonctionnement des flotteurs BGC-Argo	30
1.4.3	Des sentinelles de la pompe gravitationnelle	30
1.4.4	Une synergie avec les mesures des satellites de la couleur de l'océan	42
1.5	Objectifs de la thèse	44
2	Détection des floraisons de coccolithophoridés	47
2.1	Introduction du chapitre	48
2.2	Etude publiée dans <i>Geophysical Research Letter</i>	51
2.2.1	Texte principal	51
2.2.2	Matériel Supplémentaire	67
2.3	Conclusion du chapitre	82
3	La pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral	85
3.1	Introduction du chapitre	86
3.2	Etude en préparation pour une soumission dans <i>Global Biogeochemical Cycles</i>	88
3.2.1	Texte principal	88
3.2.2	Matériel Supplémentaire	123
3.3	Conclusion du chapitre	156
4	Flux à 1000m dans l'océan global	159
4.1	Introduction du chapitre	160
4.2	Etude en préparation	163
4.2.1	Texte principal	163
4.2.2	Matériel Supplémentaire	177
4.3	Conclusion du chapitre	184

5 Conclusions et perspectives	185
5.1 La détection des floraisons de coccolithophoridés avec l'ensemble des flotteurs	
BGC-Argo	186
5.2 L'étude de la pompe gravitationnelle	187
5.2.1 Dans l'Océan Austral	187
5.2.2 Dans l'océan global	188
5.2.3 Avec les observations satellites	188
5.2.4 Avec de nouveaux instruments	189
5.2.5 Avec une meilleure estimation du temps de séquestration	190
Bibliographie	193

Le flux de carbone particulaire et le lien avec la communauté phytoplanctonique**Une approche par flotteurs-profileurs biogéochimiques****Résumé**

L'Océan est un acteur majeur du climat en échangeant avec l'atmosphère de grandes quantités de carbone. Le carbone atmosphérique est fixé à la surface de l'océan par le phytoplancton qui le transforme en carbone biogène, dont une partie est transportée vers l'océan profond par des mécanismes physiques et biologiques ; il s'agit de la Pompe Biologique de Carbone (BCP). Une infime partie de ce carbone biogène atteindra des profondeurs suffisantes pour être séquestré durant plusieurs siècles avant qu'il ne retourne dans l'atmosphère, régulant les concentrations atmosphériques de CO₂. Aujourd'hui, nous en savons assez sur la BCP pour reconnaître son importance dans le climat, mais nos connaissances sur son fonctionnement sont limitées en raison d'un échantillonnage insuffisant des flux de carbone biogène. Dans ce travail de thèse, nous avons utilisé les flotteurs BioGéoChimique-Argo, plateformes d'observations conçues pour résoudre le problème du sous-échantillonnage, afin d'explorer un mécanisme majeur de la BCP qui est la pompe gravitationnelle. La pompe gravitationnelle est le transport du carbone biogène sous la forme de particules organiques (POC) qui sédimentent de la surface vers l'océan profond. Notre étude de la pompe gravitationnelle se divise en trois axes.

Le premier axe consiste au développement d'une méthode pour détecter les floraisons de coccolithophoridés, groupe phytoplanctonique majeur qui a potentiellement un contrôle important sur le transport du POC en profondeur. Le deuxième axe est centré sur la variabilité saisonnière et régionale des flux de POC dans l'Océan Austral, qui est une zone sous-échantillonnée mais dans laquelle plusieurs flotteurs ont été déployés avec une trappe optique à sédiments (OST). Seuls une dizaine de flotteurs sont équipés d'OST, ce qui est faible en comparaison avec l'ensemble de la flotte BGC-Argo (i.e. plusieurs centaines de flotteurs). C'est pourquoi nous avons développé, dans le troisième axe, une méthode pour estimer le flux de POC avec les capteurs standards du programme BGC-Argo. Cette méthode a ensuite été appliquée à une centaine de flotteurs pour décrire la variabilité saisonnière du flux de POC dans de nombreuses régions océaniques.

Dans ce travail de thèse, nous mettons également en évidence le lien entre la variabilité des flux et la nature des particules en surface. Par exemple, nous avons calculé des relations entre la composition de la communauté phytoplanctonique et les flux de POC à 1000m. En utilisant ces relations, nous avons ensuite utilisé les observations satellites pour extrapoler les flux de POC à de larges échelles spatiales, comme à l'ensemble de l'Océan Austral et de l'océan global.

Mots clés : Cycle du carbone, Pompe Biologique de Carbone (BCP), Pompe Gravitationnelle, Phytoplancton, Flotteurs BioGeoChimique-Argo (BGC-Argo), Coccolithophoridés

Abstract

The ocean plays a key role in the climate by exchanging large quantities of carbon with the atmosphere. Atmospheric carbon is fixed at the ocean surface by phytoplankton that transforms it into biogenic carbon, part of which is transported to the deep ocean by physical and biological mechanisms; this is the Biological Carbon Pump (BCP). A tiny fraction of this biogenic carbon reaches sufficient depths to be sequestered for several centuries before it returns to the atmosphere, thus regulating concentrations of atmospheric CO₂. Today, we know enough about the BCP to recognize its importance in climate, but our knowledge of its functioning is limited due to insufficient sampling of biogenic carbon fluxes. Here, we used BioGeoChemical-Argo floats, observational platforms designed to solve the undersampling problem, to explore a major mechanism of the BCP called the gravitational pump. The gravitational pump is the transport of biogenic carbon in the form of organic particles (POC) that sink from the surface into the deep ocean. Our study of the gravitational pump is divided into three axes.

The first axis consisted of developing a method to detect blooms of coccolithophores, a major phytoplankton group that potentially has an important control on the transport of POC at depth. The second axis focused on the seasonal and regional variability of POC fluxes in the Southern Ocean, an undersampled area in which several floats have been deployed with an optical sediment trap (OST). Only ten floats were equipped with an OST, which is low compared to the whole BGC-Argo fleet (i.e. several hundred floats). Therefore, in the third axis, we developed a method to estimate the POC flux with the standard sensors of BGC-Argo floats. This method was then applied to hundreds of floats to describe the seasonal variability of the POC flux in many regions.

In this study, we also highlighted the link between the POC flux and the nature of surface particles. For example, we calculated relationships between phytoplankton community composition and POC flux at 1000m. Using these relationships, we then used satellite observations to extrapolate POC flux to large spatial scales, such as the entire Southern Ocean and the global ocean.

Keywords: Carbon cycle, Biological Carbon Pump (BCP), Gravitational Pump, Phytoplankton, BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) floats, Coccolithophores

Table des figures

1.1	Schéma du cycle du carbone sur Terre.	4
1.2	Concentrations atmosphériques de CO ₂ pendant l'ère préindustrielle et l'ère industrielle.	4
1.3	Schéma de la distribution verticale des concentrations de DIC dans l'océan. . .	6
1.4	Positionnement du sujet d'étude parmi l'ensemble des pompes à carbone. . . .	7
1.5	Flux vertical de POC dans l'océan ouvert.	11
1.6	Magnitude et saisonnalité du flux d'export de POC par les différentes pompes de la BCP.	13
1.7	Caractérisation du flux vertical de POC.	15
1.8	Section verticale des principales voies de circulation et des masses d'eau associées de l'Océan Austral.	23
1.9	Position des fronts dans l'Océan Austral.	24
1.10	Liens entre la circulation océanique, la distribution en nutriments, et la structure de la communauté phytoplanctonique dans l'Océan Austral.	25
1.11	Exemple d'un flotteur BGC-Argo équipé de capteurs physiques et biogéochimiques.	29
1.12	Phases d'un cycle de flotteur Argo.	31
1.13	Emplacement des profils des flotteurs BGC-Argo détectant la présence de particules.	32
1.14	Profils verticaux de mesures bio-optiques par les flotteurs BGC-Argo.	32
1.15	Distribution spatiale du rapport b_{bp}/c_p	34
1.16	Détection de spikes sur un profil de c_p	36
1.17	Série temporelle de la contribution relative du nano- et microphytoplancton . .	37
1.18	Série temporelle du signal de grosses particules dans la zone mésopélagique. . .	39
1.19	Stock de petites particules intégré dans des couches de plus en plus profondes.	39
1.20	Fonctionnement de l'OST.	41
1.21	Augmentation des mesures de c_p durant la phase de dérive du flotteur à 1000m.	41
2.1	Observation des floraisons d' <i>Emiliana huxleyi</i> par les satellites de couleur de l'océan.	49
2.2	Float trajectories and coccolithophore bloom occurrences.	59
2.3	Optical measurements and satellite products during the operation of float 6901583 and 6902738.	60
2.4	Optical ratios inside and outside coccolithophore blooms sampled by floats 6901583 and 6902738.	61
2.5	Detection of coccolithophore blooms with $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds.	63

2.6	List of $b_{bp}/[Chl-a]$ and b_{bp} thresholds and their performances to detect coccolithophore blooms.	65
2.7	Impact of the choice of b_{bp}/c_p at 1000 m for the retrieval of c_p at surface.	68
2.8	Performances of the X18 and X18S08 methods to correct shallow-mixing profiles for NPQ.	70
2.9	Vertical distribution of differences between $[Chl-a]/b_{bp}$ values at MLD and inside the mixed layer.	71
2.10	Percentages of coverage of the float time series by using different strategies of matchup.	74
2.11	Time series of satellite PIC and %PIC matchups for floats 6901583 and 6902738.	75
2.12	Performances of various temporal windows examined to matchup satellite PIC and %PIC with profile locations.	76
2.13	Detection of coccolithophore blooms with satellite and in-situ data.	77
2.14	True-colour MODIS-Aqua images of the areas sampled during operations of floats 6901583 and 6902738.	78
2.15	Maps of satellite $[Chl-a]$ averaged over the duration of float operations.	79
2.16	Determination of b_{bp} thresholds to refine the detection method with $b_{bp}/[Chl-a]$	81
2.17	Caractérisation du flux de particules associé à d'intenses floraisons d' <i>Emiliania huxleyi</i>	83
3.1	Trajectoire des flotteurs équipés d'OST dans l'Océan Austral.	87
3.2	List of variables and symbols used in the study.	94
3.3	Partitioning of a c_p profile into signal due to small and large particles.	98
3.4	Estimation of the large- and small-particle fluxes at 1000m.	101
3.5	Processing of a pulse of large particles in the mesopelagic layer.	101
3.6	Sampling of the Southern Ocean by the seven floats.	104
3.7	Regional and seasonal dynamics of particles from the productive layer to 1000m depth.	106
3.8	The downward transport of large-particles during the pulses.	110
3.9	Regional and seasonal variations of metrics characteristic of the size of phytoplankton and particles in the productive layer.	114
3.10	Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the predictive variables.	119
3.11	Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from float data.	120
3.12	Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from satellite data.	121
3.13	Sensitivity of c_p values to the choice of the b_{bp}/c_p ratio at 1000m.	126
3.14	Comparison of concurrent $K_d(PAR)$ and $K_d(490)$ values.	127
3.15	Typical variations in c_p values when the point α is a jump.	130
3.16	How much the flux at 1000m contributes to the calculation of the net flux in the mesopelagic layer ?	132
3.17	Variations in $NF b_{bp\ small\ z_i}$ values with the b_{bp}/c_p ratio at 1000m.	136
3.18	Quasi-lagrangian tracking of the pulses of particles.	137
3.19	Processing of the pulse of small particles in Polar Frontal Zone (PFZ).	138
3.20	Monthly climatology of MLD and daily-integrated PAR in the productive layer.	139
3.21	Haline stratification during sea-ice melting observed by the float 6902739 in SIZ.	140
3.22	Annual-average of the ratio of $F_{large\ 1000m}$ over b_{bp} in the productive layer.	141

3.23	Median profile of temperature in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.	142
3.24	The relative contribution of the heterotrophic organisms or fragmentation to the attenuation of large particles at 275m.	144
3.25	Median profile of spike heights in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.	145
3.26	Number of pulses of large-particles and large-chlorophyllous-particles sampled per month.	146
3.27	The downward transport of small-particles during the pulses.	147
3.28	Regional and seasonal variations of macro-nutrients in the productive layer. . .	149
3.29	Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of particle size and b_{bp} in the productive layer, %Micro and b_{bp} in the first fifteen meters.	150
3.30	Delineations of the period of intense production in the productive layer, and of large-particle pulses in the mesopelagic layer and at 1000m.	151
3.31	Validation of Equation 3.11 using the monthly climatology.	152
3.32	Validation of Equation 3.12 using the monthly climatology.	153
3.33	Comparison of %Micro derived from float and satellite data.	154
3.34	Locations of the main gyres of Southern Ocean.	155
3.35	Emplacement des prochains déploiements de flotteurs BGC-Argo équipés d'OST dans l'Atlantique Nord.	157
4.1	Variabilité régionale et saisonnière des concentrations de petites et grosses particules.	161
4.2	Detection of large-particle concentration and flux.	167
4.3	Comparison of large-particle concentration and the large-particle flux expressed in day^{-1} and $\text{mg C m}^{-2} \text{day}^{-1}$	171
4.4	Seasonal dynamics of the large-particle flux at 1000m in various zones covering polar to equatorial environments.	173
4.5	Co-variation between the large-particle flux at 1000m and predictive variables.	176
4.6	Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from satellite data.	176
4.7	Sampling of the ocean by the 11 floats equipped with an OST.	178
4.8	Regional and seasonal variation in the increasing rate in flux with Large-particle concentration.	179
4.9	Regional and seasonal variation in spike heights of b_{bp}	180
4.10	Linear relationships between spike heights of b_{bp} and the slope or intercept of Equation 4.4.	181
4.11	Mean spike heights of large particles in waters with large-particle concentration lower and higher than 13.5 n L^{-1}	182
4.12	Non-synchronized sea-ice melting at float and sediment trap locations.	183
5.1	Durée de séquestration du carbone reminéralisé à différentes profondeurs.	191

Introduction

Sommaire du présent chapitre

1.1 Cycle du carbone dans l’océan	3
1.1.1 L’importance du cycle du carbone dans l’océan	3
1.1.2 L’absorption et la séquestration du carbone dans l’océan	5
1.1.3 Les pompes de carbone océaniques	5
1.2 La Pompe Biologique de Carbone (BCP)	10
1.2.1 De la production à la séquestration du carbone organique	10
1.2.2 Une étude exclusive de la pompe gravitationnelle?	12
1.2.3 L’intensité et l’efficacité de la pompe gravitationnelle	14
1.2.4 La variabilité de la pompe gravitationnelle	16
1.2.5 Les facteurs de variation	17
1.2.6 Vers une meilleure compréhension de la pompe gravitationnelle . . .	20
1.3 La pompe gravitationnelle dans l’Océan Austral	22
1.3.1 Role clé de l’Océan Austral dans le cycle du carbone	22
1.3.2 Diversité des propriétés biogéochimiques	22
1.3.3 Diversité de la pompe gravitationnelle	27
1.4 Etudier la pompe gravitationnelle avec les flotteurs	
BioGeoChimique-Argo	28
1.4.1 Les flotteurs Argo et le lancement du programme BGC-Argo	28
1.4.2 Fonctionnement des flotteurs BGC-Argo	30
1.4.3 Des sentinelles de la pompe gravitationnelle	30
1.4.4 Une synergie avec les mesures des satellites de la couleur de l’océan	42

1.5 Objectifs de la thèse**44**

1.1 Cycle du carbone dans l'océan

1.1.1 L'importance du cycle du carbone dans l'océan

Obnubilé(e) par l'eau dès que l'on s'interroge sur l'origine de la vie, on omet souvent un élément tout aussi indispensable : le carbone. Le carbone est à la fois le constituant central de tout composé organique et le moteur principal de l'équilibre thermique de notre atmosphère. Omniprésent, le carbone est réparti dans différents réservoirs de la Terre qui sont l'atmosphère, l'hydrosphère, la biosphère, et la lithosphère. Ces réservoirs sont connectés par des flux entrants et sortants : c'est le cycle biogéochimique du carbone (Figure 1.1). Le parfait équilibre de ce réseau d'échanges assure la continuité de la vie sur Terre depuis des millions d'années ; cependant, de récentes perturbations altèrent cet équilibre et provoquent des répercussions majeures sur les écosystèmes terrestres et marins.

La concentration atmosphérique en CO_2 , indicateur clés de l'état du cycle du carbone, a augmenté à un taux important depuis 1750 passant de 277 ppm à 417 ppm en 2021 (Figure 1.2) (JOOS et SPAHNI 2008 ; DLUGOKENCKY et TANS 2022). Cette augmentation révèle une perturbation sans précédent, qui est liée principalement à l'extraction du carbone fossile par l'Homme qui est ensuite émis dans l'atmosphère sous forme de CO_2 . Ce flux anthropique de carbone est à l'origine des changements climatiques actuels marqués par un réchauffement global et la dégradation des écosystèmes, et constituent l'un des grands défis sociétaux que la communauté scientifique doit examiner de manière approfondie (CANADELL et al. 2021).

Avec ses échanges permanents avec l'atmosphère, l'océan est un acteur important dans les changements climatiques en absorbant un tiers des émissions anthropiques de carbone (GRUBER et al. 2019). **Une partie du carbone absorbé est ensuite transporté en profondeur où il pourra être séquestré dans l'océan profond, conférant à l'océan un rôle majeur dans la régulation des concentrations atmosphériques en CO_2 .**

Malgré ce rôle significatif, les processus de transport vertical et de séquestration du carbone sont mal compris tant l'océan profond demeure une zone quasi-inexplorée. En 2020, un collectif de scientifiques a alerté sur le besoin urgent de mobiliser les efforts sur la compréhension de ces processus, et ce avant qu'il ne soit trop tard (MARTIN et al. 2020). En effet, les changements climatiques et l'exploitation des ressources marines altèrent les processus océaniques et peuvent mettre en péril le rôle de l'océan dans la régulation des concentrations atmosphériques en CO_2 .

Dans ce contexte, les océanographes s'évertuent à comprendre le rôle de l'océan dans la régulation de la concentration en CO_2 , en se focalisant sur deux problématiques :

- Quels processus océaniques sont impliqués dans l'absorption et la séquestration du CO_2 atmosphérique ?

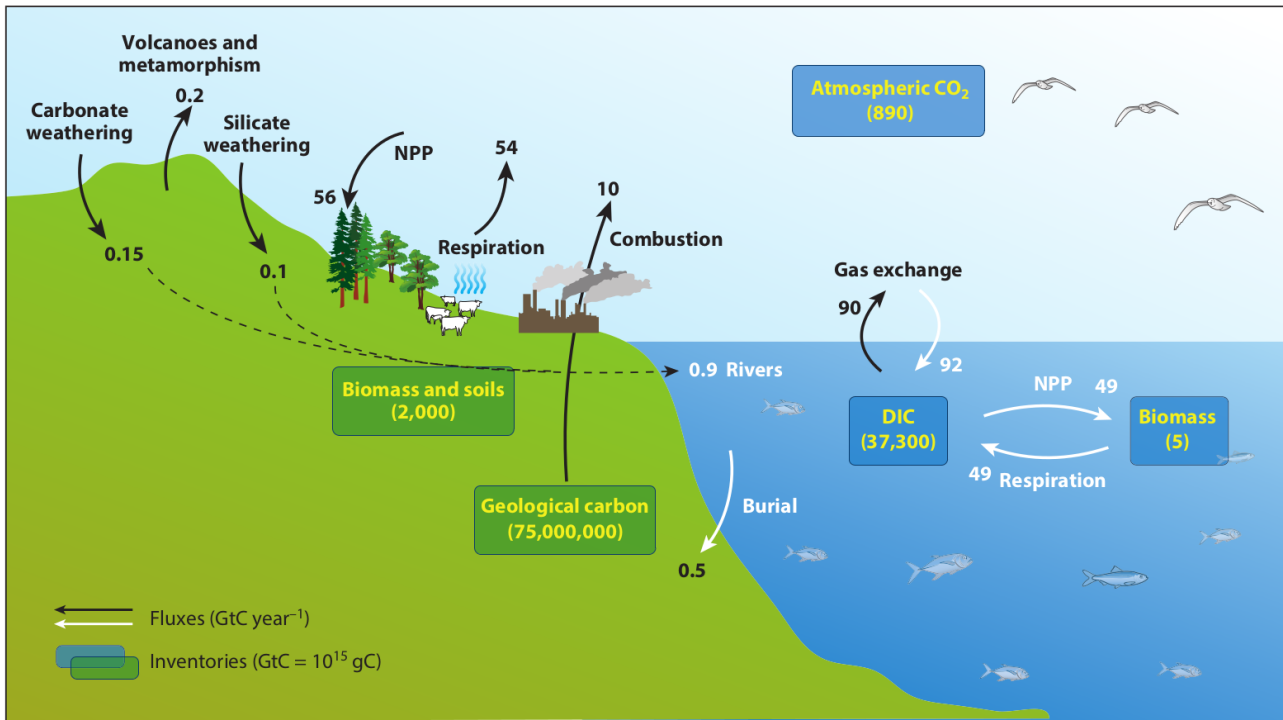


FIGURE 1.1 – Schéma du cycle du carbone sur Terre. Les flèches représentent les flux annuels de carbone (en PgC an⁻¹) entre l'atmosphère, la lithosphère, la biosphère, et la lithosphère. Les réservoirs de carbone sont représentés avec les rectangles. Figure extraite de DEVRIES (2022).

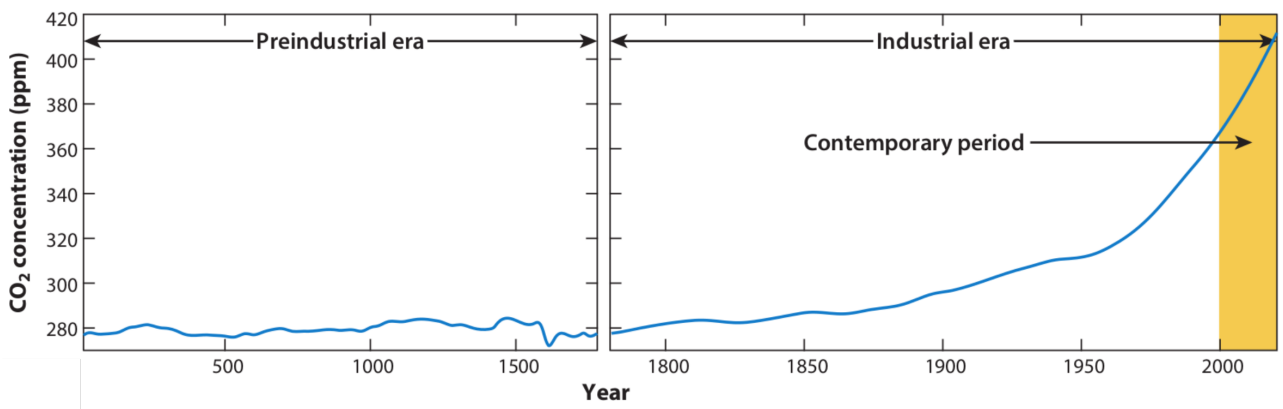


FIGURE 1.2 – Concentrations atmosphériques de CO₂ pendant l'ère préindustrielle (de 0 à 1780) et l'ère industrielle (de 1780 à présent). Les concentrations ont été estimées à partir des échantillons de carottes de glace et de mesures directes dans l'atmosphère au pôle Sud et à Mauna Loa (Hawaï). Figure extraite de DEVRIES (2022).

— Comment ces processus vont évoluer sous l'influence des changements climatiques ?

L'objectif de ce travail de thèse est d'approfondir nos connaissances sur les processus impliqués dans le cycle et la séquestration du carbone dans l'océan.

1.1.2 L'absorption et la séquestration du carbone dans l'océan

Le CO_2 atmosphérique est absorbé dans l'océan de surface par dissolution, qui résulte du déficit de la pression partielle de CO_2 ($p\text{CO}_2$) des eaux de surface par rapport à l'atmosphère. Le carbone absorbé dans l'océan alimente le stock de Carbone Inorganique Dissout (DIC^1) (Figure 1.3) qui regroupe le CO_2 dissout et les produits de réaction du CO_2 avec les molécules d'eau : l'acide carbonique (H_2CO_3), l'ion bicarbonate (HCO_3^-), et l'ion carbonate (CO_3^{2-}).

La distribution du DIC dans l'océan est caractérisée par un gradient vertical avec des concentrations plus faibles en surface (Figure 1.3). Ce gradient est maintenu par des pompes qui transportent le carbone en profondeur, préservant ainsi le déficit en $p\text{CO}_2$ dans les eaux de surface. **Ces pompes à carbone, et le gradient de DIC qu'elles engendrent, sont ainsi les moteurs de l'absorption du CO_2 par l'océan.**

Ce transport en profondeur isole le carbone de l'atmosphère durant une période de temps variable. Lorsque le carbone est transporté sous la couche de mélange hivernale, il intègre le réservoir de l'océan profond dans lequel il va demeurer durant plusieurs années, décennies, siècles, ou millénaires selon la profondeur atteinte (SIEGEL et al. 2021). **Nous considérons dans cette étude que le carbone est "séquestré" lorsqu'il est transporté à la profondeur de 1000m. A partir de cette profondeur, la plupart du carbone est isolé de l'atmosphère durant plus de 50 ans avant qu'il ne soit ramené en surface par la circulation océanique (Siegel et al. 2021).**

1.1.3 Les pompes de carbone océaniques

Dans l'océan, les pompes de carbone sont regroupées en deux catégories principales qui se différencient par la nature du carbone transporté en profondeur (Figure 1.4).

La pompe de solubilité transporte le carbone sous la forme de DIC. Le fonctionnement de cette pompe est basé sur les propriétés de solubilité du CO_2 dans l'océan de surface. Le refroidissement des eaux de surface dans les hautes latitudes augmente la solubilité du CO_2 , ce qui accentue son absorption dans l'océan et enrichit les eaux de surface en DIC. Ces eaux froides, riches en DIC mais également très denses, vont plonger en profondeur et suivre la circulation méridienne de retournement. Cette pompe séquestre le carbone sur une durée de plusieurs siècles, à l'issue desquels les eaux riches en DIC vont remonter à la surface aux basses latitudes

1. Les acronymes anglais sont utilisés dans ce manuscrit car ils sont couramment employés dans le jargon de l'océanographie française.

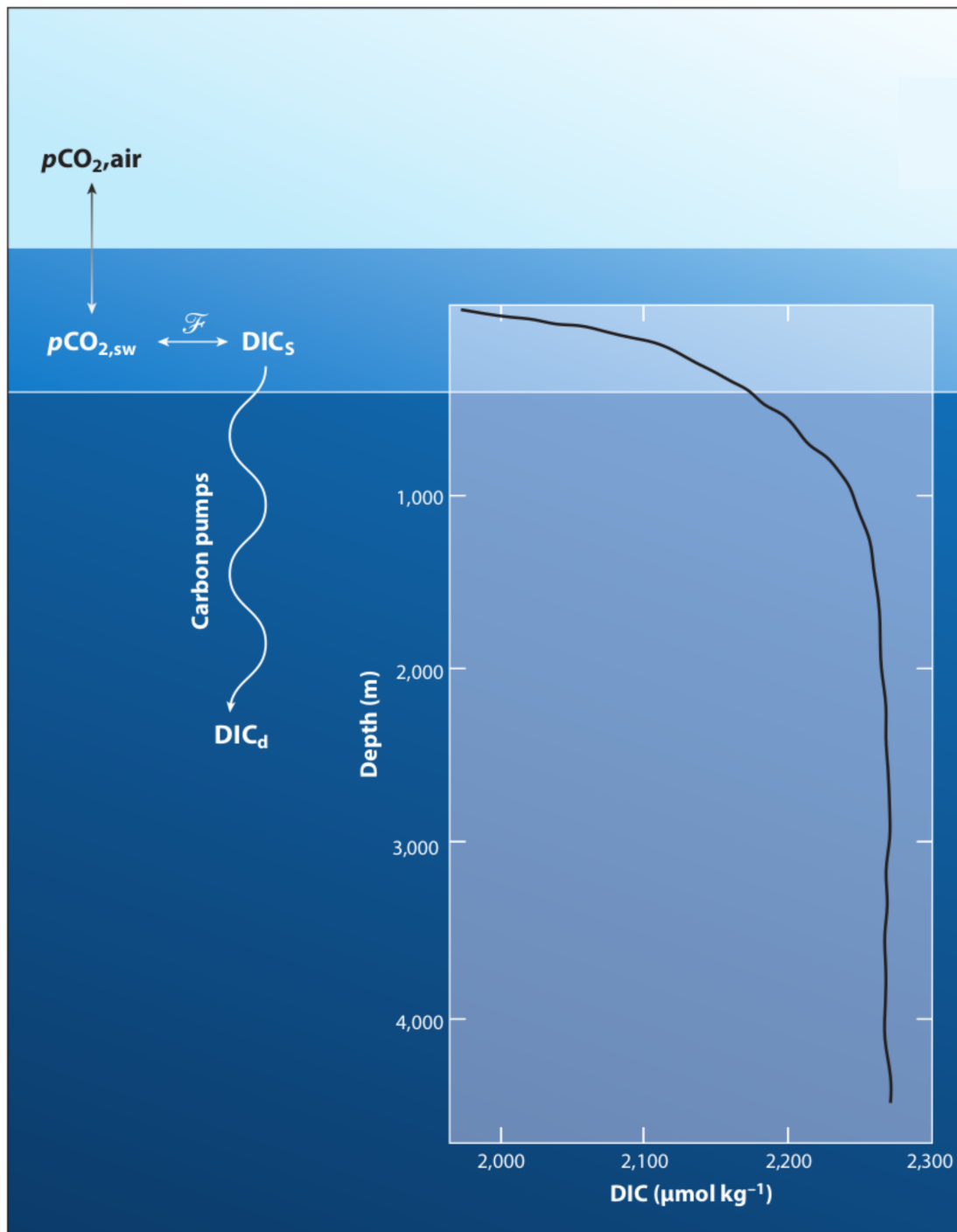


FIGURE 1.3 – Schéma de la distribution verticale des concentrations de DIC dans l'océan. L'absorption de CO_2 en surface est représentée à l'interface air-mer. Dans l'océan de surface (zone bleu clair), le CO_2 intègre le stock de DIC. L'influence des pompes de carbone sur la distribution verticale du DIC est représentée par une flèche de l'océan de surface vers l'océan profond (zone bleu foncé). A droite est représenté le profil moyen de DIC dans l'océan global. Figure extraite de DEVRIES (2022).

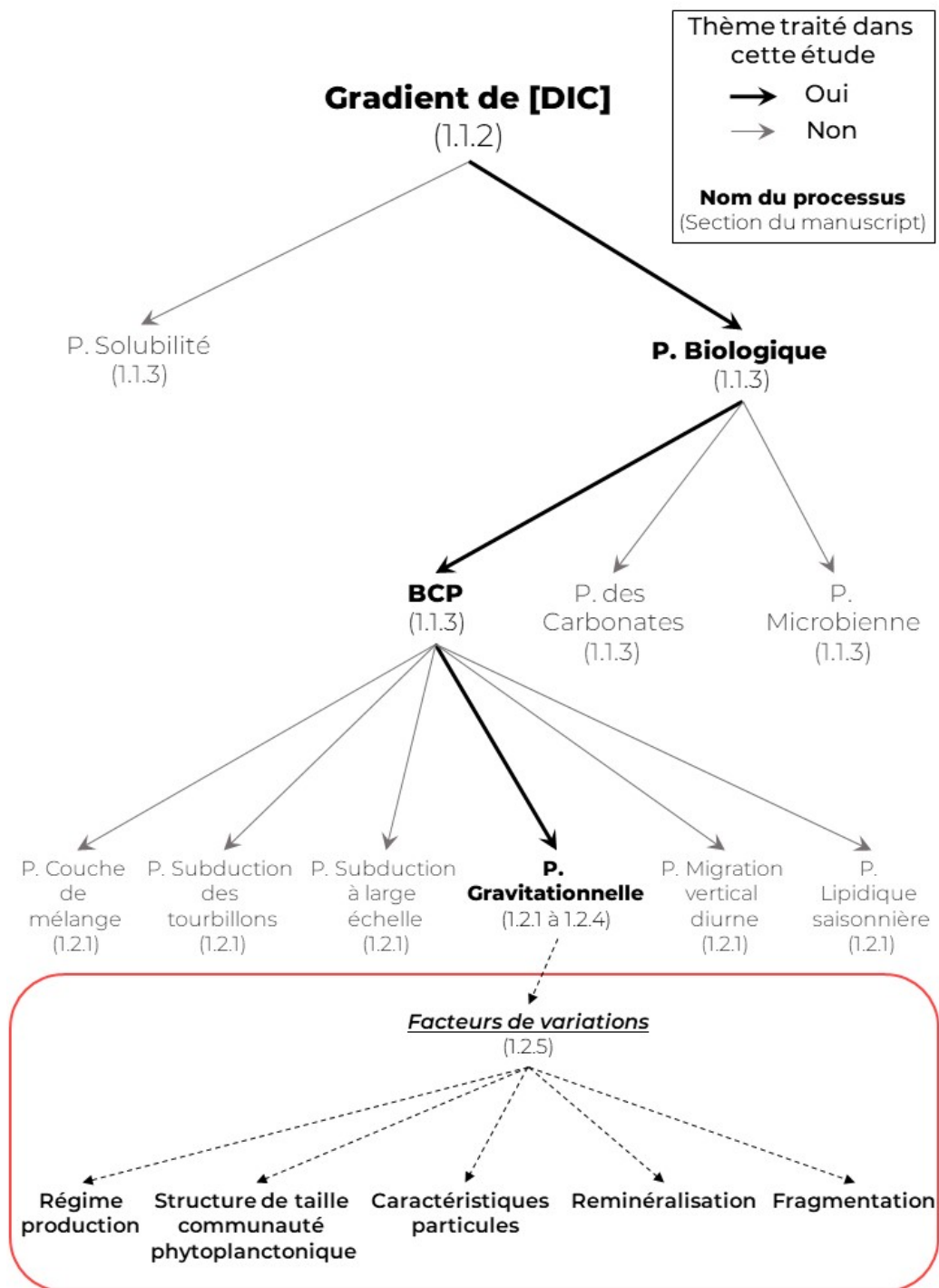


FIGURE 1.4 – Positionnement du sujet d'étude parmi l'ensemble des pompes à carbone. Le cheminement indique que le sujet traite de la pompe gravitationnelle. L'encadré rouge présente les facteurs de variation de la pompe gravitationnelle qui sont abordés en section 1.2.5 du manuscrit.

et vont se réchauffer, diminuant ainsi la solubilité du CO_2 et provoquant son dégazage dans l'atmosphère. La quantité de carbone stocké dans l'océan par la pompe de solubilité représente 90% du stock de DIC (WILLIAMS et FOLLOWS 2011), mais ce processus ne contribue qu'à 10% au maintien du gradient vertical de DIC (SARMIENTO et GRUBER 2006).

La pompe biologique, qui transporte le carbone sous sa forme biogène, contribue quant à elle à 90% au maintien du gradient de DIC (SARMIENTO et GRUBER 2006). Ce transport de carbone par la pompe biologique est assuré par une variété de processus qui acheminent le carbone biogène en profondeur, où la majorité est restituée sous la forme de DIC par des processus de reminéralisation et dissolution.

La pompe biologique est un ensemble de différentes pompes qui se distinguent par la nature du carbone biogène produit en surface (Figure 1.4).

- **La pompe molle** correspond au transport vertical du carbone organique dissout (DOC) ou particulaire (POC) produit par photosynthèse par les organismes phytoplanctoniques dans la couche de surface.
- **La pompe des carbonates** correspond au transport des particules inorganique de carbone (PIC) produites par calcification¹ par les organismes calcifiants, comme les coccolithophoridés. Pour une mole de PIC (CaCO_3) produite, la réaction de calcification produit également une mole de CO_2 qui est libérée dans les eaux de surface puis dans l'atmosphère, contrebalançant ainsi les effets des autres pompes de carbone. Cette pompe est également appelée la "contre-pompe des carbonates".
- **La pompe microbienne** qui correspond à la production de DOC réfractaire (RDOC) par des processus microbiens. Le RDOC est très résistant à la reminéralisation en DIC et persiste dans la colonne d'eau durant plusieurs millénaires (environ 16 000 ans) (LEGENDRE et al. 2015).

Parmi cet ensemble de pompes, la pompe molle, aussi appelée Pompe Biologique de Carbone (BCP), est celle qui contribue le plus au maintien du gradient de DIC (environ 70%) (Gruber et Sarmiento 2002; Sarmiento et Gruber 2006). L'importance de la BCP sur le gradient de DIC peut être visualisée avec un modèle du fonctionnement de l'océan dans lequel l'arrêt de la BCP provoque une réduction drastique du gradient de DIC (GRUBER et SARMIENTO 2002; SARMIENTO et GRUBER 2006). La BCP maintient le gradient de DIC en acheminant en profondeur entre 5 et 12 Pg de carbone organique par an produit dans la couche de surface puis reminéralisé en profondeur (LAWS et al. 2000; SCHLITZER 2002; DUNNE et al. 2005; HENSON et al. 2011; SIEGEL et al. 2014; DeVRIES et WEBER 2017); une large gamme de valeurs qui reflète l'importance de la BCP dans le cycle du carbone mais également l'incertitude liée à la compréhension de cette pompe. Un objectif principal des océanographes est de réduire

1. Réaction chimique de la calcification : $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \longrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$

cette incertitude liée à la BCP afin de mieux comprendre le cycle et la séquestration du carbone dans l'océan (MARTIN et al. 2020).

1.2 La Pompe Biologique de Carbone (BCP)

1.2.1 De la production à la séquestration du carbone organique

La BCP forme le lien entre la fixation de CO_2 par la photosynthèse, le maintien des écosystèmes marins, et la séquestration du carbone (BUESSELER et al. 2007 ; IRIGOIEN et al. 2014). Dans la zone productive, qui est la couche de surface où le carbone organique est produit par photosynthèse, le phytoplancton transforme le CO_2 en carbone organique qui est ensuite consommé et reminéralisé par les organismes hétérotrophes. Une partie du carbone organique échappe à la reminéralisation en surface et est transporté en profondeur sous la forme particulaire ou dissoute dans la zone mésopélagique, qui s'étend de la base de la zone productive jusqu'à 1000m. Dans ce travail de thèse, nous nous focalisons sur le transport de carbone organique sous la forme particulaire (i.e. POC).

Le flux vertical de POC à l'entrée de la zone mésopélagique est appelé flux d'export, et est exprimé en quantité de carbone par unité de surface et de temps (e.g. $\text{mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Dans la zone mésopélagique, le carbone organique est exposé à différents processus de dégradation opérés par les bactéries et le zooplancton qui consomment, reminéralisent, et fragmentent les particules (GIERING et al. 2014). Les processus de dégradation sont particulièrement intenses dans les premières centaines de mètres de la zone mésopélagique, ce qui provoque une décroissance exponentielle du flux de POC (Figure 1.5), et permet à une infime fraction du flux d'export d'atteindre la profondeur de 1000m au delà de laquelle il sera séquestré (Figure 1.5).

Le flux vertical de POC par la BCP est le résultat d'un ensemble de voies de transport constitué de plusieurs pompes (BOYD et al. 2019) (Figure 1.4) :

- **La pompe gravitationnelle**, qui est le transport par sédimentation du POC. Ce transport est réalisé par les particules suffisamment grosses et denses pour chuter à la vitesse de plusieurs dizaines de mètres par jour dans la colonne d'eau (BOYD et TRULL 2007 ; BUESSELER et BOYD 2009). Elles peuvent pénétrer les gradients de densité, et ainsi traverser différentes masses d'eau pour atteindre potentiellement le fond de l'océan.

Les autres pompes consistent en l'injection de particules en profondeur via l'intervention de processus biologiques et physiques. Ces pompes sont appelées Pompes à Injection de Particules et sont décrites ci-dessous :

- Les pompes de migration verticale. Certains organismes ingèrent de la matière organique en surface qu'ils vont libérer en profondeur sous forme d'éjection de POC. Ces migrations verticales sont réalisées à différentes échelles de temps. De nombreuses espèces de zooplancton se nourrissent en surface la nuit et se retirent à une profondeur de plusieurs centaines de mètres pendant la journée (VINOGRADOV 1997 ; BIANCHI et al. 2013a ; BIANCHI et al.

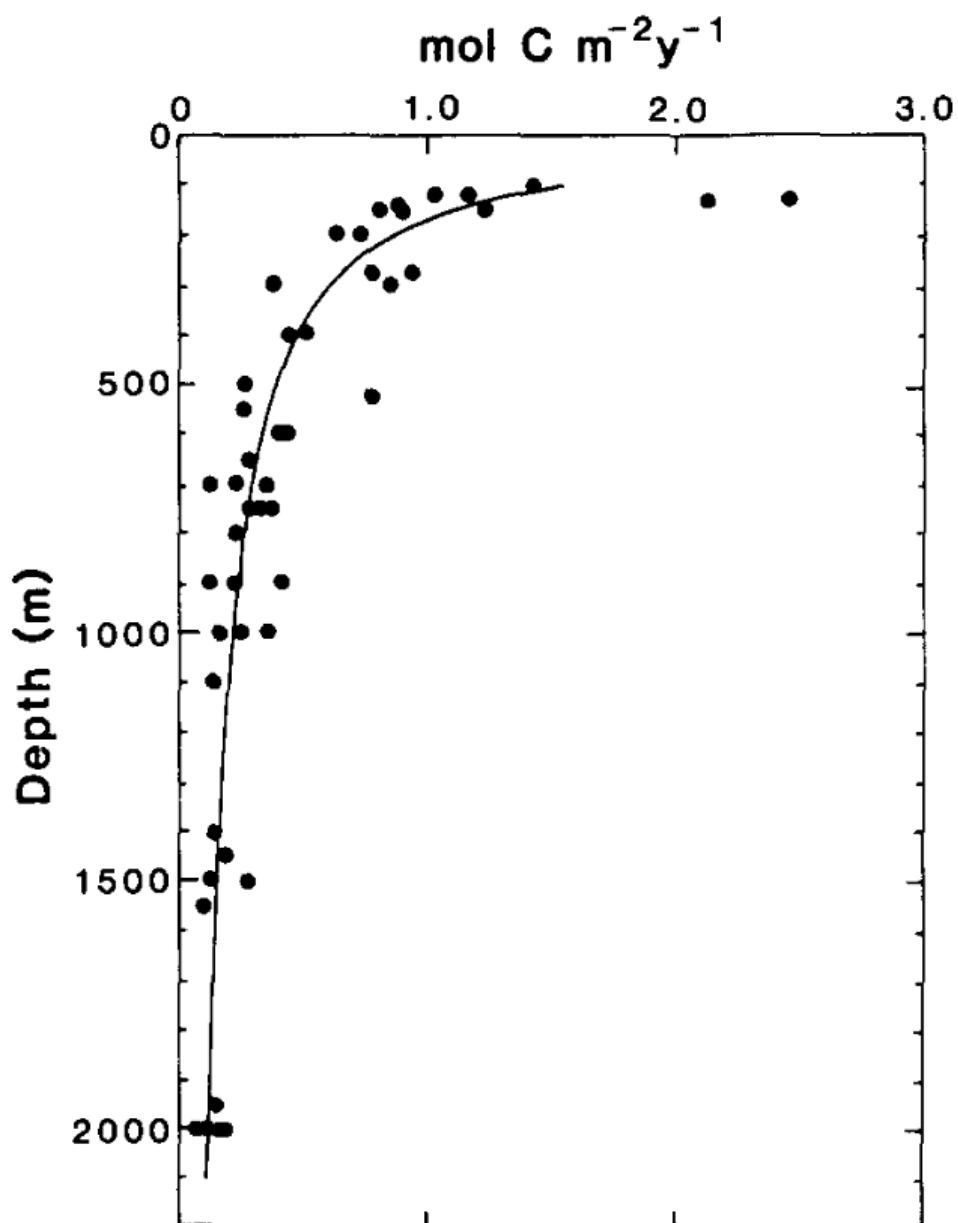


FIGURE 1.5 – Flux vertical de POC dans l’océan ouvert. La courbe noire est la régression de puissance calculée sur les valeurs de flux (MARTIN et al. 1987). Figure extraite de MARTIN et al. (1987)

2013b ; STEINBERG et LANDRY 2017). Il s'agit de la **pompe de migration verticale diurne**. Sur des échelles de temps saisonnières, certaines espèces de zooplancton transportent la matière organique à des profondeurs plus importantes en hivernant à plus d'un kilomètre de profondeur (JÓNASDÓTTIR et al. 2015). Il s'agit de la **pompe lipidique saisonnière**.

- **La pompe de la couche de mélange**. Une partie du POC est maintenue dans la couche de mélange entre le printemps et l'automne, puis ce carbone est redistribué en hiver sur une épaisse couche de profondeur qui correspond à la couche de mélange hivernale. A la fin de l'hiver, des épisodes brefs et intenses de remontée de la couche de mélange (i.e. stratification) vont piéger en profondeur une partie de ce POC (DALL'OLMO et al. 2016).
- Les pompes de subduction, qui transportent le POC en profondeur par des processus d'advection à différentes échelles. **La pompe de subduction des tourbillons** est le transport advectif réalisé par des processus à la mésoéchelle (10-100 km) et sous-mésoéchelle (1-10 km) comme les fronts et les tourbillons (OMAND et al. 2015). **La pompe de subduction à large échelle** correspond au transport advectif à plus large échelle (100-1000 km) associée à la circulation océanique générale (LEVY et al. 2013).

Les contributions de ces pompes au transport vertical du POC sont inégales (Figure 1.6) (BOYD et al. 2019). **La pompe gravitationnelle est la principale voie de transport du POC, en contribuant à 60% du flux annuel d'export (Boyd et al. 2019 ; Nowicki et al. 2022) et en prédominant sur la majorité des autres pompes au printemps et en été (Figure 1.6b)**. C'est sur cette pompe que notre travail de thèse se focalise afin d'améliorer notre compréhension du cycle et de la séquestration du carbone dans l'océan.

1.2.2 Une étude exclusive de la pompe gravitationnelle ?

Etudier la pompe gravitationnelle nécessite de différencier le flux de particules en sédimentation depuis la zone productive des autres flux liés aux Pompes à Injection de Particules. Cette discrimination peut être en partie réalisée en se focalisant sur les grosses particules, définies ici comme approximativement de taille supérieure à 100 μm . Ces particules de grosses tailles ont une vitesse de sédimentation élevée pour lesquelles les forçages physiques ont a priori une influence négligeable sur leur transport vertical (DEVER et al. 2021). Bien que les petites particules dominant numériquement le stock permanent de particules dans l'océan, les grosses particules telles que les pelotes fécales et agrégats ont été identifiées comme les contributeurs majeurs de la pompe gravitationnelle (TURNER 2015 ; LEMOIGNE 2019).

Ces grosses particules sont principalement produites en surface et exportées vers la zone mésopélagique par sédimentation, mais elles peuvent également être injectées dans la zone mésopélagique par le zooplancton capable de migrations verticales. Dans ce cas, la sédimentation

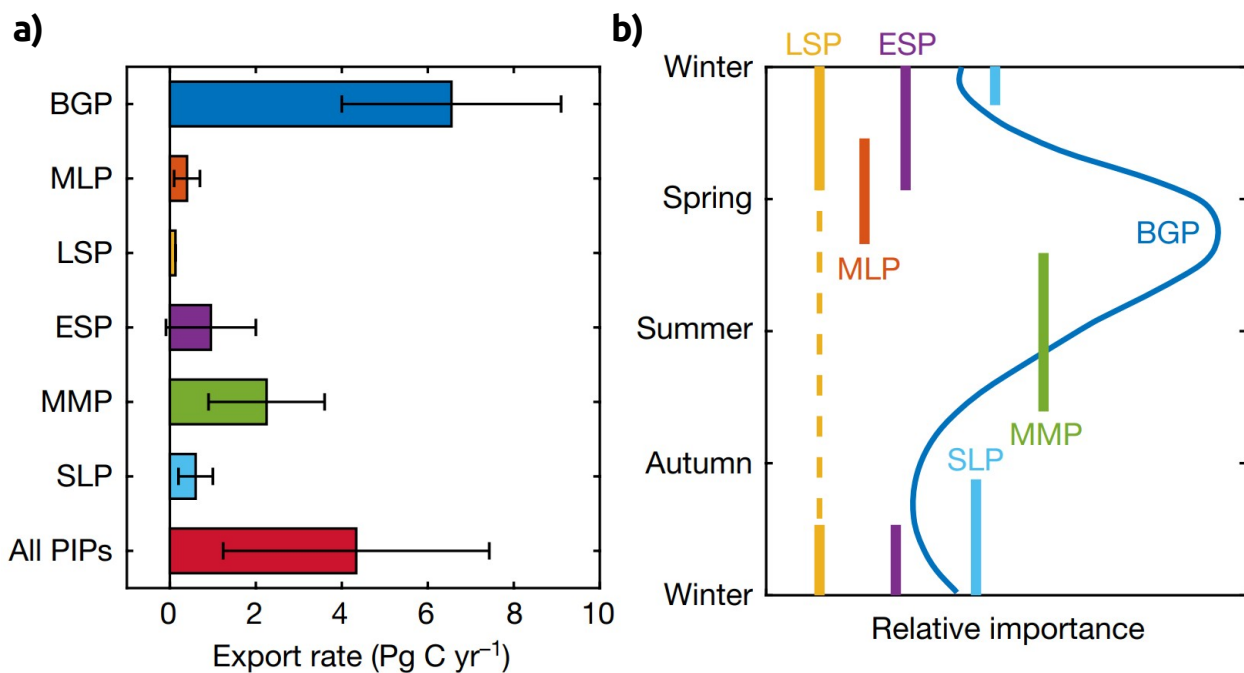


FIGURE 1.6 – Magnitude et saisonnalité du flux d’export de POC par les différentes pompes de la BCP. **a)** Flux d’export annuel des différentes pompes. **b)** Saisonnalité du flux d’export de chaque pompe. La représentation est idéalisée pour les régions caractérisées par une forte saisonnalité. Figure adaptée de BOYD et al. (2019).

Définition des acronymes : pompe gravitationnelle (**BGP**) ; pompe de la couche de mélange (**MLP**) ; pompe de subduction à large échelle (**LSP**) ; pompe de subduction des tourbillons (**ESP**) ; pompe de la migration verticale diurne (**MMP**) ; pompe lipidique saisonnière (**SLP**).

des pelotes fécales injectées en profondeur va s'ajouter au flux de la pompe gravitationnelle. Aujourd'hui, les méthodes d'observations du flux de POC peuvent difficilement discerner le flux de la pompe gravitationnelle (BOYD et al. 2019). Seuls des travaux de modélisation permettent une estimation du flux associé uniquement à la pompe gravitationnelle (e.g. NOWICKI et al. (2022)). **Dans ce travail de thèse, nous nous focalisons sur le flux de POC des grosses particules en faisant l'hypothèse qu'il est représentatif de la pompe gravitationnelle, une hypothèse appuyée par Nowicki et al. (2022) qui indiquent que la majorité de l'export et sequestration par les grosses particules sont associés à la pompe gravitationnelle.**

1.2.3 L'intensité et l'efficacité de la pompe gravitationnelle

Une approche pour mesurer les flux de POC consiste à capturer directement les particules en sédimentation, notamment avec des pièges à particules qui ont été largement utilisés au cours des 40 dernières années (HONJO et al. 2008). Déployées à différentes profondeurs, ces pièges sont utilisés pour reconstruire des profils verticaux de flux de POC qui sont ensuite utilisés pour caractériser la pompe gravitationnelle (Figure 1.7).

MARTIN et al. (1987) modélise la diminution du flux de POC ($F_{(z)}$, mol C m⁻² an⁻¹) au delà de la profondeur de 100m par une régression de loi puissance (courbe noire sur Figure 1.7) :

$$F_{(z)} = F_{100} \left(\frac{z}{100}\right)^{-b} \quad (1.1)$$

où $F_{(100)}$ est le flux de POC à la profondeur de référence de 100 m, et b est le coefficient de puissance qui caractérise l'atténuation du flux de POC entre 100m et z (avec $z > 100$ m). Cette représentation simple du flux de POC et de son atténuation dans la zone mésopélagique a été largement utilisée pour caractériser la pompe gravitationnelle.

Cependant, le choix d'une profondeur fixe de référence, souvent motivé pour sa simplicité dans la stratégie d'échantillonnage, représente une limite. Cette profondeur ne se situe pas systématiquement à l'interface entre la zone productive, où sont produites les particules, et la zone mésopélagique où dominent les processus d'atténuation du flux ; ce qui peut induire un biais dans la caractérisation de la pompe gravitationnelle (BUESSELER et BOYD 2009). C'est pourquoi BUESSELER et BOYD (2009), et plus récemment BUESSELER et al. (2020), ont proposé un ensemble de nouvelles métriques permettant une caractérisation plus précise de la pompe gravitationnelle (Figure 1.7).

Pour déterminer l'interface entre la zone productive et la zone mésopélagique, BUESSELER et al. (2020) recommande d'utiliser la profondeur maximale entre la profondeur euphotique¹ et

1. La profondeur euphotique détermine l'épaisseur de la couche de surface où l'éclairement est suffisant pour permettre la photosynthèse. En optique marine, il est admis que cette profondeur correspond à la profondeur où

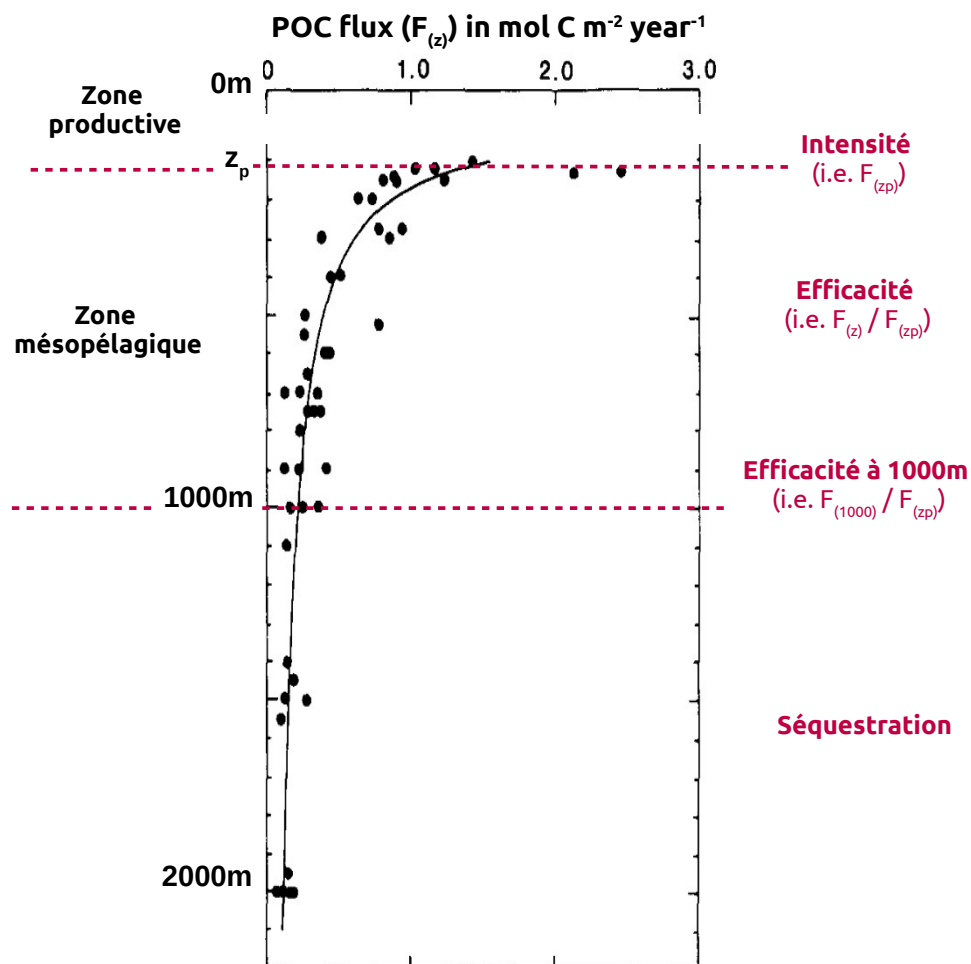


FIGURE 1.7 – Caractérisation du flux vertical de POC selon BUESSELER et BOYD (2009) et BUESSELER et al. (2020). La courbe noire est la régression de loi puissance calculée sur les valeurs de $F_{(z)}$ (MARTIN et al. 1987). Sur la gauche sont représentées la zone productive (entre 0m et z_p) et mésopélagique (entre z_p et 1000m). Sur la droite sont représentées les caractéristiques de la pompe gravitationnelle : l'intensité et l'efficacité. Figure adaptée de MARTIN et al. (1987).

la profondeur de la couche de mélange¹. Cette profondeur, notée z_p , sépare la zone productive où est étudiée la production et la nature des particules avant qu'une partie ne soit exportée (e.g. Dall'Olmo et Mork (2014)), et la zone mésopélagique où la pompe gravitationnelle est caractérisée avec les mesures de l'intensité et de l'efficacité des flux de POC (Figure 1.7).

L'intensité correspond à l'export qui est le flux de POC à z_p (Figure 1.7) :

$$\text{Intensité (mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}) = F_{(z_p)} \quad (1.2)$$

La mesure de la production primaire nette² (NPP, mol C m⁻² an⁻¹) dans la zone productive permet de calculer l'intensité relative qui est la proportion de NPP exportée vers la zone mésopélagique sous forme de POC :

$$\text{Intensité relative (\%)} = \frac{F_{(z_p)}}{NPP} \quad (1.3)$$

L'efficacité, aussi appelée efficacité de transfert, représente à la proportion du flux d'export qui atteint une profondeur donnée dans la zone mésopélagique. L'efficacité correspond au rapport entre le flux de POC à une profondeur et l'export (Figure 1.7) :

$$\text{Efficacité}_{(z)} (\%) = \frac{F_{(z)}}{F_{(z_p)}} \quad (1.4)$$

avec $z > z_p$.

1.2.4 La variabilité de la pompe gravitationnelle

En 1987, l'étude de MARTIN et al. (1987) proposait l'hypothèse d'une atténuation spatialement uniforme du flux de POC dans l'océan global avec un coefficient b égal à 0.86. Au fil des années, cette hypothèse a été remise en question sur la base des tendances spatio-temporelles observées dans le profil d'atténuation, montrant que **la pompe gravitationnelle s'avère plus complexe et plus hétérogène que ce qui avait été reconnu auparavant (Buesseler et Boyd 2009)**.

BUESSELER et BOYD (2009) ont ré-analysé des profils verticaux de flux de POC en utilisant leurs nouvelles métriques et ont comparé les résultats entre différentes régions et périodes de l'année tout en considérant la variation de z_p . Ces résultats ont illustré la variabilité de la pompe

l'éclairement descendant du rayonnement lumineux disponible pour la photosynthèse (PAR) est égal à 1% de sa valeur à la surface.

1. La couche de mélange est la partie superficielle de la colonne d'eau qui est brassée sous l'action de l'atmosphère. La profondeur de la couche de mélange est appelée *Mixed Layer Depth* (MLD).

2. La NPP est la différence entre la production et la respiration de carbone organique par les organismes autotrophes. Les organismes autotrophes, comme le phytoplancton, consomment une partie de l'énergie produite par photosynthèse afin d'assurer leur croissance.

gravitationnelle avec par exemple, en l'espace d'un mois, un changement jusqu'à un facteur 2.5 dans l'intensité relative et dans l'efficacité à $z_p+100\text{m}$ (BUESSELER et BOYD 2009).

Depuis l'apparition de preuves de l'hétérogénéité de la pompe gravitationnelle, l'argument de la variabilité spatiale a reçu le plus d'attention. La compilation des mesures et de la modélisation des flux de POC ont permis d'avoir un aperçu de la variabilité à l'échelle globale. L'intensité relative est plus élevée dans les zones aux hautes latitudes et d'upwelling, indiquant qu'une importante fraction de la NPP est exportée vers la zone mésopélagique (HENSON et al. 2012; SIEGEL et al. 2014; DEVRIES et WEBER 2017). A l'inverse, dans les zones aux basses latitudes comme les gyres subtropicaux, la faible intensité relative indique qu'une grande partie de la matière organique est retenue et reminéralisée dans la zone productive.

La variation de l'efficacité fait quant à elle l'objet d'une controverse. Certaines études indiquent une faible efficacité aux hautes latitudes, en raison notamment de la nature labile des particules associées aux floraisons de diatomées, groupe majeur du phytoplancton, et qui s'atténuent rapidement dans la zone mésopélagique (HENSON et al. 2012; GUIDI et al. 2015). Les résultats de ces études sont différents des observations de MARSAY et al. (2015) qui indiquent une plus forte efficacité aux hautes latitudes, en raison notamment d'une reminéralisation bactérienne limitée par les faibles températures. Ces conclusions ont été par la suite appuyées par d'autres observations et modélisation du flux de POC à l'échelle globale (WEBER et al. 2016; DEVRIES et WEBER 2017).

Conséquence de cette hétérogénéité spatiale, la pompe gravitationnelle est difficile à caractériser à l'échelle globale. Cela comprend la magnitude de l'export de POC, dont l'estimation varie entre 4 et 9 Pg C par an^{-1} , et la séquestration du carbone qui est évaluée entre 600 et 1400 Pg C (BOYD et al. 2019). Ces incertitudes sont liées à de nombreux facteurs de variation qui peuvent fluctuer à de fines échelles spatiales et temporelles (BUESSELER et BOYD 2009). L'identification de ces facteurs, de leur variabilité, et de leur importance pourrait aider à mieux caractériser la variabilité de la pompe gravitationnelle.

1.2.5 Les facteurs de variation

Les facteurs de variation sont un ensemble de paramètres regroupant les caractéristiques des particules et celles de l'environnement biogéochimique qui ont une influence majeure sur le flux de POC (Figure 1.4).

Dans la zone productive, le **régime de production** de POC diffère entre les systèmes stratifiés aux faibles latitudes et les systèmes aux hautes latitudes caractérisés par un fort mélange hivernal. Dans ces régions aux hautes latitudes, le mélange vertical en hiver alimente la couche productive en nutriments et stimule une production intense de POC lors des floraisons printanières

généralement dominées par le microphytoplancton (20-200 μm) (CHISHOLM 1992 ; GOLDMAN 1993). A l'inverse, la production dans les systèmes stratifiés, dominées par le picophytoplancton (0.2-2 μm), est relativement faible car limitée à l'approvisionnement en nutriments par la reminéralisation de la matière organique en surface (CHISHOLM 1992 ; GOLDMAN 1993).

Le régime de production et la **structure de taille de la communauté phytoplanctonique** ne sont pas les seuls facteurs de variation. Les caractéristiques des particules, comme leur **taille**, ont une forte influence sur leur sédimentation et dégradation dans la zone mésopélagique. La vitesse de chute des particules est directement liée à leur taille, en plus de leur densité, comme démontré par la loi de Stokes dans le cas d'une particule sphérique :

$$w = \frac{d^2 \Delta\rho g}{18 \mu} \quad (1.5)$$

avec w la vitesse de sédimentation, d le diamètre de la particule, $\Delta\rho$ la différence de densité entre la particule et la masse d'eau, μ la viscosité dynamique du fluide, et g l'accélération de la pesanteur.

Alors que la sédimentation des petites particules peut être de l'ordre de 2 mètres par jour, la vitesse de chute des grosses (e.g. $>100 \mu\text{m}$) est supérieure à 50 mètres par jour (ROCHA et PASSOW 2007 ; BILLETT et al. 1983 ; FOWLER et KNAUER 1986 ; ASPER et SMITH 2003 ; PHILLIPS et al. 2009). En chutant plus rapidement, ces grosses particules sont exposées moins longtemps aux processus de reminéralisation dans la zone mésopélagique et sont transportées plus efficacement en profondeur.

Les grosses particules qui sédimentent peuvent être classées en trois catégories suivant leur nature : les pelotes fécales du zooplancton, les agrégats, et les cellules phytoplanctoniques (LEMOIGNE 2019). Les **pelotes fécales** prédominent la composition du flux d'export de différentes régions (CAVAN et al. 2015 ; LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015) et qui sont considérées comme le composant le plus important de la pompe gravitationnelle en représentant plus de 60% de l'export total (BISSON et al. 2020). Ce sont des particules denses mais avec des tailles et formes différentes, ce qui leur confèrent une vitesse de chute élevée et variable entre 30 et 3000 m d^{-1} (TURNER 2002). Par exemple, la vitesse d'enfoncement des petites pelotes fécales sphériques produites par de petits copépodes ($\sim 20 \text{ m d}^{-1}$, YOON et al. (2001)) est inférieure de deux ordres de grandeur à celle des grandes pelotes fécales tabulaires produites par les salpes (2700 m d^{-1} , MADIN (1982)), qui sont transportées très efficacement en profondeur (PAULI et al. 2021). Les différents types de pelotes fécales, caractérisés par des tailles et vitesses de sédimentation différentes, ne contribuent donc pas de manière équivalente au flux de POC dans la zone mésopélagique (DURKIN et al. 2021).

Les **agrégats** sont des amas de matière détritique et de cellules phytoplanctoniques mortes

ou vivantes. Lorsque la quantité de particules organiques atteint une importante concentration dans la zone productive, ces particules ont une forte probabilité d'entrer en collision et d'adhérer les unes aux autres, entraînant la formation d'aggrégats. Ces aggrégats représentent jusqu'à 30 à 40% de l'export total de carbone dans les régions subpolaires et côtières (LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015 ; NOWICKI et al. 2022), qui sont généralement des zones à forte productivité dominées par le microphytoplancton et capable de produire de gros aggrégats. Dans les gyres subtropicaux, où le picophytoplancton domine, l'export d'aggrégats est au contraire insignifiant et représente moins de 5% de l'export total (NOWICKI et al. 2022).

Certaines **cellules phytoplanctoniques** sont retrouvées intactes dans les pièges à particules. Il peut s'agir de cellules vivantes ou mortes, de spores, de kystes, et de colonies qui ont sédimenté vers la zone mésopélagique. Les grandes cellules de certaines diatomées peuvent en effet s'exporter facilement vers la zone mésopélagique en comparaison avec d'autres espèces phytoplanctoniques (SALTER et al. 2007). Les spores et kystes, qui sont formés par certaines espèces en réponse à une limitation de nutriments, peuvent également contribuer au flux de POC de manière significative. Sur une période d'une à quelques semaines, des mesures de pièges à particules ont montré que les kystes peuvent contribuer à la moitié du flux (MARTIN et al. 2010), et que les spores d'une seule espèce de diatomées peuvent représenter jusqu'à 90% du flux (REMBAUVILLE et al. 2016b).

En étudiant la composition du flux de POC, DURKIN et al. (2021) ont évalué l'efficacité de transfert de différents types de grosses particules. Cette étude a montré que le flux est fortement atténué lorsque l'export est dominé par de longues pelotes fécales ($b = -1.8$), alors que les flux composés principalement de phyto-aggrégats associés aux floraisons de diatomées sont modérément atténués ($b = -0.8$). Ces conclusions, récentes, sont encore préliminaires et ne définissent pas un cas général, mais elles illustrent l'influence que peut avoir la nature des particules sur la variabilité des flux de POC.

En plus de la taille et de la nature des particules, leur **composition en minéraux** a également un impact sur leur efficacité de transfert ; il s'agit de l'effet ballast (ARMSTRONG et al. 2002). Par exemple, les spores de diatomées ont la particularité d'être transportés efficacement en profondeur grâce à leur épaisse paroi de silice qui augmente leur vitesse de chute et les protège de la dégradation bactérienne (REMBAUVILLE et al. 2016a). Egalement, les particules calcaires ont un effet ballast qui est plus important que la silice en raison de leur densité plus élevée (KLAAS et ARCHER 2002). Des expériences en mésocosmes ont montré que les vitesses de sédimentation des pelotes fécales et aggrégats sont significativement réduits en l'absence de floraison de coccolithophoridés (RIEBESSELL et al. 2017). Cet effet ballast des particules minérales produites par les coccolithophoridés, appelées coccolithes, est actuellement débattu au sein de la communauté scientifique (ROCHA et PASSOW 2007 ; BALCH 2018) mais montre l'intérêt d'intégrer les populations de coccolithophoridés dans l'étude de la pompe gravitationnelle.

Dans la zone mésopélagique, le flux de POC est atténué principalement par **reminéralisation** et la fragmentation des grosses particules. La reminéralisation par les organismes hétérotrophes peut varier suivant le type et composition des particules, mais également suivant la température. La température est un paramètre majeur qui influence l'activité métabolique des bactéries (IVERSEN et PLOUG 2013; MAZUECOS et al. 2015), ce qui peut expliquer la forte corrélation entre l'atténuation du flux de POC et la température de l'eau dans la zone mésopélagique (MARSAY et al. 2015). Récemment, les travaux de KHEIREDDINE et al. (2020) ont appuyé cette hypothèse en mettant en évidence une forte consommation d'oxygène dans les eaux chaudes de la Mer Rouge où le flux est rapidement atténué.

La **fragmentation** des grosses particules est responsable d'environ la moitié de l'atténuation du flux de grosses particules dans les hautes latitudes (BRIGGS et al. 2020). La fragmentation des grosses particules est causée par différents processus comme la dégradation microbienne, le brouillage du zooplancton, et la turbulence océanique (BIDDANDA et POMEROY 1988; GOLDTHWAIT et al. 2004; DILLING et ALLDREDGE 2000; JACKSON 1995). Cependant, peu étudiée dans la zone mésopélagique, nos connaissances sur la fragmentation et sa variabilité restent limitées.

1.2.6 Vers une meilleure compréhension de la pompe gravitationnelle

Comprendre la variabilité de la pompe gravitationnelle consiste, dans l'idéal, à avoir une connaissance complète des régimes de production en surface, des caractéristiques des particules qui sédimentent, et des processus d'atténuation du flux. Cette approche nécessite un effort d'échantillonnage conséquent qui peut être difficilement réalisé sur une large échelle spatiale. Cependant, il est possible de **réduire cet échantillonnage à celui des facteurs de variation ayant un rôle prédominant**, comme la structure de taille de la communauté phytoplanctonique. La structure de taille est corrélée à l'efficacité de la pompe gravitationnelle à l'échelle globale (GUIDI et al. 2015), et peut être combinée avec la biomasse phytoplanctonique en surface pour estimer les flux de POC dans la zone mésopélagique (GUIDI et al. 2009). Cependant, l'identification des facteurs de variation prédominants est soumise à plusieurs incertitudes (e.g. GUIDI et al. (2015) vs. MARSAY et al. (2015)).

Passow et Carlson (2012) suggèrent que c'est à l'échelle régionale que l'on parviendra le mieux à comprendre la variabilité des flux. En effet, la complexité du rôle que jouent les écosystèmes et l'environnement sur les flux de POC limite les généralisations globales. Le fonctionnement de la pompe gravitationnelle devra très probablement être déterminé sur une base régionale et saisonnière avant que les prédictions globales ne deviennent possibles, et surtout moins incertaines. Cela peut se faire en se focalisant sur de petites échelles spatiales, en particulier sur les zones clés de la séquestration du carbone comme les hautes latitudes, pour ensuite répondre aux questions globales en intégrant les connaissances de plusieurs régions.

Les résultats du modèle de NOWICKI et al. (2022) montrent que les régions de l'Atlantique Nord présentent les taux les plus élevés d'export et de séquestration du carbone. L'export élevé de carbone dans ces régions est en lien avec la forte production de particules en surface, la prédominance de microphytoplancton et la faible température des masses d'eaux. L'Océan Austral est un biome plus diversifié, avec en moyenne une plus faible productivité, des températures froides, et un mélange de communautés de nano- et microphytoplancton. L'export et la séquestration dans l'Océan Austral sont inférieurs par rapport aux hautes latitudes septentrionales, mais ils sont également caractérisés par de fortes incertitudes en lien avec un faible effort d'échantillonnage (NOWICKI et al. 2022). Ce sous-échantillonnage dans l'Océan Austral, expliqué notamment par des limitations opérationnelles, empêche de résoudre avec précision la variabilité spatiale et la dynamique saisonnière des flux de POC et de leurs facteurs de variation (PUIGCORBE et al. 2020).

Ce travail de thèse vise à caractériser la variabilité du flux de POC des grosses particules et son lien avec certains facteurs de variation dans différentes régions, avec une attention particulière pour l'Océan Austral. Pour cela, nous utiliserons un ensemble de mesures *in-situ* acquises à forte résolution spatio-temporelle par des plateformes autonomes conçues notamment pour résoudre le problème de sous-échantillonnage.

1.3 La pompe gravitationnelle dans l’Océan Austral

1.3.1 Role clé de l’Océan Austral dans le cycle du carbone

Bien que recouvrant 20% de la surface océanique, l’Océan Austral joue un rôle clé dans le cycle du carbone en absorbant 40% du total de CO₂ anthropique absorbé par l’océan global (DEVRIES 2014). La pompe de solubilité joue un rôle déterminant dans l’absorption puis la séquestration du carbone dans l’Océan Austral en raison des faibles températures de l’eau de surface et de la formation des eaux profondes, favorisant la dissolution et le transport du carbone en profondeur (Figure 1.8) (SABINE et al. 2004). **La BCP dans l’Océan Austral est responsable de 30% de l’export global de POC (Arteaga et al. 2018), avec une contribution prédominante de la pompe gravitationnelle en comparaison avec la pompe de la couche de mélange et la pompe de migration verticale diurne (Nowicki et al. 2022).** Ces résultats sont appuyés par les observations *in-situ* qui montrent que les agrégats et pelotes fécales dominent la composition du flux de particules dans la zone mésopélagique (CAVAN et al. 2015 ; LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015 ; REMBAUVILLE et al. 2016a ; CAVAN et al. 2017).

L’Océan Austral n’est pas uniforme en terme de propriétés biogéochimiques, notamment celles qui ont un rôle dans la variabilité de la pompe gravitationnelle. La connaissance de ces propriétés est fondamentale pour appréhender du mieux possible la variabilité des flux de POC dans cet océan. Malgré un faible effort d’échantillonnage, nous pouvons tout de même identifier les principales tendances spatio-temporelles des propriétés biogéochimiques de l’Océan Austral.

1.3.2 Diversité des propriétés biogéochimiques

Une caractéristique principale de l’Océan Austral est son éloignement des continents qui le contraint à recevoir peu de dépôts atmosphériques d’origine continentale qui constituent habituellement une source importante en fer (WAGENER et al. 2008). **La faible disponibilité du fer dans cet océan limite la croissance du phytoplancton qui ne peut épuiser les stocks de nutriments** (BAAR et al. 1995 ; MARTIN et al. 1990). Ces zones, riches en nutriments et caractérisées par de faibles concentrations en Chl-a, sont qualifiées de *High Nutrient Low Chlorophyll* (HNLC). Les zones HNLC recouvrent 90% des eaux de surface de l’Océan Austral (ARRIGO et al. 2008), **tandis que les autres zones sont caractérisées par une fertilisation naturelle en fer qui stimule la croissance phytoplanctonique.** Ces apports locaux sont localisés autour des îles (GRAHAM et al. 2015), dans les zones de convections profondes (TAGLIABUE et al. 2014), et dans les zones de fonte de glace qui ont accumulé des aérosols atmosphériques à leur surface (ARRIGO et al. 2015).

Une autre caractéristique de l’Océan Austral est sa délimitation par un courant, le Courant

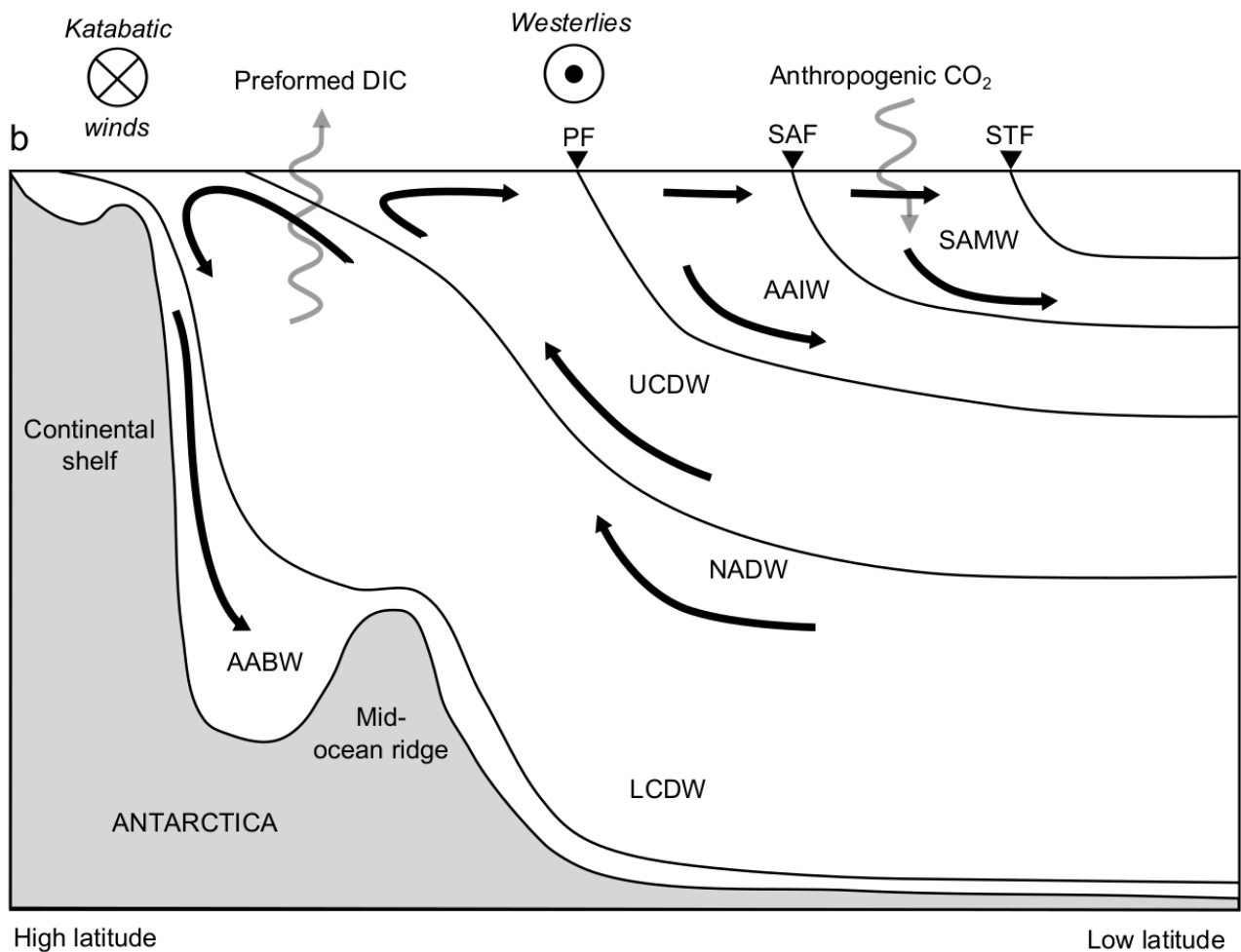


FIGURE 1.8 – Section verticale des principales voies de circulation et des masses d'eau associées de l'Océan Austral. L'absorption et la libération de DIC à l'interface océan-atmosphère sont représentées par les flèches grises. La position des principaux fronts du Courant Circumpolaire Antarctique (ACC) sont indiqués : le Front SubTropical (STF), le Front SubAntarctique (SAF), et le Front Polaire (PF). Figure extraite de REMBAUVILLE (2016)

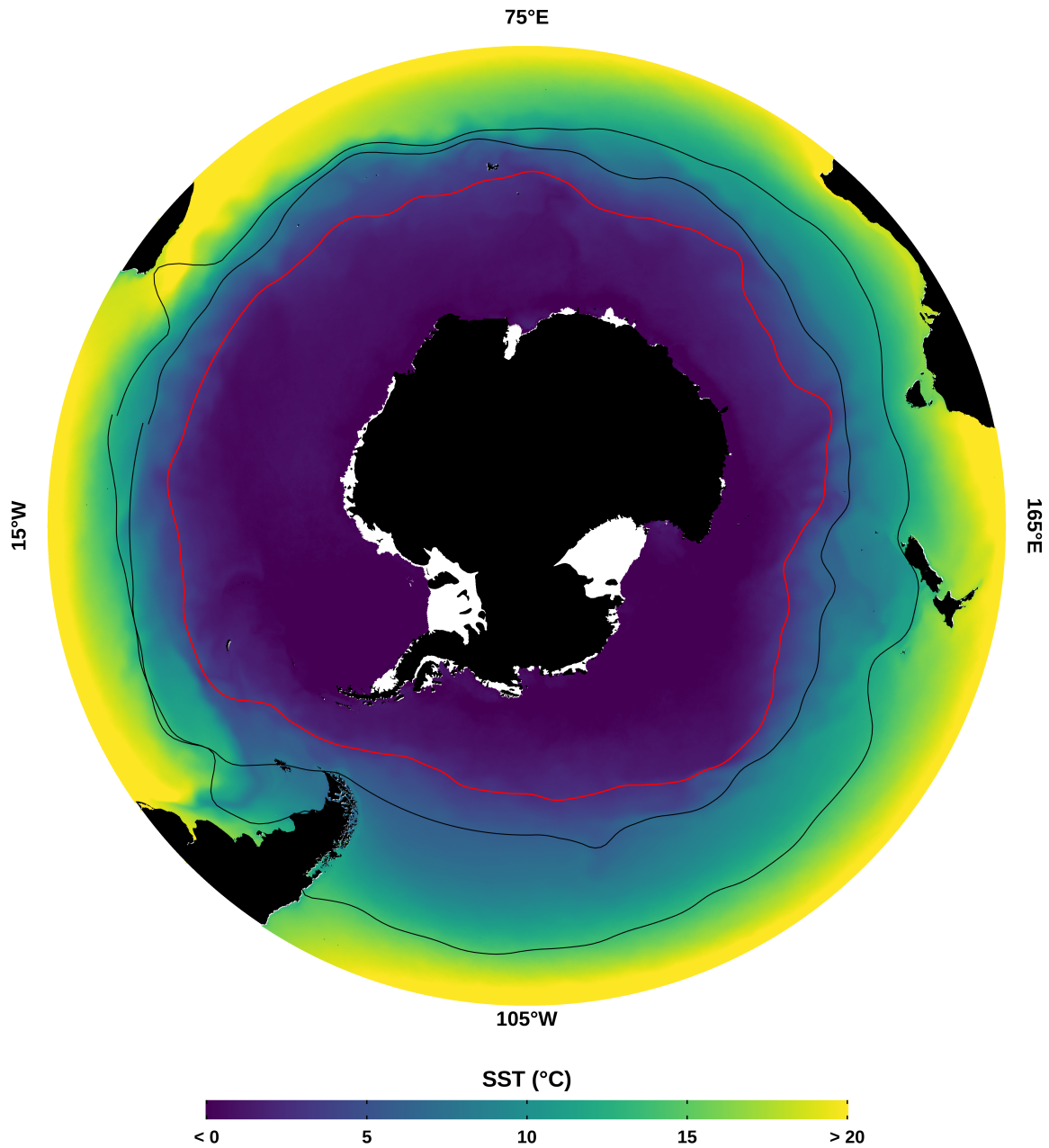


FIGURE 1.9 – Position des fronts dans l’Océan Austral. Les Fronts SubTropical et SubAntarctique sont représentés par les lignes noires, et le Front Polaire par la ligne rouge. La carte est la moyenne annuelle de la température de surface. Ces fronts délimitent des zones avec une température de surface différente.

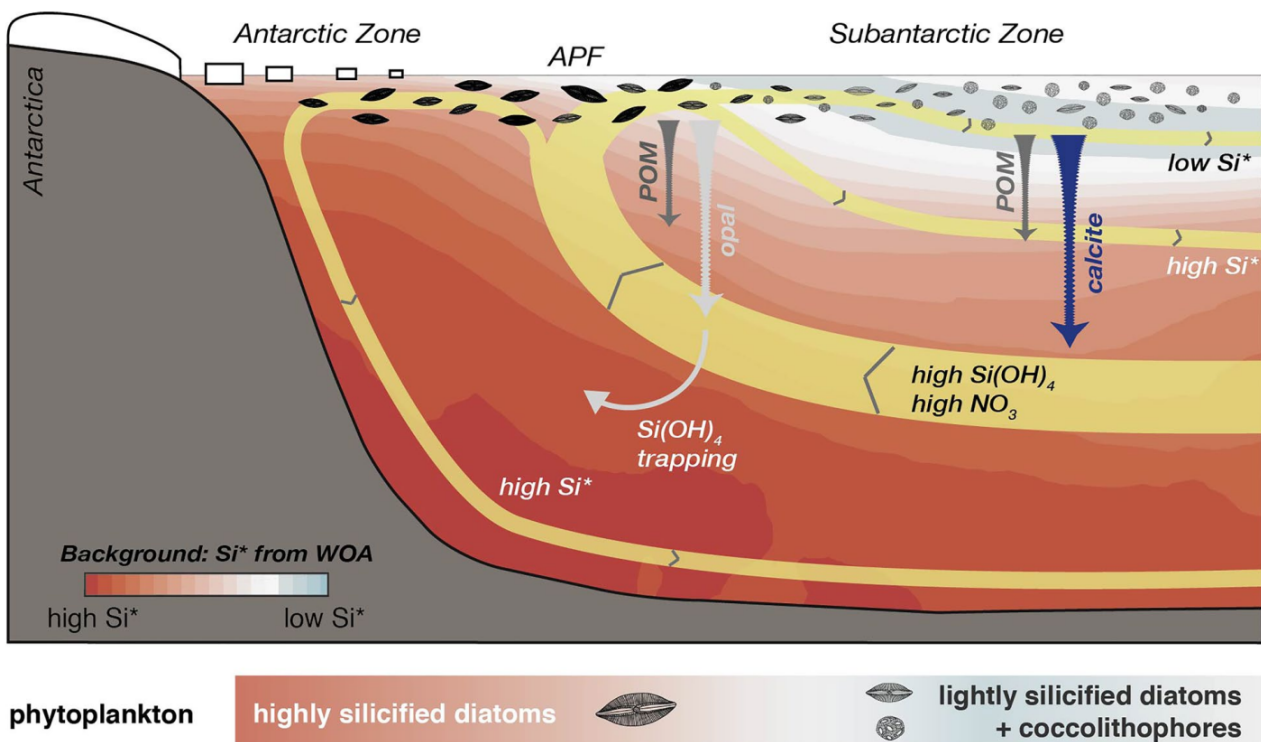


FIGURE 1.10 – Schéma résumant les liens entre la circulation océanique, la distribution de Si^* , et la structure de la communauté phytoplanctonique de part et d'autre du Front Polaire (nommé APF sur cette figure). Si^* correspond à la différence entre les concentrations de deux macronutriments : l'acide orthosilicique ($Si(OH)_4$) et les nitrates (NO_3^-). Cette variable représente la disponibilité en $Si(OH)_4$ par rapport aux concentrations en NO_3^- . Figure extraite de NISSEN et al. (2021)

Circumpolaire Antarctique (ACC), qui a un rôle prépondérant dans la diversité des propriétés biogéochimiques. L'ACC est le courant majeur de l'Océan Austral et circule d'ouest en est autour de l'Antarctique, brassant les eaux de différents océans sur une largeur maximale de 1000 km et une profondeur maximale de 4000 m (CUNNINGHAM et al. 2003). L'ACC n'est pas un grand fleuve s'écoulant en un bloc cohérent, mais plutôt une **association de plusieurs fronts circumpolaires**. Ces fronts correspondent à d'intenses et profonds courants qui forment des frontières hydrologiques entre des zones caractérisées par des propriétés biogéochimiques distinctes (ORSI et al. 1995) (Figure 1.9). **Le Front Polaire, notamment, sépare deux zones caractérisées par des concentrations contrastées en nutriments** (Figure 1.10). Au sud du Front Polaire, les eaux de surface sont enrichies en macro-nutriments apportés par la remontée des eaux profondes, et en fer au niveau des zones de fonte de glace. Au contraire, les eaux plus chaudes au nord du Front Polaire sont appauvries en acide orthosilicique (SiOH_4) et en fer (DEPPELER et DAVIDSON 2017). Ce gradient latitudinal en nutriments est accompagné d'une variation dans la disponibilité en énergie lumineuse qui contraint la phénologie des floraisons phytoplanctoniques (ARDYNA et al. 2017).

En lien avec cette diversité des forçages physico-chimique, **la communauté phytoplanctonique est elle aussi marquée par une forte disparité**. Les disponibilités en SiOH_4 et en fer sont critiques pour le développement des diatomées, qui forment d'intenses floraisons dans les zones naturellement enrichies en fer, comme à l'est des îles de Kerguelen (LASBLEIZ et al. 2016) et dans les zones avec de fortes concentrations en SiOH_4 comme au sud du Front Polaire (NISSEN et al. 2021). Cette prolifération de diatomées est telle que l'Océan Austral est considéré comme le puits principal de silice, avec un tiers de la production globale de silice biogène (TRÉGUER et ROCHA 2013). A l'inverse, au nord du Front Polaire, la communauté phytoplanctonique est caractérisée par un assemblage mixte de micro- et nanophytoplancton (BOYD 2002 ; HALFTER et al. 2020). Les coccolithophoridés sont abondants dans cette zone, comme illustré par la *Great Calcite Belt* qui est une large bande latitudinale formée par les floraisons de coccolithophoridés (BALCH et al. 2011 ; SMITH et al. 2017). Cette diversité dans la composition de la communauté phytoplanctonique influence la structure de la chaîne trophique, et notamment la composition de la communauté zooplanctonique (MOLINE et al. 2004).

Les populations de mésozooplancton (200-5000 μm), principalement composées de copépodes, sont prédominantes dans les zones caractérisées par des biomasses élevées de microphytoplancton, comme au sud du Front Polaire et dans les zones fertilisées en fer (CARLOTTI et al. 2008 ; VENKATARAMANA et al. 2019). Dans ces zones, les populations de krill sont également abondantes et caractérisées par un broutage très efficace du microphytoplancton (ATKINSON et al. 2012 ; CAVAN et al. 2019). A l'inverse, au nord du Front Polaire, ce sont de plus petites espèces de zooplancton qui se nourrissent sur l'assemblage mixte de micro- et nanophytoplancton (VENKATARAMANA et al. 2019 ; VENKATARAMANA et al. 2020). Cette différence de taille dans

le zooplancton peut avoir une forte répercussion sur les caractéristiques du transport vertical de carbone organique, sachant que les grosses pelotes fécales de krill ont une vitesse de chute de près de 200 m par jour (PAULI et al. 2021) et donc une forte efficacité de transfert (KARAKUS et al. 2021).

1.3.3 Diversité de la pompe gravitationnelle

Reflets de la diversité des propriétés biogéochimiques, les flux de POC dans l'Océan Austral sont également caractérisés par une importante variabilité spatio-temporelle. La fertilisation en fer stimule la production par le microphytoplancton et accentue l'export de particules (BLAIN et al. 2007; QUÉGUINER 2013; SALTER et al. 2007). L'export mesuré dans ces zones peut être deux à trois fois supérieurs par rapport à celui mesuré dans les zones HNLC adjacentes (BLAIN et al. 2007; SAVOYE et al. 2008; PLANCHON et al. 2015; REMBAUVILLE et al. 2018). Les différentes compositions de la communauté planctonique entre le nord et le sud du Front Polaire ont également un impact sur les flux de POC, avec une efficacité de transfert deux à trois fois plus importante au sud du Front Polaire (PUIGCORBE et al. 2017). A cette variabilité spatiale s'ajoute une importante variabilité interannuelle avec, par exemple, une variation d'un facteur 10 du flux annuel de POC mesuré à 350 m dans la Péninsule Antarctique Ouest (DUCKLOW et al. 2008). Cette forte variabilité illustre la complexité de la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral et la difficulté de représenter son fonctionnement et sa diversité avec les moyens d'observations actuels.

Mieux comprendre la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral est aujourd'hui crucial en raison de son rôle prépondérant dans la régulation du CO₂ atmosphérique. Pour cela, échantillonner les processus dans les couches productives et mésopélagiques est nécessaire pour caractériser la variabilité de la pompe gravitationnelle, et ce malgré la faible accessibilité de la zone d'étude. **En effet, l'observation *in-situ* dans l'Océan Austral est contraignante en raison de son éloignement des continents et des mauvaises conditions de navigation.** Il est aujourd'hui difficile d'obtenir, avec les pièges à particules et les campagnes océanographiques, une couverture spatio-temporelle suffisante pour capturer la variabilité de la pompe gravitationnelle. **Le recours à de nouvelles méthodes d'observations, comme les flotteurs BioGéoChimique-Argo (BGC-Argo), peut être une solution pour augmenter l'observation à long terme des flux de POC et des forçages associés dans l'Océan Austral.**

1.4 Etudier la pompe gravitationnelle avec les flotteurs BioGeoChimique-Argo

1.4.1 Les flotteurs Argo et le lancement du programme BGC-Argo

Pour répondre aux besoins d'une meilleure compréhension des processus océaniques, les scientifiques ont initié en 1999 le programme Argo avec pour objectif le déploiement d'un réseau de plateformes quasi-lagrangiennes équipées de capteurs miniatures (ROEMMICH et al. 1999). Les flotteurs Argo sont des plates-formes d'observation autonomes alimentées par des batteries qui prennent des mesures de pression, température, et salinité à partir de 2 000 m de profondeur jusqu'à la surface, et peuvent fonctionner jusqu'à sept ans (RISER et al. 2016). Au cours des dernières décennies, le programme Argo a démontré le potentiel de ces flotteurs pour résoudre le problème de sous-échantillonnage de l'océan, avec une acquisition de plus de deux millions de profils verticaux de paramètres physico-chimiques. Cette couverture spatio-temporelle de données *in-situ* a permis d'enrichir les connaissances sur le fonctionnement de l'océan avec plus de 4000 publications scientifiques et 250 thèses de doctorats utilisant les données de flotteurs Argo (WONG et al. 2020).

Les océanographes biogéochimistes ont rapidement adapté la technologie des flotteurs Argo à l'observation des propriétés biogéochimiques de l'océan. En 2016, et après le succès de plusieurs projets pilotes, débute le programme BGC-Argo qui aspire à augmenter considérablement l'observation des processus biogéochimiques (JOHNSON et H. CLAUSTRE 2016). **Le programme BGC-Argo vise à exploiter un réseau mondial de 1 000 flotteurs mesurant six paramètres fondamentaux jusqu'à une profondeur de 2 000 m : oxygène, nitrate, pH, Chlorophylle-a, particules en suspension, et l'éclairement lumineux descendant** (Figure 1.11) (CLAUSTRE et al. 2020). Ces mesures sont prédestinées à étendre notre compréhension sur les processus liés à cinq thématiques de recherche (CLAUSTRE et al. 2020) :

- les échanges de carbone à l'interface océan-atmosphère,
- la désoxygénation des océans et des processus impliqués,
- l'acidification des océans,
- la caractérisation des communautés phytoplanctoniques,
- la pompe biologique de carbone.

Le potentiel de ce programme pour enrichir nos connaissances est encore plus évident lorsqu'il permet d'échantillonner des zones peu accessibles, comme l'Océan Austral où les projets SOCCOM, remOcéan, et SOCLIM ont contribué au déploiement de nombreux flotteurs (JOHNSON et al. 2017 ; CLAUSTRE et al. 2020).

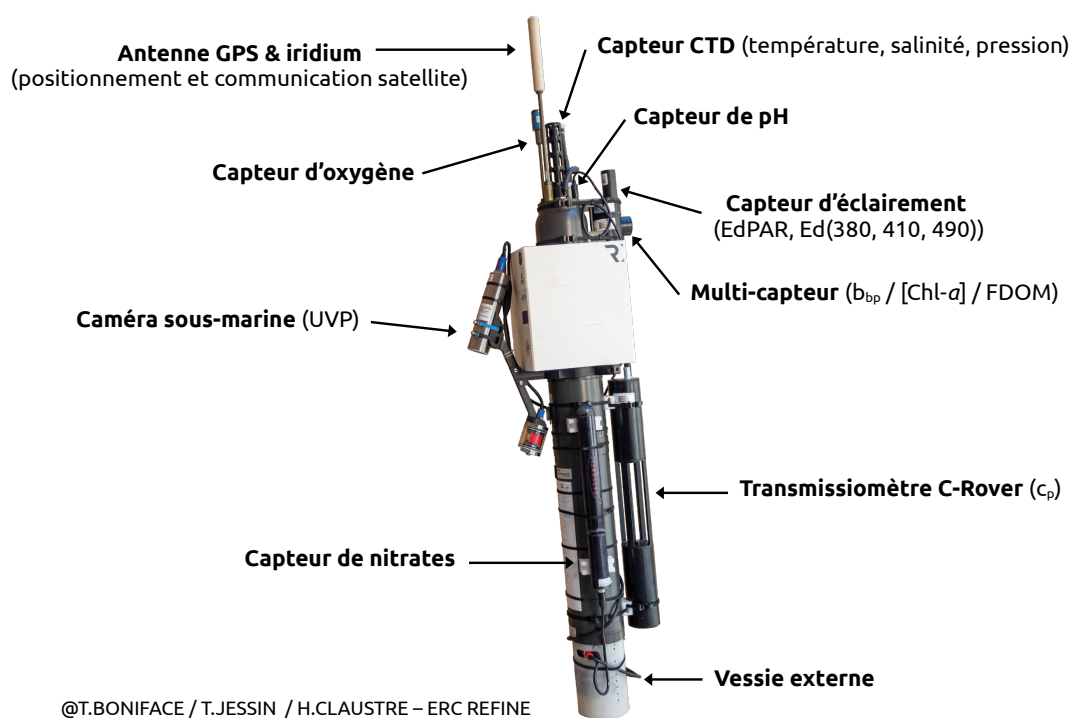


FIGURE 1.11 – Exemple d'un flotteur BGC-Argo équipé de capteurs physiques et biogéochimiques. Cet exemple correspond à une version "augmentée" des flotteurs BGC-Argo qui sont équipés pour mesurer des paramètres supplémentaires (e.g. Caméra sous-marine). Source : <https://erc-refine.eu/>.

1.4.2 Fonctionnement des flotteurs BGC-Argo

Le succès des flotteurs réside principalement dans leur fonctionnement simple, fiable, autonome, et à moindre coût alliant le développement technologique aux besoins scientifiques. Déployés dans l’océan, les flotteurs se déplacent horizontalement avec les courants. Le déplacement vertical résulte, quant à lui, de la modification de la densité des flotteurs qui augmentent ou diminuent le volume de leur vessie externe (Figure 1.11). Ce transport vertical se fait sous forme de cycles constitués de trois phases (Figure 1.12) :

- Une phase de descente de la surface jusqu’à une profondeur de stationnement, typiquement 1000m (point 2 dans Figure 1.12).
- Une phase de dérive à la profondeur de stationnement durant une période définie, typiquement 10 jours (point 3 dans Figure 1.12). C’est durant cette période que s’opère l’essentiel du déplacement horizontal. La durée de la dérive peut être adaptée à l’objectif des missions du flotteur.
- Une phase de remontée jusqu’à la surface durant laquelle les capteurs du flotteur sont activés (point 5 dans Figure 1.12). La résolution verticale du profil est typiquement de 1 observation tous les 10 mètres entre 1000 et 250m, puis 1 observation par mètre entre 250m et la surface. Cette résolution verticale peut être adaptée aux objectifs des missions du flotteur.

A la surface, les flotteurs transmettent les données aux *Data Assembly Center* via leurs antennes iridium et les satellites de télécommunications, puis ils entament un nouveau cycle et ce jusqu’à l’épuisement de leur batterie.

1.4.3 Des sentinelles de la pompe gravitationnelle

Plateformes multi-instrumentées, les flotteurs BGC-Argo sont équipés d’un ensemble de capteurs adéquats pour détecter, quantifier, et caractériser les particules et leur transport vertical dans la zone productive et mésopélagique. Ces capteurs sont efficaces dans la collecte massive de données en raison de la simplicité relative des mesures bio-optiques qui sont, de surcroît, de véritables proxies de paramètres biogéochimiques. Rapidement, la couverture des données a augmenté de façon considérable avec plus de 200 000 profils de paramètres bio-optiques adéquats pour étudier les particules et leur transport vertical (Figures 1.13). Nous énumérons dans les prochains paragraphes les différents aspects de la pompe gravitationnelle qui peuvent être explorés avec les mesures des flotteurs BGC-Argo.

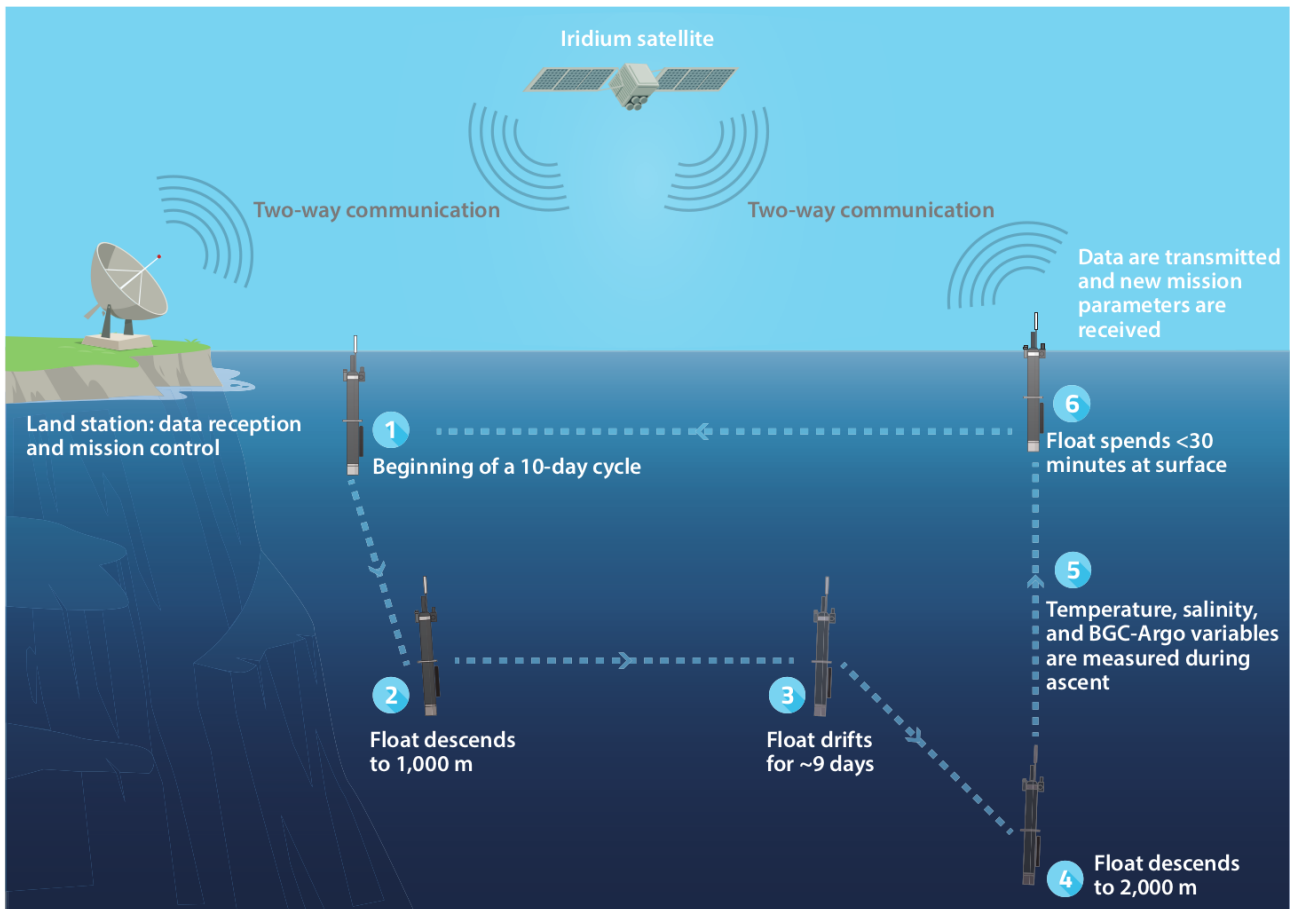


FIGURE 1.12 – Schéma des différentes phases d'un cycle de flotteur Argo. Réalisé par Thomas Jessin. La plupart des flotteurs BGC-Argo utilisés dans notre étude n'ont pas été configurés pour plonger à 2000m après la phase de dérive (étape 4).

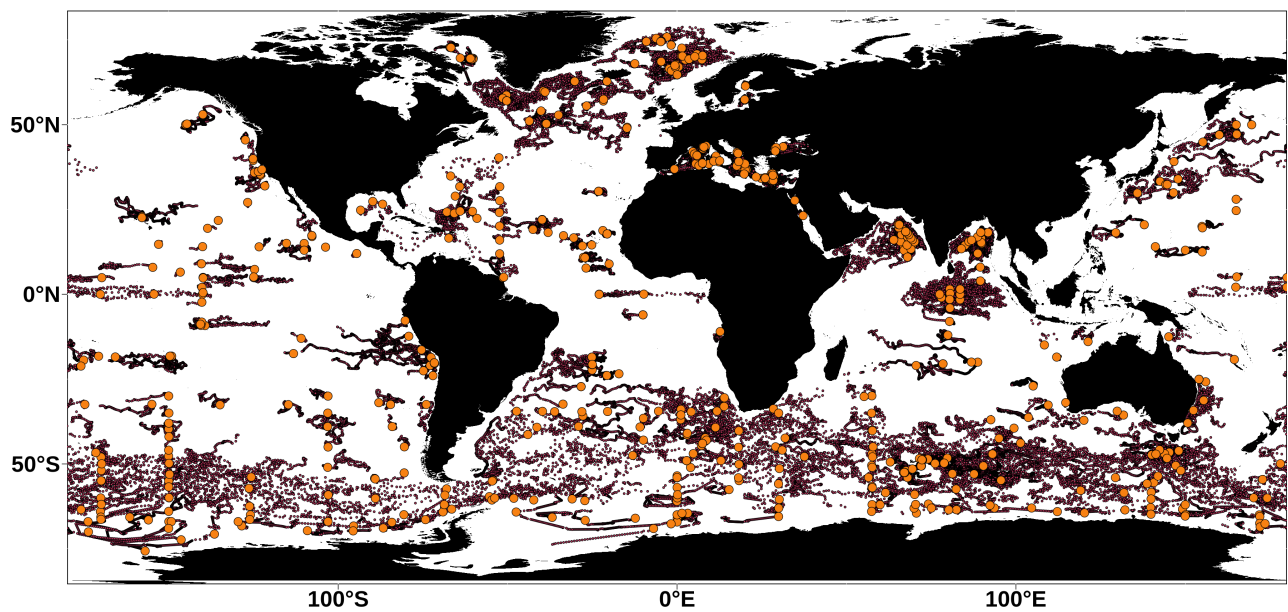


FIGURE 1.13 – Emplacement des profils des flotteurs BGC-Argo détectant la présence de particules. Les points violets sont les emplacements des profils verticaux. Les points oranges indiquent la position de déploiement de chaque flotteur.

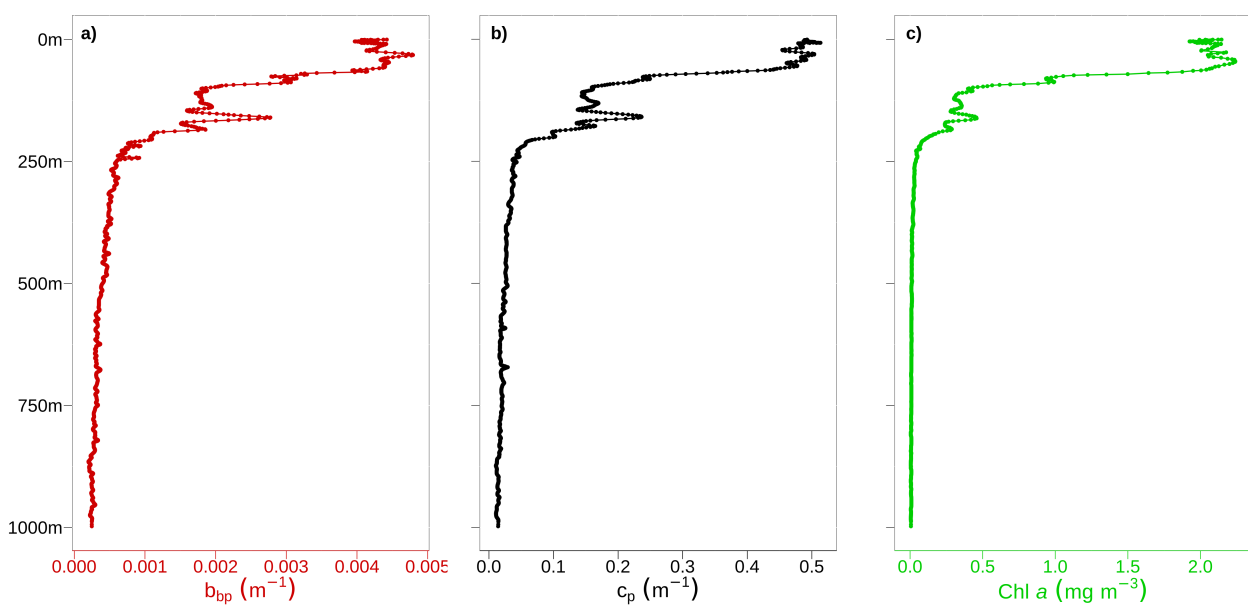


FIGURE 1.14 – Profils verticaux de a) b_{bp} , b) c_p , et c) $[Chl-a]$ mesurés par le flotteur 6902738 dans la zone fertilisée à l'Est de Kerguelen.

La concentration des particules

L'ECO-Triplet, capteur standard du programme BGC-Argo, mesure la rétro-diffusion de la lumière par les particules à la longueur d'onde de 700nm. Cette mesure est ensuite convertie en coefficient de rétro-diffusion particulaire (b_{bp} , en m^{-1}) (BOSS et PEGAU 2001) (Figure 1.14). Le capteur ECO-Triplet mesure également la fluorescence de la Chlorophylle-*a* (FChl-*a*), pigment photosynthétique contenu dans tous les organismes phytoplanctoniques, qui est ensuite convertie en concentration de Chlorophylle-*a* ($[Chl-a]$, en $mg\ m^{-3}$) qui est un indicateur de la biomasse phytoplanctonique (Figure 1.14). Certains flotteurs sont également équipés d'un transmissiomètre C-Rover qui mesure l'atténuation de la lumière par les particules à la longueur d'onde de 660nm (c_p , en m^{-1}) (Figure 1.14).

La principale source de variations des mesures de b_{bp} et c_p est la concentration en particules. Au premier ordre, ces deux paramètres sont corrélés avec la concentration de particules en suspension et leur contenu en POC (NEUKERMANS et al. 2012; CETINIĆ et al. 2012). Cette corrélation permet de déterminer des facteurs de conversion b_{bp} -POC et c_p -POC, qui sont ensuite utilisés pour estimer les concentrations et flux de POC avec les mesures de b_{bp} et c_p (e.g. BRIGGS et al. (2011) et REMBAUVILLE et al. (2018)).

La composition des particules

La deuxième source de variabilité des mesures de b_{bp} et c_p sont les caractéristiques des particules, comme leur taille et leur composition (NEUKERMANS et al. 2012; STRAMSKI et al. 2004). Ces caractéristiques peuvent être étudiées en divisant b_{bp} par c_p , ce qui permet d'éliminer l'influence de la concentration en particules sur ces variables pour extraire des informations sur certaines caractéristiques, comme l'indice de réfraction des particules (n). L'indice de réfraction des particules est un proxy optique de leur composition et peut être déterminé directement à partir du ratio b_{bp}/c_p ¹ (TWARDOWSKI et al. 2001) :

$$n = 1 + 1.671 \left(\frac{b_{bp}}{c_p} \right)^{0.582} \quad (1.6)$$

L'indice de réfraction des particules minérales étant plus élevé ($n = 1.1$ jusqu'à 1.26) que celui des cellules phytoplanctoniques ($n = 1.02$ à 1.07)² (AHN et al. 1992), le ratio b_{bp}/c_p peut être utilisé comme un traceur de la présence de particules minérales. Par exemple, le ratio b_{bp}/c_p permet de détecter les zones de remise en suspension de sédiments (BOSS et al. 2004)

1. On assume ici que b_{bp}/c_p est équivalent à b_{bp}/b_p , où b_p (m^{-1}) est le coefficient de diffusion particulaire. Cette hypothèse s'appuie sur les observations de LOISEL et MOREL (1998) qui confirment que la quasi-totalité du signal de c_p à 660nm est attribué au phénomène de diffusion des particules.

2. Les valeurs n sont les indices de réfraction relatifs à celui de l'eau de mer ($n = 1.33$)

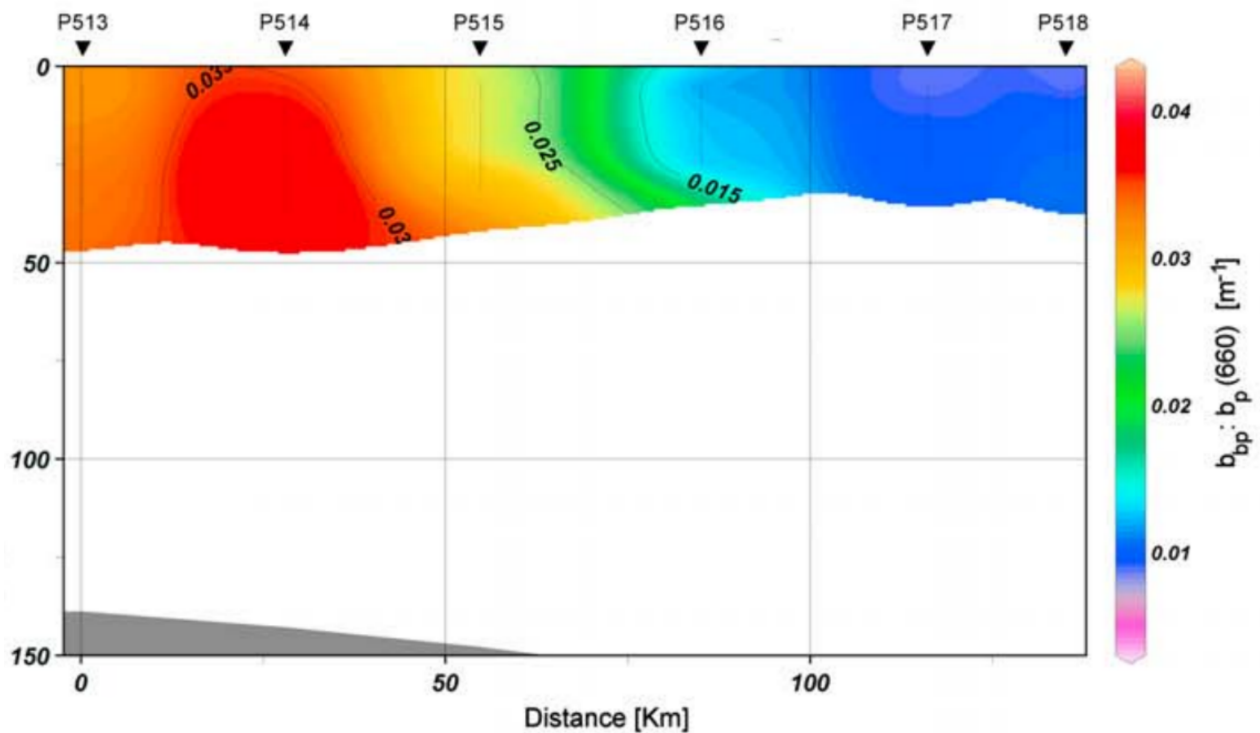


FIGURE 1.15 – Distribution spatiale du rapport b_{bp}/b_p (équivalent à b_{bp}/c_p) mesuré lors de la section 3 de la campagne PATEX (GARCIA et al. 2011). Les numéros de stations sont indiqués en haut de la figure. La station P514, caractérisée par un ratio b_{bp}/b_p élevé, est localisée dans une zone de forte accumulation de coccolithes (GARCIA et al. 2011). Figure extraite de GARCIA et al. (2011).

et les zones d'accumulations de coccolithes durant les floraisons de coccolithophoridés (Figure 1.15) (GARCIA et al. 2011). Cependant, seuls une dizaine de flotteurs ont été déployés avec un transmissiomètre, ce qui restreint l'étude de ces floraisons à une faible couverture spatiale.

La détection des grosses particules

Les mesures de c_p et b_{bp} reflètent principalement les concentrations et caractéristiques des petites particules de taille inférieure à $10\ \mu\text{m}$ (ORGANELLI et al. 2018). Cependant, les grosses particules et agrégats de plusieurs dizaines et centaines de μm sont également détectés par le capteur grâce à une signature optique distincte. En raison de leur taille importante par rapport au volume échantillonné¹, la présence de ces grosses particules est caractérisée par une forte augmentation de la mesure de c_p et b_{bp} ; il s'agit d'un "spike" (Figure 1.16). En se basant sur la nature épisodique des spikes, BRIGGS et al. (2011) ont développé une méthode pour identifier le signal de ces grosses particules. BRIGGS et al. (2020) a confirmé que la majorité de ces particules ont une taille supérieure à $100\ \mu\text{m}$, et que cette méthode peut être utilisée pour caractériser leur transport vertical à partir des profils de flotteurs BGC-Argo.

Cette méthode est également adaptée aux mesures de [Chl-*a*] dont les spikes sont associés à la présence de phytoaggrégats avec un contenu en Chlorophylle-*a* évalué à plus de 60 pg selon BRIGGS et al. (2013) (BRIGGS et al. 2020).

La taille des grosses particules

Les mesures de b_{bp} et c_p d'une particule correspondent au produit du diamètre sphérique équivalent de la particule² et de son efficacité de rétrodiffusion ou d'atténuation. En assumant une efficacité de rétrodiffusion ou d'atténuation constante, il est possible d'utiliser la magnitude des spikes de b_{bp} ou c_p comme proxy du diamètre sphérique équivalent des grosses particules, comme confirmé par MCKENZIE et al. (2020). Les mesures de b_{bp} et c_p acquises à haute résolution verticale (i.e. 1 observation par mètre), comme dans la zone productive, peuvent également être utilisées pour estimer la taille moyenne des grosses particules en utilisant l'algorithme de BRIGGS et al. (2013) basé sur la variance-sur-moyenne du signal optique.

La composition de la communauté phytoplanctonique dans la zone productive

Le ratio [Chl-*a*]/ b_{bp} est un indicateur de la structure de taille de la communauté phytoplanctonique, avec de faibles valeurs associées à la prédominance de nano- et picophytoplancton et de fortes valeurs associées à la prédominance de microphytoplancton, principalement des

1. 1.9 mL pour l'ECO-Triplet et 12.5 mL pour le transmissiomètre C-Rover.

2. Le diamètre sphérique équivalent d'un objet de forme irrégulière est le diamètre d'une sphère de volume équivalent.

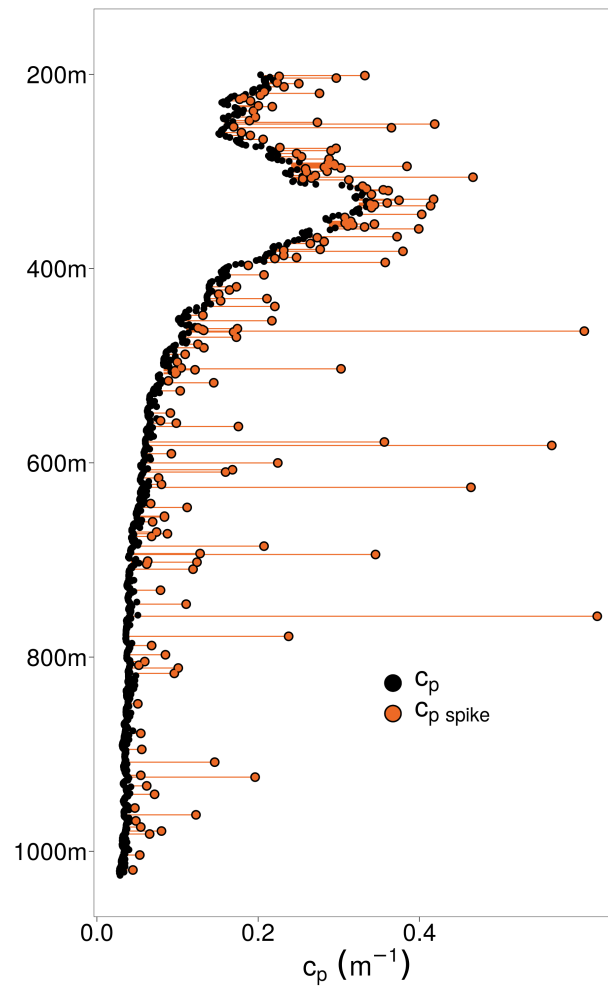


FIGURE 1.16 – Profil vertical de c_p . Les points et traits oranges représentent le signal de spikes identifié avec la méthode de BRIGGS et al. (2011). Ce profil a été mesuré par le flotteur 6902738 dans la zone fertilisée à l'Est de Kerguelen.

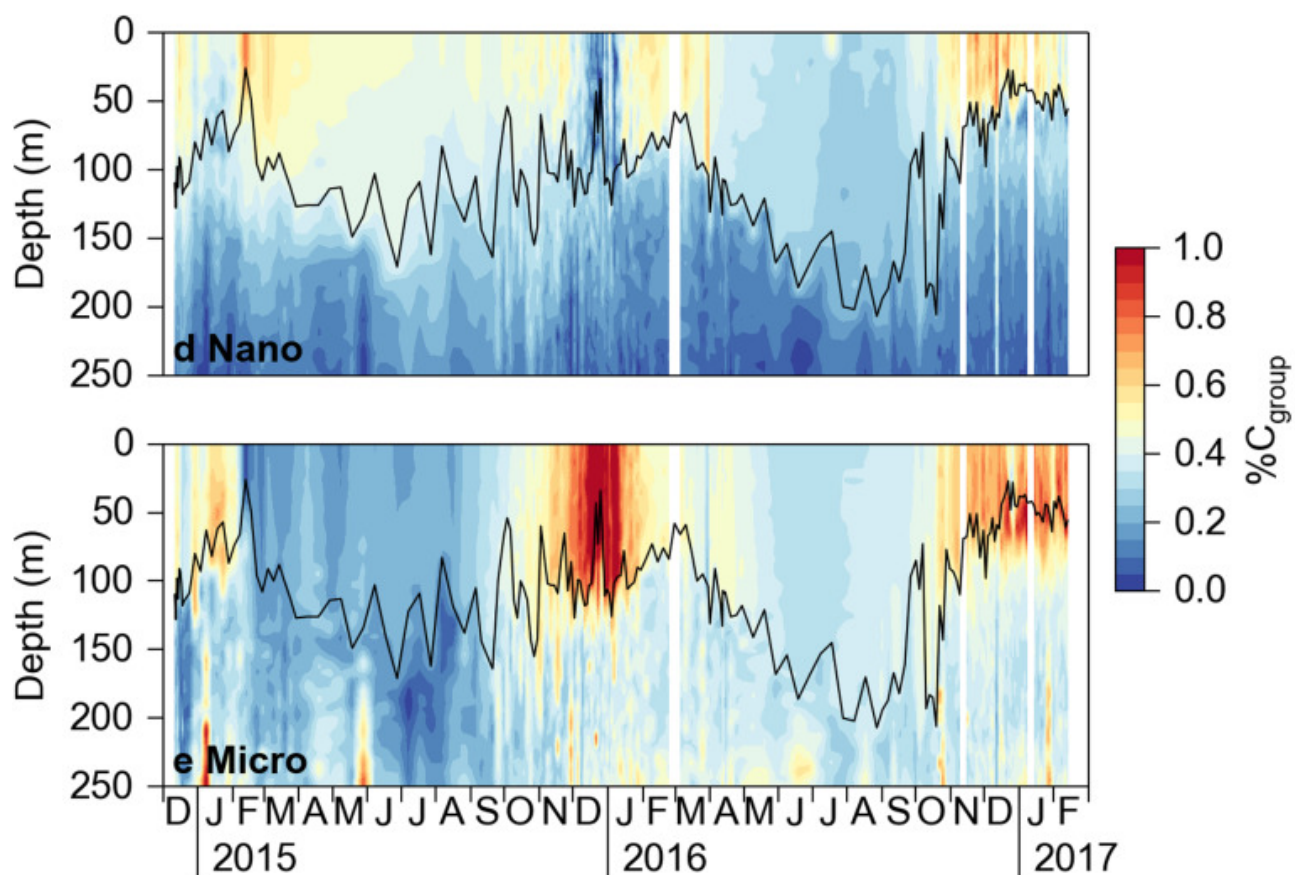


FIGURE 1.17 – Série temporelle des estimations de la contribution relative du nano- et microphytoplancton (REMBAUVILLE et al. 2017). Ces estimations sont faites avec les profils du flotteur 6901585 opérant dans la zone HNLC de l’Océan Austral, principalement au sud du Front Polaire.

diatomées (CETINIĆ et al. 2015 ; BARBIEUX et al. 2018). Le ratio $[\text{Chl-}a]/b_{\text{bp}}$ n'est pas le seul indicateur de la structure de taille. REMBAUVILLE et al. (2017) ont révélé la corrélation entre la structure de taille de la communauté phytoplanctonique et plusieurs paramètres bio-optiques (i.e. b_{bp} , c_{p} , $[\text{Chl-}a]$) et physico-chimiques mesurés par les flotteurs. Sur la base de ces relations, REMBAUVILLE et al. (2017) ont développé une méthode pour estimer la quantité relative de chaque classe de taille (i.e. pico-, nano-, et microphytoplancton) avec une régression partielle des moindres carrés. Cette méthode, calibrée avec des mesures *in-situ* de l'Océan Austral, est adaptée à l'étude des communautés phytoplanctoniques avec les flotteurs déployés dans cette région (Figure 1.17).

Le flux de POC dans la zone mésopélagique

Les séries-temporelles des profils de b_{bp} , c_{p} , et $[\text{Chl-}a]$ permettent de visualiser l'évolution de la distribution verticale des particules dans la zone mésopélagique (un exemple en Figure 1.18 pour le cas des grosses particules). L'analyse de ces séries temporelles permet de détecter les évènements d'export, de caractériser l'atténuation du flux de POC, ainsi que sa vitesse de chute dans le cas d'un suivi quasi-lagrangien du flux par les flotteurs (BRIGGS et al. 2011 ; DALL'OLMO et MORK 2014).

Plusieurs méthodes existent pour caractériser le flux de POC, dont la méthode de DALL'OLMO et MORK (2014) qui se base sur l'évolution des stocks de POC intégrés dans la zone mésopélagique (iPOC, mgPOC m^{-2}) (Figure 1.19). Les valeurs de iPOC sont calculées dans différentes couches de profondeur, qui sont délimitées entre une profondeur X de la zone mésopélagique et 1000m (Figure 1.19). L'évolution dans le temps de iPOC représente le bilan des gains et des pertes de POC entre X et 1000m :

$$\frac{iPOC_{1000}^{zp+X}(t_{i+1}) - iPOC_{1000}^{zp+X}(t_i)}{(t_{i+1} - t_i)} = \quad (1.7)$$

$$F_{zp+X}(t_i, t_{i+1}) - F_{1000}(t_i, t_{i+1}) - L_{1000}^{zp+X}(t_i, t_{i+1}) + P_{1000}^{zp+X}(t_i, t_{i+1})$$

où F_{zp+X} est le flux de POC à la profondeur X, F_{1000} est le flux de POC à 1000m, L_{1000}^{zp+X} est le taux de dégradation de POC entre X et 1000m, et P_{1000}^{zp+X} est le taux de production de POC entre X et 1000m.

DALL'OLMO et MORK (2014) déterminent la valeur de $\frac{iPOC_{1000}^{zp+X}(t_{i+1}) - iPOC_{1000}^{zp+X}(t_i)}{(t_{i+1} - t_i)}$ en calculant le taux d'augmentation de iPOC durant un évènement d'export (Figure 1.19). En assumant un flux nul à 1000m (i.e. $F_{1000} = 0$) et une production négligeables entre X et 1000m (i.e. $P_{1000}^{zp+X} = 0$), DALL'OLMO et MORK (2014) considèrent que ce taux d'augmentation est égal au bilan de F_{zp+X} et de L_{1000}^{zp+X} :

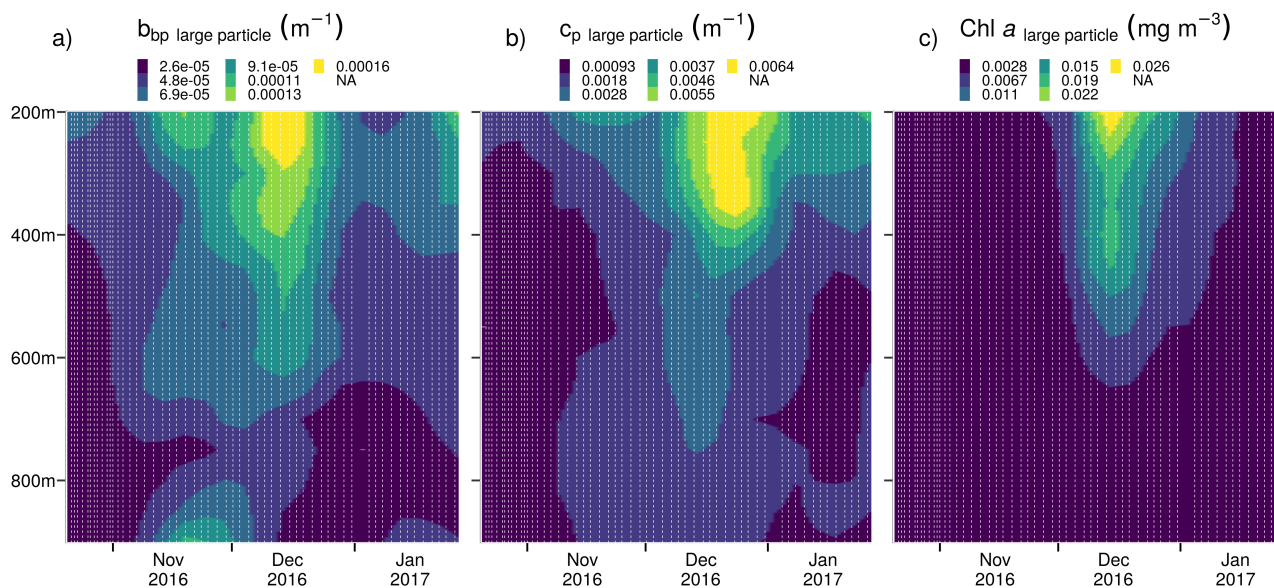


FIGURE 1.18 – Série temporelle du signal de grosses particules détectées par le a) b_{bp} , b) c_p , et c) [Chl-*a*] dans la zone mésopélagique (considérée comme la couche 200-1000m sur cette figure). Les traits blancs verticaux représentent la date des profils. Ces profils ont été mesurés par le flotteur 6902738 dans la zone fertilisée à l'Est de Kerguelen.

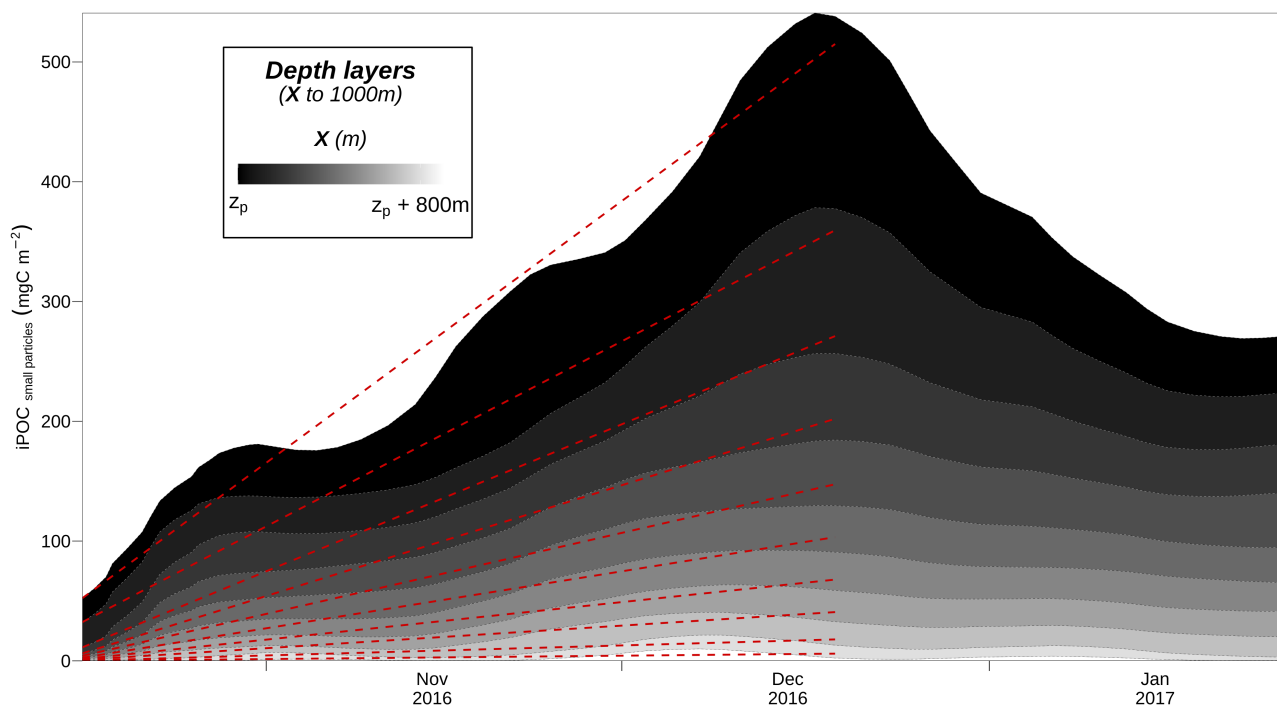


FIGURE 1.19 – Série temporelle du stock de petites particules obtenu avec le signal de b_{bp} intégré dans des couches de plus en plus profondes. Les lignes rouges sont les régressions linéaires calculées pour déterminer le flux net à différentes profondeurs X (DALL'OLMO et MORK 2014). Ces données ont été acquises par le flotteur 6902738 dans la zone fertilisée à l'Est de Kerguelen. Pour cette figure, le b_{bp} des petites particules a été converti en POC avec un facteur de conversion adapté à la zone productive (REMBAUVILLE et al. 2017).

$$\frac{iPOC_{1000}^{zp+X}(t_{i+1}) - iPOC_{1000}^{zp+X}(t_i)}{(t_{i+1} - t_i)} = F_{zp+X}(t_i, t_{i+1}) - L_{1000}^{zp+X}(t_i, t_{i+1}) \quad (1.8)$$

Ce taux d'augmentation, également appelé flux net (NF_{zp+X}), correspond à la limite inférieure de F_{zp+X} (DALL'OLMO et MORK 2014).

En appliquant l'équation 1.8 à différentes profondeurs X, DALL'OLMO et MORK (2014) observent la variation verticale de NF_{zp+X} qu'ils convertissent ensuite en efficacité de transfert :

$$Efficacité (\%) = \frac{NF_{zp+X}}{NF_{zp}} \quad (1.9)$$

où NF_{zp} est le flux net à Z_p , i.e. le flux net d'export.

Cette méthode a été conçue pour la caractérisation des flux de POC des petites particules avec deux flotteurs déployés en Mer de Norvège, puis elle a été utilisée pour d'autres zones comme la Mer Rouge (KHEIREDDINE et al. 2020) et l'Atlantique Nord (ESTAPA et al. 2019). Afin d'utiliser cette méthode dans ce travail de thèse, il est nécessaire de l'ajuster aux stock de grosses particules et de mesurer le flux à 1000m qui n'est pas négligeable dans le cas des grosses particules.

Le flux de POC à 1000m

Lorsque le transmissiomètre est disposé verticalement sur le flotteur, sa fenêtre de mesure est utilisée comme une trappe optique à particules (OST pour Optical Sediment Trap) sur laquelle une partie des particules sédimentant s'accumulent lors de la dérive du flotteur à 1000m (Figure 1.20) (BISHOP et al. 2004 ; BISHOP et WOOD 2009). Cette accumulation de particules est détectée par l'augmentation croissante des mesures de c_p (BISHOP et al. 2004) (Figure 1.21).

L'augmentation des mesures de c_p n'est pas uniforme durant la phase de dérive (Figure 1.21) et varie en fonction de la magnitude du flux de particules, mais également en fonction de la taille des particules qui se déposent sur l'OST. Alors que le dépôt des petites particules cause une augmentation faible et régulière de c_p (points noirs sur la Figure 1.21), le dépôt de grosses particules engendre une forte augmentation de la valeur de c_p , comme pour un spike (flèches blanches sur la Figure 1.21). Cette discordance dans le signal de c_p est utilisée pour différencier les flux de grosses et petites particules durant la dérive du flotteur à 1000m (ESTAPA et al. 2013).

Principalement déployés dans l'Océan Austral, les flotteurs équipés d'OST ont le potentiel de capturer la variabilité spatio-temporelle dans cet océan du flux de POC associé aux grosses particules à 1000m.

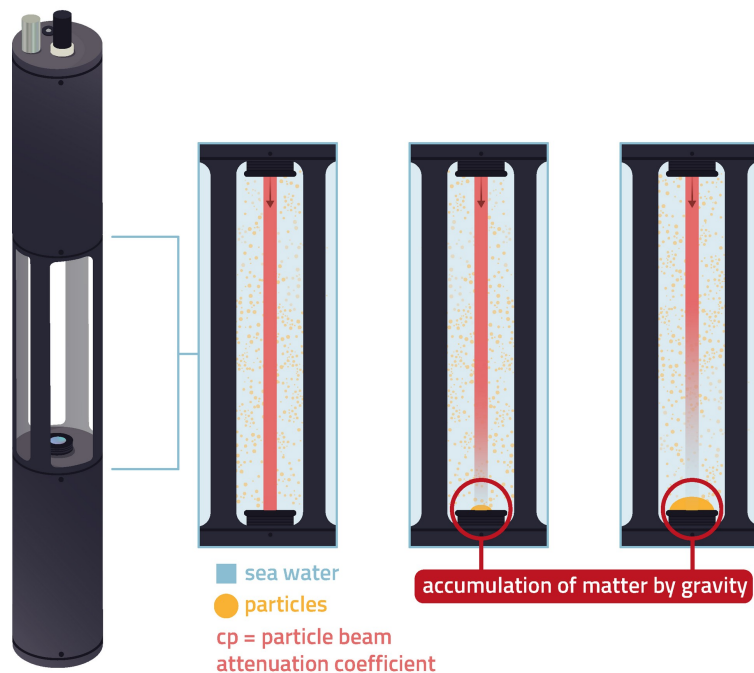


FIGURE 1.20 – Fonctionnement de l’OST. Les particules qui sédimentent (points oranges) s’accumulent sur la fenêtre de mesure de l’instrument durant la dérive du flotteur à 1000m. Figure réalisée par Thomas Boniface.

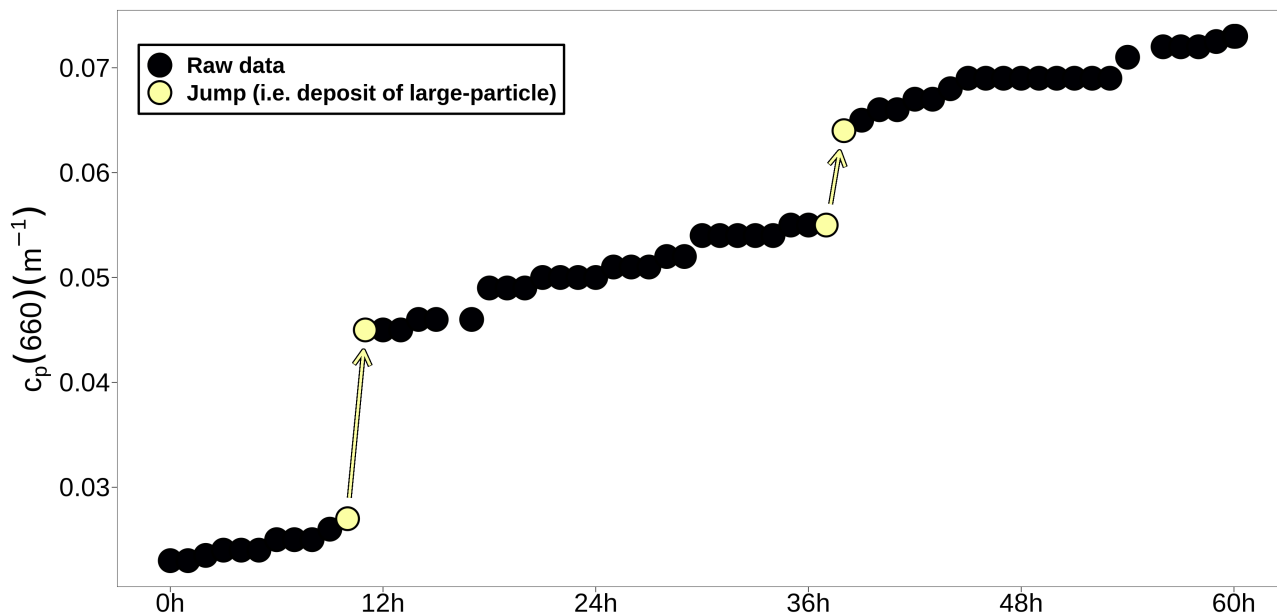


FIGURE 1.21 – Augmentation des mesures de c_p durant la phase de dérive du flotteur à 1000m. Les flèches blanches représentent les fortes augmentations de c_p dues aux dépôts de grosses particules.

Le flux de POC à 1000m avec l'ECO-Triplet ?

Les transmissiomètres ne sont pas des capteurs standards du programme BGC-Argo avec seulement 5% des flotteurs qui en sont équipés. Si les mesures de flux par l'OST sont des variables clés pour l'étude de la pompe gravitationnelle, elles sont cependant limitées en terme de couverture spatiale et restreintes à des investigations ciblées sur les zones de déploiement des flotteurs équipés d'OST.

L'ECO-Triplet équipe tous les flotteurs déployés par le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer et a été programmé pour mesurer le b_{bp} durant la phase de dérive à 1000m. Ce choix était motivé pour explorer la possibilité de dégager des indicateurs de flux de particules à 1000m en l'absence de transmissiomètre. En effet, ces mesures de b_{bp} sont un proxy de la concentration des particules à 1000m et, comme pour les profils verticaux, peuvent être utilisées pour détecter le signal des grosses particules avec l'identification des spikes.

Le flux de POC peut être déterminé à partir de la concentration de particules, de leur vitesse de chute et de leur contenu en POC. Avec les mesures de b_{bp} à 1000m, les spikes peuvent être utilisés pour déterminer la concentration des grosses particules (REMBAUVILLE et al. 2018), et l'intensité de ces spikes, proxy de la taille des particules (MCKENZIE et al. 2020), peut être utilisé comme indicateur de la vitesse et du contenu en POC en assumant qu'ils sont principalement dépendant de la taille des particules (GUIDI et al. 2008). Ces mesures de b_{bp} à 1000m ont donc le potentiel, aujourd'hui inexploré, pour mesurer à l'échelle globale le flux de grosses particules à 1000m en l'absence d'OST.

1.4.4 Une synergie avec les mesures des satellites de la couleur de l'océan

Les satellites de couleur de l'océan fournissent un ensemble d'observations qui offre une vision globale des processus biogéochimiques. Ces satellites mesurent la réflectance de la lumière qui est le rapport entre le rayonnement solaire réfléchi par la surface de l'océan et celui qui pénètre la surface de la mer. Basés sur ces mesures de réflectance, des modèles empiriques sont ensuite utilisés pour dériver des variables biogéochimiques comme la concentration en POC (STRAMSKI et al. 2008) et la composition de la communauté phytoplanctonique (XI et al. 2020).

Les observations de satellites et de flotteurs BGC-Argo ont le potentiel de former une synergie dans l'observation de la pompe gravitationnelle. Les satellites observent à l'échelle globale certains paramètres impliqués dans la variation de la pompe gravitationnelle, tandis que les observations des flotteurs fournissent des informations localisées et détaillées sur les flux de POC dans la zone mésopélagique. **Ces deux ensembles de données peuvent être mutualisés pour développer des modèles empiriques pour estimer les flux de POC à partir des observations satellites à l'échelle globale** (CLAUSTRE et al. 2021).

Pour obtenir une représentation de la pompe gravitationnelle à l'échelle globale, il faut transposer les observations locales du flux de grosses particules à une plus grande échelle spatiale en utilisant les données satellites (CLAUSTRE et al. 2021). La première condition de réussite de cette transposition est d'acquérir suffisamment d'observations de flux dans différents environnements. Ensuite, il est nécessaire d'identifier les facteurs de variation observés par satellites et qui pourraient être utilisés comme prédicteurs des flux de POC. La troisième étape consiste à quantifier les relations entre ces prédicteurs et les flux. Si ces relations sont suffisamment robustes, elles peuvent à terme être appliquées aux cartes satellites pour extrapoler les flux à une grande échelle spatiale, comme à l'intégralité de l'Océan Austral et même à l'échelle globale.

1.5 Objectifs de la thèse

Comprendre le fonctionnement de la pompe gravitationnelle, parmi d'autres processus de l'océan profond, est une priorité pour améliorer notre compréhension du rôle de l'océan dans la séquestration du carbone, ainsi que les prédictions sur la façon dont le cycle du carbone, et donc le climat, changeront à l'avenir (MARTIN et al. 2020). Actuellement, nous en savons assez sur la pompe gravitationnelle pour reconnaître son importance dans la régulation du climat (BOYD et al. 2019), mais de nombreuses incertitudes demeurent sur l'intensité et la variabilité des flux de POC ainsi que sur l'identité des facteurs de variation prédominants (SIEGEL et al. 2022).

Notre difficulté à comprendre la pompe gravitationnelle peut s'expliquer par sa complexité et le manque d'observations du flux de POC dans la zone mésopélagique. Conçus pour répondre aux besoins d'une observation augmentée, les flotteurs BGC-Argo ont le potentiel d'accroître notre compréhension de la pompe gravitationnelle en particulier dans les zones sous-échantillonnées comme l'Océan Austral (CLAUSTRE et al. 2021). **L'objectif général de ce travail de thèse consiste à utiliser les mesures des flotteurs BGC-Argo pour améliorer notre compréhension de la pompe gravitationnelle, en caractérisant les flux de POC des grosses particules et leurs facteurs de variation, puis en étendant la représentation de ces flux à une plus grande échelle spatiale.**

Le premier objectif est d'évaluer le potentiel des mesures des flotteurs BGC-Argo à détecter les floraisons de coccolithophoridés à l'échelle globale, groupe phytoplanctonique majeur qui a potentiellement un contrôle important sur l'efficacité de transfert des flux de POC. Le ratio b_{bp}/c_p permet d'identifier les zones d'accumulation de coccolithes associées aux floraisons de coccolithophoridés (GARCIA et al. 2011), mais ne constitue pas une solution pour détecter ces floraisons à l'échelle globale car seulement 5% des flotteurs sont équipés de transmissiomètre. A l'inverse, l'utilisation de paramètres standards du programme BGC-Argo permettrait une détection des floraisons de coccolithophoridés à l'échelle globale. **L'objectif de ce second chapitre est d'évaluer la capacité des paramètres standards des flotteurs BGC-Argo à détecter les floraisons de coccolithophoridés.**

Le second objectif est d'étudier la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral avec les flotteurs équipés de transmissiomètres qui sont utilisés comme des OST. Ces mesures ont le potentiel de capturer la variabilité des flux de particules à 1000m avec une résolution spatio-temporelle inédite, ce qui représente potentiellement une avancée significative dans la compréhension de la pompe gravitationnelle et en particulier de la séquestration du carbone. **L'objectif du troisième chapitre est de caractériser la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral. Pour cela, on développera des méthodes adaptées à l'étude des flux de grosses particules avec les données de flotteurs BGC-Argo. Nous utiliserons ensuite ces méthodes**

pour détailler la variabilité spatio-temporelle des flux de POC des grosses particules à 1000m, ainsi que de l'intensité et de l'efficacité de la pompe gravitationnelle. Ces résultats seront comparés avec certains paramètres mesurés par satellite et impliqués dans la variabilité de la pompe gravitationnelle. Le but de cette comparaison est de déterminer une relation permettant d'extrapoler le flux à 1000m à l'intégralité de l'Océan Austral avec les observations par satellites..

Le troisième objectif est de caractériser la variabilité spatio-temporelle des flux de grosses particules à 1000m à l'échelle globale. Pour cela, il est nécessaire d'évaluer le potentiel des mesures de b_{bp} à 1000m pour quantifier le flux de grosses particules. L'objectif est donc double. **D'une part, il s'agira de développer et valider une méthode pour estimer le flux de grosses particules à partir des mesures de b_{bp} à 1000m, puis on caractérisera la variabilité du flux à l'échelle globale en utilisant l'ensemble des flotteurs mesurant le b_{bp} à 1000m ainsi que les observations par satellites.**

Chaque chapitre est accompagné d'une introduction, d'un résumé et d'une conclusion.

Chapitre 2

Détection des floraisons de coccolithophoridés avec les flotteurs BGC-Argo

Sommaire du présent chapitre

2.1 Introduction du chapitre	48
2.2 Etude publiée dans <i>Geophysical Research Letter</i>	51
2.2.1 Texte principal	51
2.2.2 Matériel Supplémentaire	67
2.3 Conclusion du chapitre	82

2.1 Introduction du chapitre

Les coccolithophoridés sont un groupe d'algues calcifiantes qui ont un rôle important dans le cycle du carbone des océans (BALCH 2018). Ces organismes produisent du CO₂ lors de la calcification, ce qui contrebalance les effets de la photosynthèse en augmentant les concentrations en CO₂ dans l'océan de surface. De plus, ils produisent des coccolithes qui ont un effet de lest sur les particules, ce qui augmente leur vitesse de sédimentation et donc leur efficacité de transfert (RIEBESELL et al. 2017). Cet effet ballast des coccolithes est un processus activement débattu au sein de la communauté scientifique, comme illustré par la succession d'études avec des conclusions contradictoires (ARMSTRONG et al. 2002 ; FRANCOIS et al. 2002 ; PASSOW 2004 ; PASSOW et ROCHA 2006 ; ENGEL et al. 2009b ; ENGEL et al. 2009a ; BUESSELER et BOYD 2009 ; SANDERS et al. 2010 ; HENSON et al. 2012 ; MOIGNE et al. 2013 ; RIEBESELL et al. 2017). Les flotteurs BGC-Argo, plateformes adaptées à l'observation des flux de particules (BRIGGS et al. 2011) et des flux air-mer de CO₂ (GRAY et al. 2018), peuvent être utilisés pour explorer l'impact des coccolithophoridés sur le cycle du carbone avec une couverture spatiale inédite. La première étape de telles études consisterait à détecter les profils situés dans les floraisons de coccolithophoridés.

La détection des floraisons de coccolithophoridés est facilitée par les propriétés optiques des coccolithes qui sont très réfringent, ce qui signifie qu'ils diffusent efficacement la lumière. Les floraisons d'*Emiliana huxleyi*, espèce prédominante des coccolithophoridés et qui forme d'intenses floraisons aux hautes latitudes, sont caractérisées par une forte accumulation de petits coccolithes (2 à 4 µm, POULTON et al. (2011)) qui est visible depuis l'espace et facilement détectée par les satellites de couleur de l'océan (Figure 2.1). Cette détection est cependant restreinte aux zones de ciels clairs, ce qui limite la capacité de détection dans les hautes latitudes où la couverture nuageuse est importante.

Etudier les floraisons de coccolithophoridés avec les flotteurs BGC-Argo nécessite une méthode pour détecter l'ensemble des profils localisés dans les floraisons d'*Emiliana huxleyi*. Ceci permettra à terme de construire une base de données pour évaluer l'impact des coccolithophoridés sur le cycle du carbone.

Pour cela, nous évaluons dans ce chapitre si les mesures bio-optiques des flotteurs BGC-Argo peuvent être utilisées pour détecter les floraisons d'*Emiliana huxleyi*. Une première mesure candidate est le rapport b_{bp}/c_p qui est un traceur de la présence de particules minérales avec un fort indice de réfraction (TWARDOWSKI et al. 2001 ; BOSS et al. 2004), comme les coccolithes ($n = 1.2$, LIDE (1997)). Cependant, seule une dizaine de flotteurs sont équipés de transmissomètres. Par conséquent, nous évaluons également la possibilité d'identifier ces floraisons avec le rapport $b_{bp}/[Chl-a]$ qui permet de détecter les fortes concentrations de particules non chlorophylliennes,

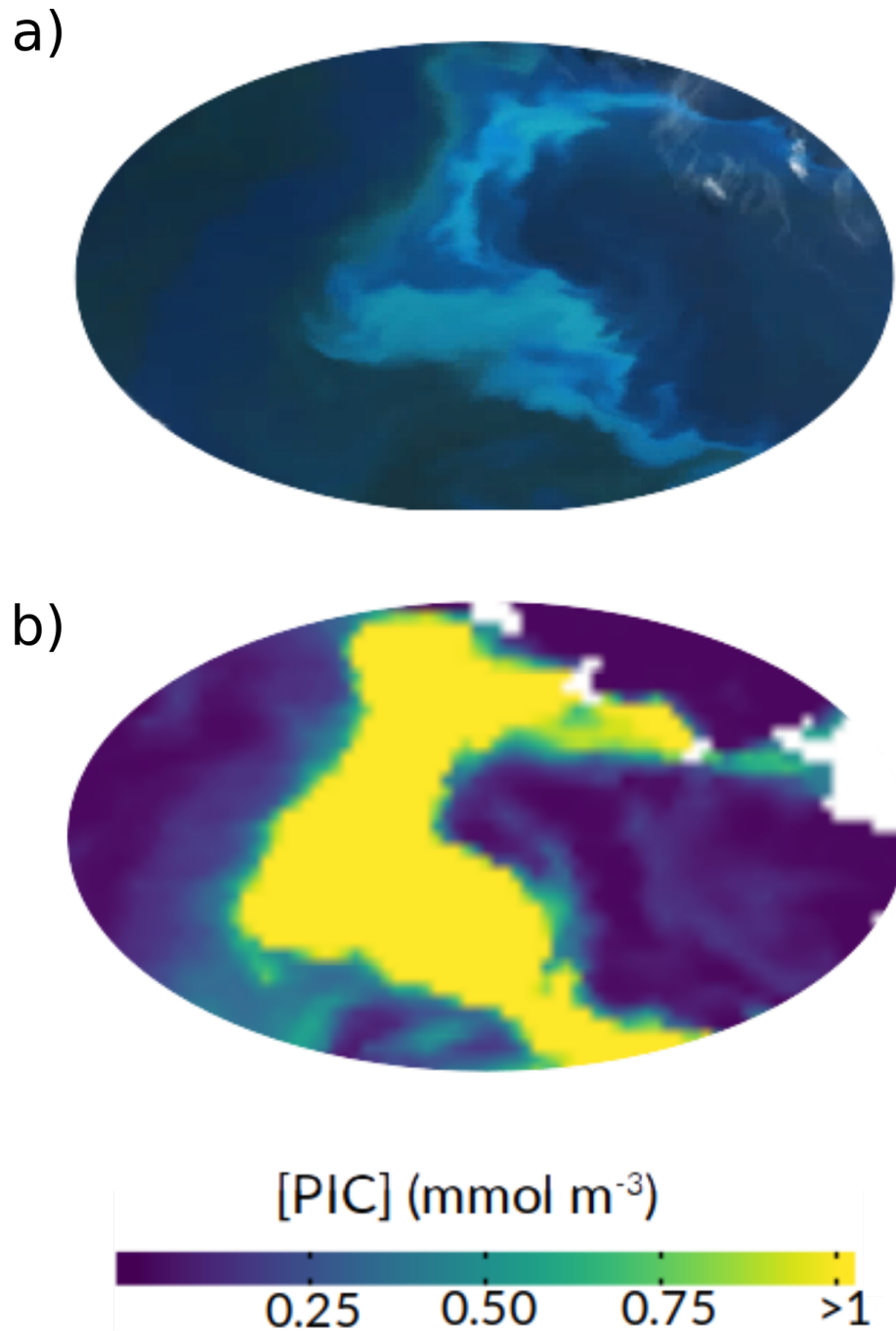


FIGURE 2.1 – Observation des floraisons d'*Emiliania huxleyi* par les satellites de couleur de l'océan. La carte a) est l'image de vrai couleur de l'océan capturée par le satellite MODIS-Aqua le 9 Février 2017 à l'Est des îles Kerguelen. La zone turquoise correspond à une zone d'accumulation de coccolithes associée à la floraison d'*Emiliania huxleyi*. La carte b) est l'estimation des concentrations en PIC associées à la floraison d'*Emiliania huxleyi* observée en a).

comme les coccolithes.

2.2 Etude publiée dans *Geophysical Research Letter*

2.2.1 Texte principal

Detection of coccolithophore blooms with BioGeoChemical-Argo floats

Louis Terrats, Hervé Claustre, Marin Cornec, Antoine Mangin, and Griet Neukermans

KEY WORDS

- 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 $b_{bp}/[Chl-a]$ 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.

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 ; BALCH et al. 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}) (GORDON et al. 2001 ; BALCH et al. 2005). Remotely sensed [PIC] has been used to investigate regional, seasonal, and interannual variabilities of coccolithophore blooms at global scale (HOPKINS et al. 2015 ; HOPKINS et al. 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 ; BALCH et al. 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.

MATERIALS AND METHODS

We focused on BGC-Argo float trajectories in temperate and subpolar open-ocean waters (i.e. $> 35^{\circ}\text{N}$ and $> 35^{\circ}\text{S}$) 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 $b_{\text{bp}}/c_{\text{p}}$ ratio and the $b_{\text{bp}}/[\text{Chl-}a]$ ratio between profiles in coccolithophore bloom and non-bloom conditions.

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 et 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 et 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 et WOOD 2009). The drift was corrected by aligning c_{p} vertical profiles such that $b_{\text{bp}}/c_{\text{p}}$ equalled 0.02 at 1000 m. Our sensitivity analysis showed that c_{p} values at the surface did not vary significantly when the ratio $b_{\text{bp}}/c_{\text{p}}$ ranged from 0.01 to 0.03 at 1000 m (see Figure 2.7 and Text 2.1 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 2.2 and Figures 2.8 and 2.9 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 2.3 in [supporting information](#)).

We estimated the mixed layer depth (MLD) with the algorithm of HOLTE et 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 TALLEY 2009; HOLTE et al. 2017).

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 :

$$\%PIC = 100 \times \frac{[PIC]}{[PIC] + [POC]} \quad (2.1)$$

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 et SIEGEL (2005). Finally, we reported the GlobColour [Chl-*a*] product which is derived from various algorithms optimized for different water types (i.e. ANTOINE et MOREL (1996), GOHIN et al. (2002), O'REILLY et al. (1998), O'REILLY et al. (2000) et HU et al. (2012)) and we removed the estimates in coccolithophore blooms where ocean-colour satellite retrievals of [Chl-*a*] are biased (BALCH et al. 1989).

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 et 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 2.11 and Text 2.4 in the [supporting information](#)). In this configuration, the spatiotemporal variability of satellite-derived [PIC] was within 10 ± 12 %, indicating acceptable heterogeneity.

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 2.13 in [supporting information](#)).

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).

RESULTS AND DISCUSSION

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 2.2a) resulting from coccolithophore blooms (HOLLIGAN et al. 2010; BALCH et al. 2011; BALCH et al. 2016; GARCIA et al. 2011). Float 6901583 drifted north of Crozet Islands and float 6902738 drifted east of Kerguelen Islands. Both zones have high summer [PIC] (Figure 2.2b and 2.2f-g) caused by coccolithophore blooms dominated by *E. huxleyi* (READ et al. 2007; MOHAN et al. 2008; PATIL et al. 2017; REMBAUVILLE et al. 2016a), giving the milky-turquoise ocean-colour characteristic during float sampling (Figure 2.14 in supporting information). Float 6901583 drifted on the northern edge of a coccolithophore bloom (Figure 2.2c), and float 6902738 near the core of a coccolithophore bloom (Figure 2.2e). 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 2.3a and d).

Float 6902738 also sampled a bloom of non-calcifying phytoplankton, as evidenced from the high [Chl-*a*] values observed from space (Figure 2.2d, 2.3d) and by the float (Figure 2.3e). 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 2.2g). Ship-based work in this area also confirmed a successional pattern, with a diatom bloom preceding an *E. huxleyi* bloom (REMBEAUVILLE et al. 2016a).

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 2.3a, 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 2.3a, d).

The coccolithophore bloom period coincides with elevated values of $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ and b_{bp}/c_p measured by floats (Figure 2.3c, 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

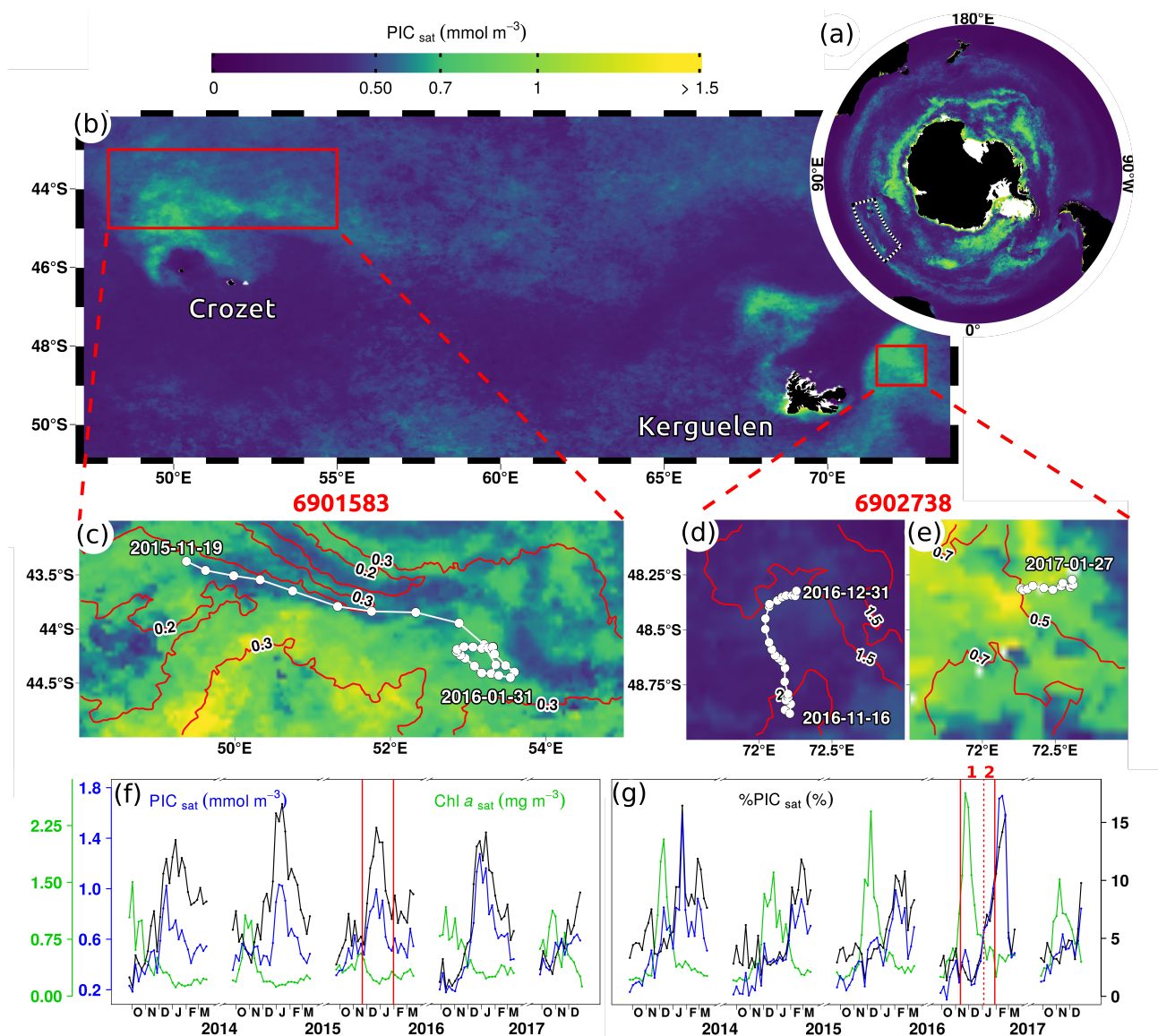


FIGURE 2.2 – Float trajectories and coccolithophore bloom occurrences. (a) Summer climatology of satellite [PIC] (2012-2018) showing the Great Calcite Belt and (b) high-[PIC] patches in the study area. Red rectangles outline float sampling zones. Trajectories of floats 6901583 (c) and 6902738 during (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 2.15 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.

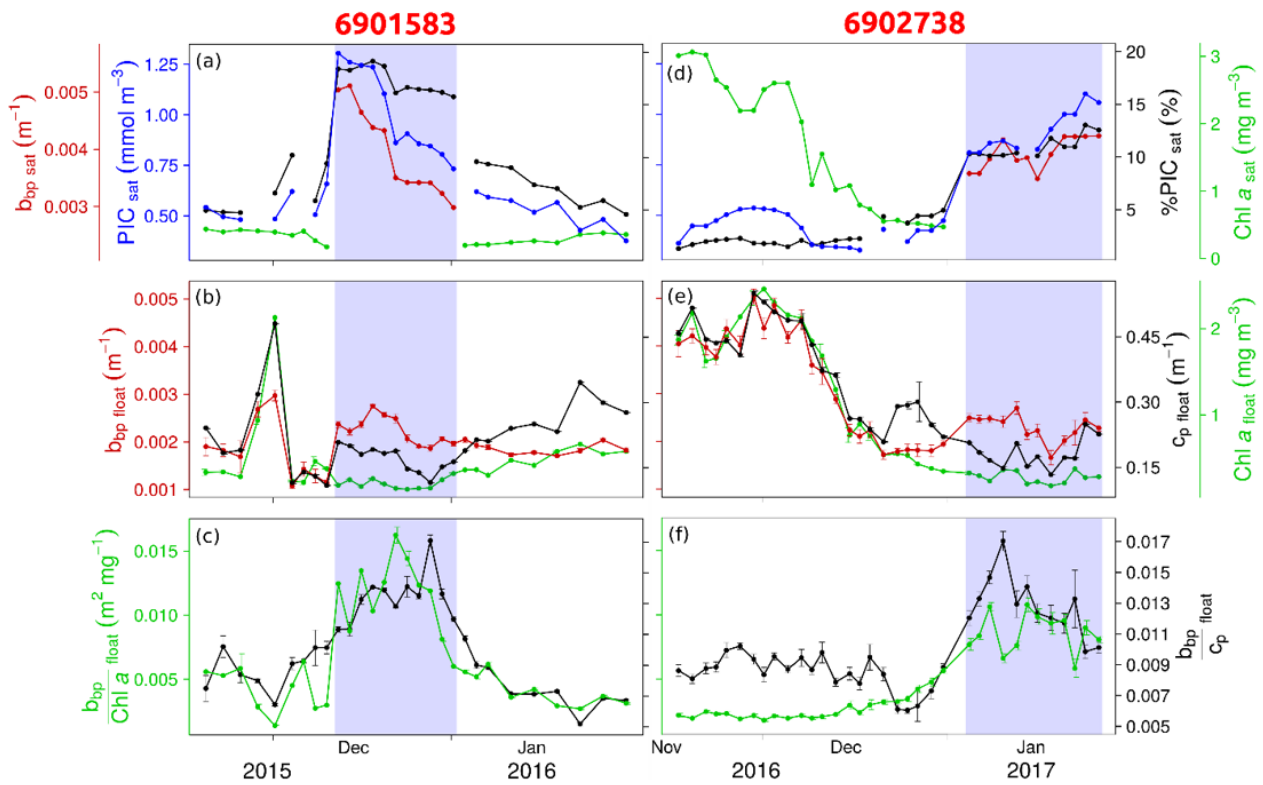


FIGURE 2.3 – Optical measurements and satellite products during the operation of float 6901583 (a)-(c) and 6902738 (d)-(f). Time series of (a) (d) [PIC], %PIC, [Chl-*a*] and b_{bp} measured by satellites; (b) (e) b_{bp} , c_p , and [Chl-*a*] measured by floats, (c) (f) $b_{bp}/[\text{Chl-}a]$ and b_{bp}/c_p 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.

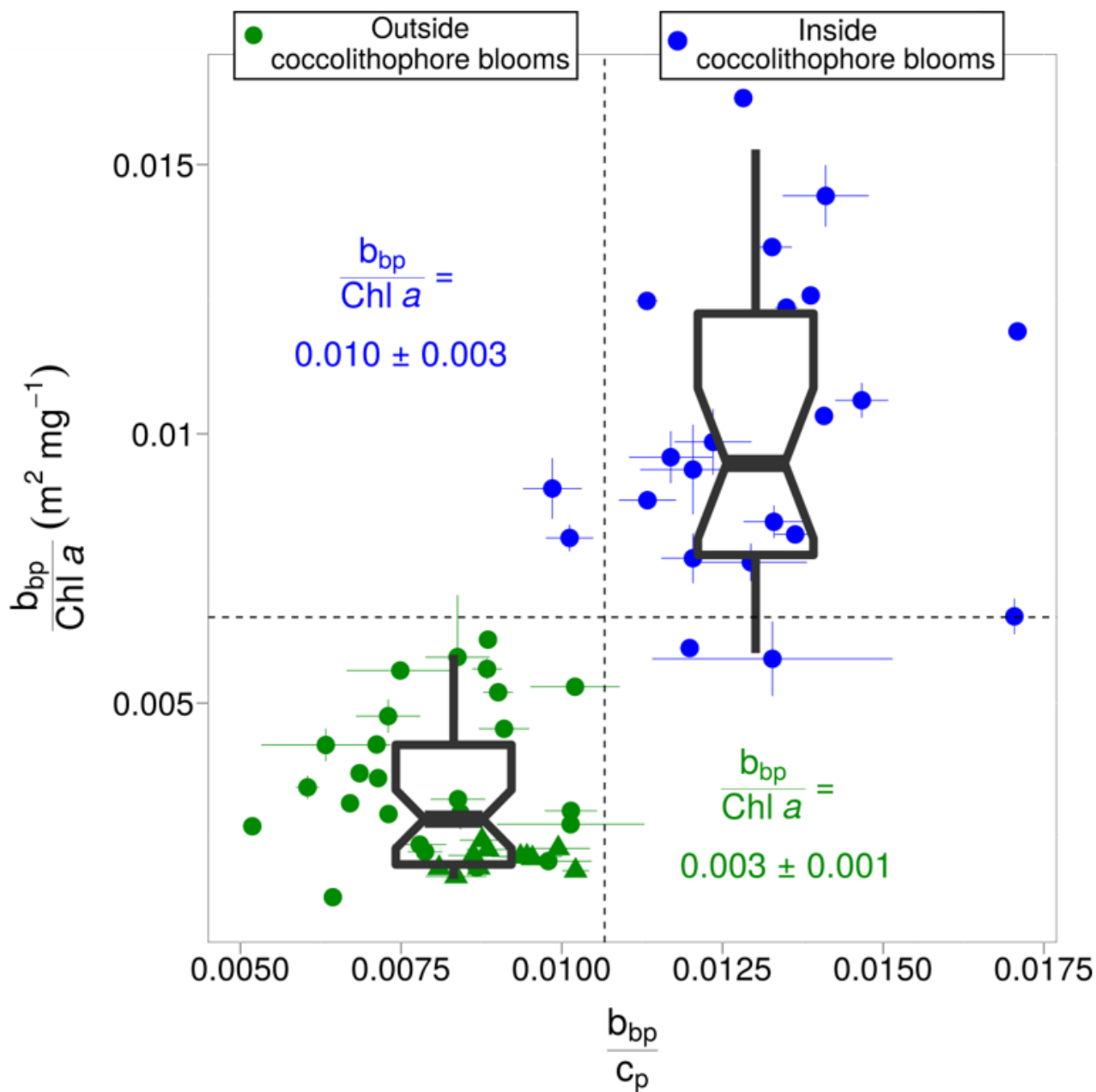


FIGURE 2.4 – Optical ratios inside (blue dots) and outside (green dots) coccolithophore blooms sampled by floats 6901583 and 6902738. The dashed lines are the b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds 0.011 and $0.007\ m^2\ mg^{-1}$, respectively, that best discriminate coccolithophore blooms from non-bloom cases.

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 $b_{bp}/[Chl-a]$ 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 $b_{bp}/[Chl-a]$, thus allowed successful discrimination of coccolithophore blooms (Figure 2.3c and 2.3f), even in these blooms of moderate intensity.

ROC analyses revealed threshold values for the b_{bp}/c_p and $b_{bp}/[Chl-a]$ 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 2.4). 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 $b_{bp}/[Chl-a]$ 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 $b_{bp}/[Chl-a]$ ratio while only few floats measure c_p .

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 2.5). 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 ; BALCH et al. 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. 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 (Figure 2.6). 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 et 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 (CETINIĆ

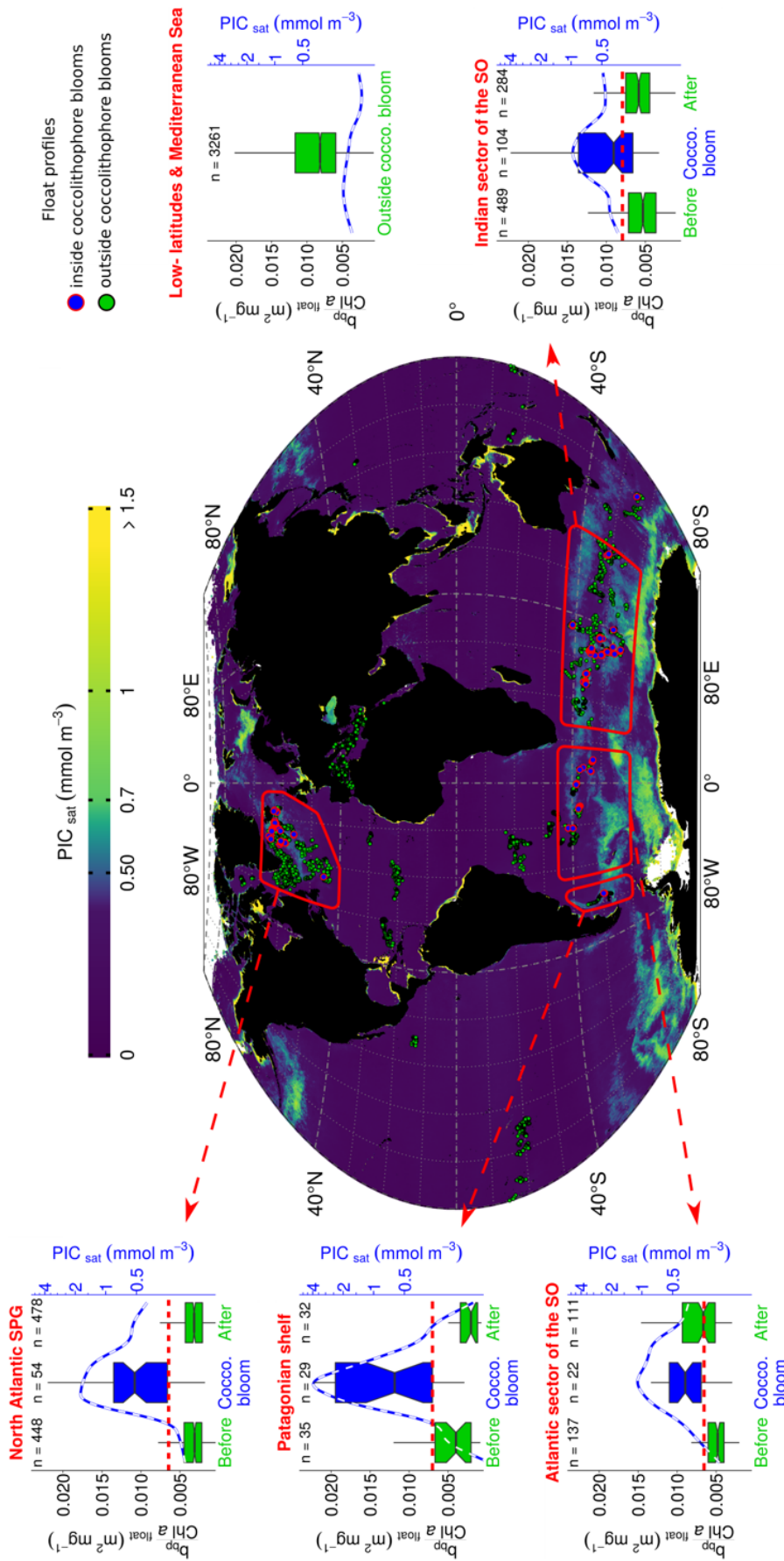


FIGURE 2.5 – Detection of coccolithophore blooms with $b_{bp}/[Chl-a]$ thresholds. The map reveals locations of profiles inside coccolithophore blooms detected by satellites. The background map is the summer climatology (2012-2018) of satellite [PIC] for each hemisphere. Boxplots show distributions of $b_{bp}/[Chl-a]$ 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 Figure 2.6. Blue lines are [PIC].

et al. 2015; BARBIEUX et al. 2018).

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 2.16 in [supporting information](#)). 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 Figure 2.6, 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 (Figure 2.6). 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.

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

FIGURE 2.6 – 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).

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.

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.

2.2.2 Matériel Supplémentaire

Sommaire du présent chapitre

TEXT 2.1 and FIGURE 2.7. Correction of the drift.	68
TEXT 2.2 and FIGURES 2.8 and 2.9 . Correction of the non-photochemical quenching (NPQ).	69
TEXT 2.3. Converting float fChl-a to [Chl- <i>a</i>].	72
TEXT 2.4 and FIGURES 2.10, 2.11, and 2.12. The temporal window of matchups.	73
FIGURE 2.13. Detection of coccolithophore blooms with satellite and in-situ data.	77
FIGURE 2.14. True-colour modis-aqua images of the areas sampled during operations of floats 6901583 and 6902738.	78
FIGURE 2.15. Maps of satellite [Chl- <i>a</i>] averaged over the duration of float operations.	79
FIGURE 2.16. Determination of b_{bp} thresholds to refine the detection method with $b_{bp}/[Chl-a]$	80

TEXT 2.1 and **FIGURE 2.7**. Correction of the drift.

b_{bp}/c_p at 1000m	Surface c_p (m^{-1})	
	6901583	6902738
0.01	0.231 ± 0.080	0.333 ± 0.140
0.015	0.220 ± 0.078	0.323 ± 0.138
0.02	0.210 ± 0.078	0.314 ± 0.135
0.025	0.199 ± 0.078	0.304 ± 0.133
0.03	0.188 ± 0.078	0.294 ± 0.131

FIGURE 2.7 – Impact of the choice of b_{bp}/c_p at 1000 m for the retrieval of c_p at surface (mean \pm standard deviation).

Correcting the c_p profiles for the drift is commonly performed by assuming a null c_p value at 1000m (BISHOP et WOOD 2009; XING et al. 2014). However, a significant number of particles is measured at 1000m (POTEAU et al. 2017) so we corrected c_p drift using b_{bp} values at 1000m and assuming a constant b_{bp}/c_p ratio. Remineralization and fragmentation processes in the twilight zone control the vertical flux of particles and typically result in deep (1000m) particle populations dominated by non-chlorophyllous refractory material with a high bulk refractive index. For such particle populations the b_{bp}/c_p ratio ranges from 1% to 3% (CHAMI et al. 2005). Our results indicate that the choice of the b_{bp}/c_p ratio at 1000 m in the range 1–3% did not significantly influence surface c_p values (Figure 2.7). Therefore, we chose the median value of 2% as the constant b_{bp}/c_p ratio at 1000m.

TEXT 2.2 and FIGURES 2.8 and 2.9 . Correction of the non-photochemical quenching (NPQ).

The NPQ correction method of XING et al. (2018), called X18, is the most accurate to date. We assessed its performances at surface (i.e. 0-15 m) by comparing day- and night-time [Chl-*a*] that we paired following these criteria : 1) day- and night-time profiles are within a time window of 24h; 2) the day- and night-time b_{bp} profiles differ by less than 30% inside the mixed layer (percentage estimated with the Mean Absolute Percentage Difference, as in XING et al. (2018)); 3) the day- and night-time [Chl-*a*] profiles differs by less than 30% at depth where NPQ is absent, i.e. where photosynthetically active radiation is below $15 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (XING et al. 2018); 4) the Mixed Layer Depth (MLD) differs by less than 15m between day- and night-time profiles. This dataset provided 98 pairs of profiles, from which we derived the error defined as the relative difference between day- and night-time [Chl-*a*] at surface.

The X18 method corrects differently according to the status of water column stratification either deep-mixing conditions where NPQ only affects the top of the mixed layer, or shallow-mixing conditions where NPQ affects the whole mixed layer and potentially below. For deep-mixing cases ($n = 59$ pairs, $\text{MLD} = 78 \pm 48$ m), NPQ is corrected by multiplying b_{bp} with a [Chl-*a*]/ b_{bp} ratio determined inside the mixed layer. This method originating from SACKMANN et al. (2008) assumes uniformity in particle composition inside the mixed layer. For shallow-mixing cases ($n = 39$ pairs, $\text{MLD} = 38 \pm 24$ m), an empirical sigmoid function corrects for NPQ. This correction sometimes retrieves surface [Chl-*a*] that differs from the night measurements by more than 200 % (Figure 2.8). We explain such differences at surface by wrong estimates from the empirical function rather than biological processes, since b_{bp} did not covary with [Chl-*a*] (Figure 2.8).

We modified the method for shallow-mixing cases as follows. Below MLD, we kept correcting NPQ with the sigmoid function of the X18 method and we computed the corrected ratio of [Chl-*a*]/ b_{bp} at MLD. Above MLD, we multiplied b_{bp} by the [Chl-*a*]/ b_{bp} ratio at MLD, assuming a constant [Chl-*a*]/ b_{bp} ratio inside the remaining upper part of the mixed layer. This method, called X18S08, showed better performances for shallow-mixing profiles (Figures 2.8c and a) and a better consistency as we assumed the uniformity in particle composition in both shallow- and deep-mixing cases.

We assessed the variation of [Chl-*a*]/ b_{bp} in the mixed layer using night measurements unbiased by NPQ. Most [Chl-*a*]/ b_{bp} values in the mixed layer differed by less than 15% from the ratio at MLD and showed no bias as the median differences were confined around 0 (figure 2.9), thus demonstrating the uniformity of [Chl-*a*]/ b_{bp} inside the mixed layer. This supports the key assumption and the use of the S08X18 method to correct NPQ the most accurately.

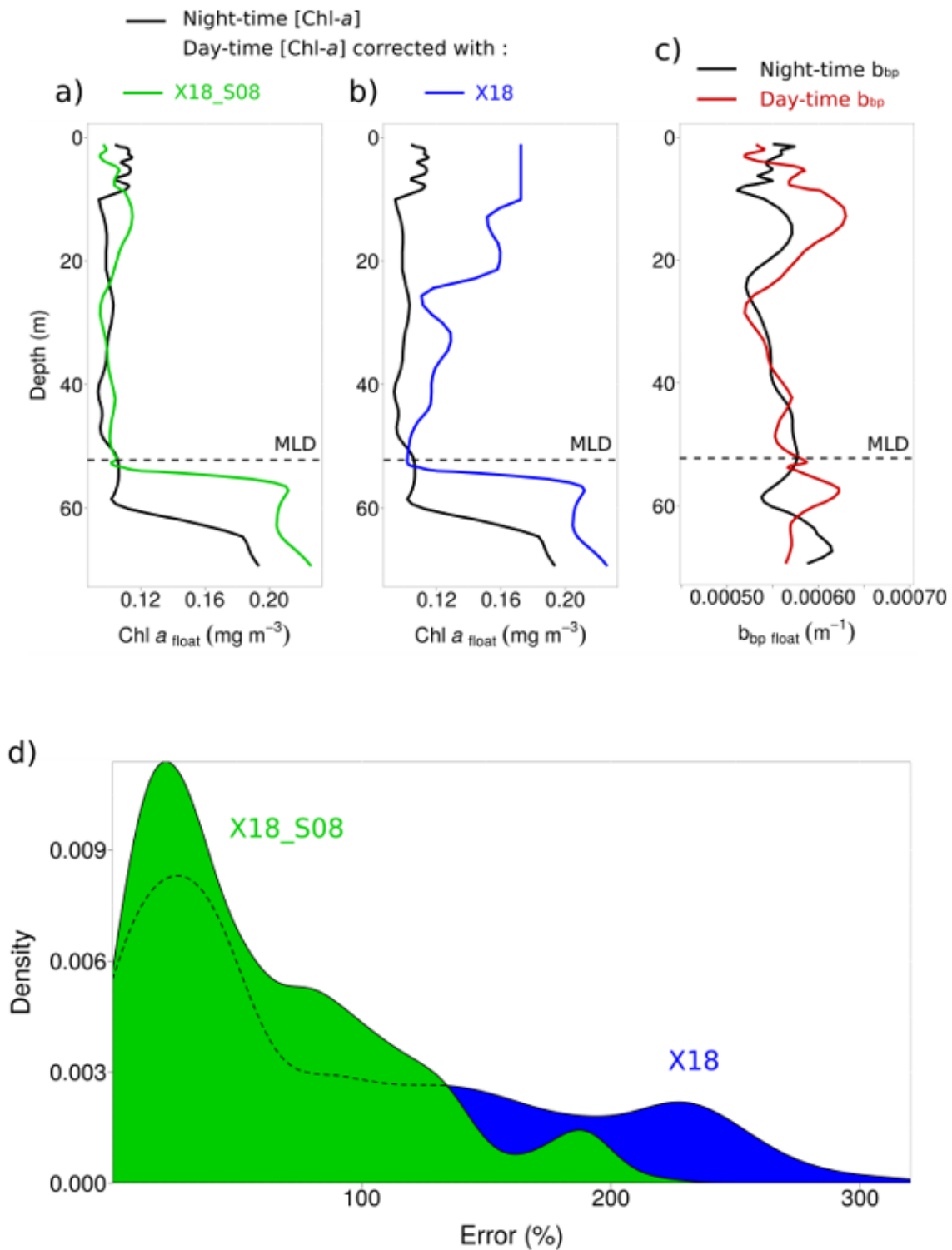


FIGURE 2.8 – Performances of the X18 and X18S08 methods to correct shallow-mixing profiles for NPQ. Profiles of night-time [Chl-*a*] (black line) and day-time [Chl-*a*] corrected for NPQ with a) X18S08 (green line) and b) X18 (blue line). c) Profiles of day-time (red line) and night-time (black line) b_{bp} . d) Distribution of error values retrieved at surface (0-15 m) for methods X18S08 (green) and X18 (blue).

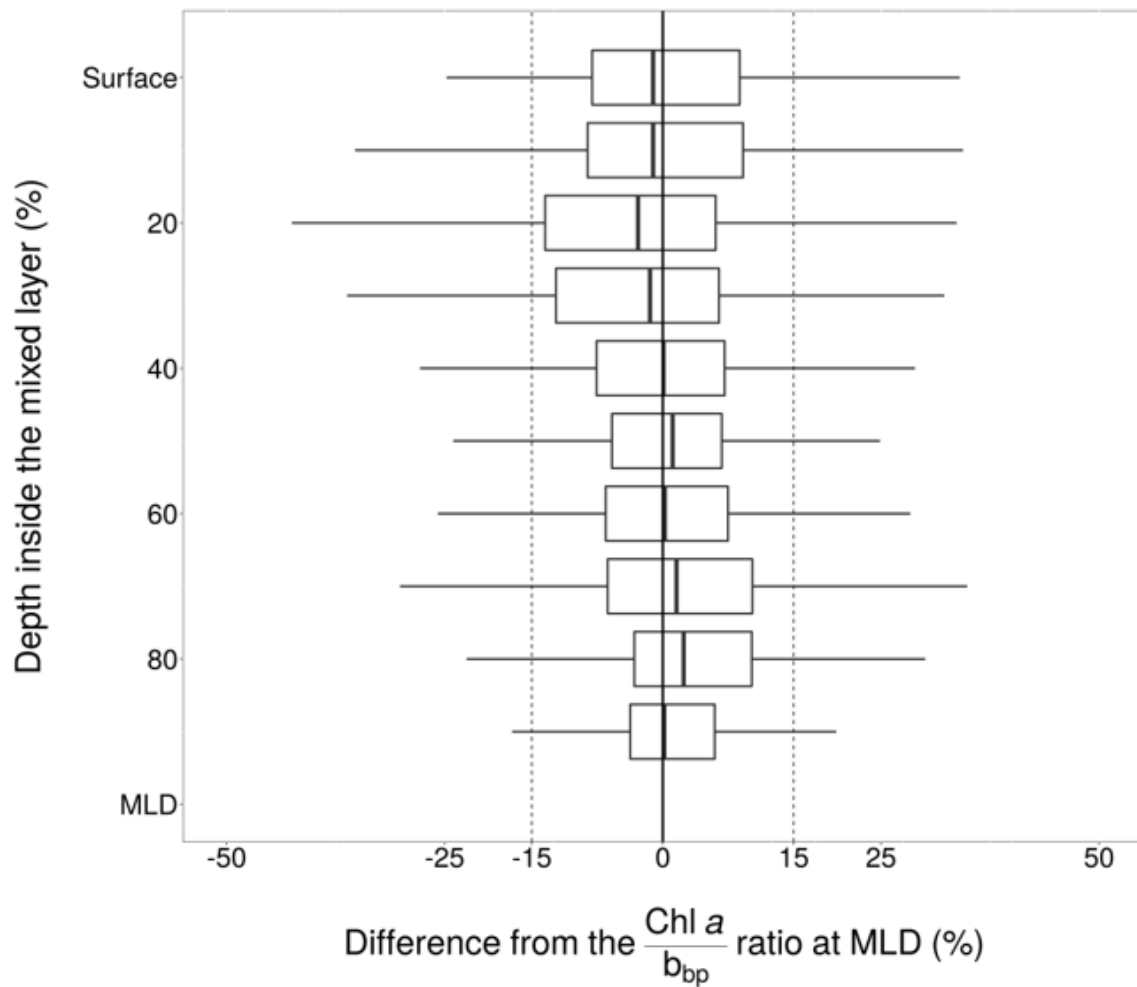


FIGURE 2.9 – Vertical distribution of differences between $[\text{Chl-}a]/b_{bp}$ values at MLD and inside the mixed layer (%).

TEXT 2.3. Converting float fChl-a to [Chl-a].

We converted float FChl-a to [Chl-a] using a factory calibration coefficient which is known to overestimate in-situ [Chl-a] and hence require adjustments (Roesler et al., 2017). ROESLER et al. (2017) adjusted the factory's coefficient with factors ranging from 1 to 6 according to location, which demonstrates the significance of a regional adjustment to accurately convert FChl-a to [Chl-a]. Such factors remain unknown for some of the areas investigated in the present study (e.g. subtropical gyres), but we set up a method that circumvents this issue and subsequently adjusted [Chl-a] for all floats.

We adjusted float [Chl-a] with matchups between satellite and float [Chl-a] using a temporal window of 1-day to balance the quantity and accuracy of matchups in high-latitude waters (HAËNTJENS et al. 2017). For each float totalizing at least 15 matchups, we computed a linear regression between float and satellite [Chl-a] and defined the significant slope ($p < 0.05$) as the factor to adjust [Chl-a]. When the correction factor could not be computed, either because of too few matchups or a non-significant slope, the float data were removed from the study. This method adjusts for [Chl-a] on a float-by-float basis, thus accounting for regional variations required to accurately estimate [Chl-a].

In high-latitude waters, the correction factors are similar to the ones of ROESLER et al. (2017)'s, with 4.4 ± 1.1 ($n = 18$ floats) compared to 4.95 in the Southern Ocean and 3.5 ± 1.2 ($n = 12$ floats) compared to 3.38 in the North Atlantic subpolar gyre. In the Mediterranean Sea and low-latitudes waters (i.e. $< 35^\circ$), we retrieved 3.1 ± 1.7 ($n = 58$ floats), with specific values of 2.44 ± 0.6 ($n = 34$ floats) in the Mediterranean sea as compared to 1.66 for ROESLER et al. (2017). Since we retrieved similar factors to ROESLER et al. (2017)'s in most regions, we concluded that the satellite-based adjustment method, applicable on every float, tends to reliably adjust [Chl-a].

TEXT 2.4 and FIGURES 2.10, 2.11, and 2.12. The temporal window of matchups.

Our purpose of matching satellite and in-situ data was not to validate ocean-colour sensors nor products, but rather to obtain a continuous gap-free time series of satellite data corresponding to the float trajectory (which is particularly challenging in cloudy areas such as the Southern Ocean). Therefore, we used the GlobColour ocean-colour satellite dataset that provides merged products from all available ocean-colour satellites, binned into 4km bins. In persistently cloudy areas such as the Southern Ocean, this further implies data averaging over larger spatial and temporal scales until a gap-free time series is achieved (also noted previously by HAËNTJENS et al. (2017)).

We extended the spatial window to 20 x 20 km to increase the number of matchups by $13 \pm 5\%$ or $4 \pm 3\%$ compared to the 12 x 12 km or 4 x 4 km windows, respectively (Figure 2.10). This window size is close to the recommendations from HAËNTJENS et al. (2017) to achieve matchups in the Southern Ocean using satellite data within a 16 km diameter circle around the float profile.

We assessed the performance of temporal windows larger than 1-day (i.e. 3-day, 5-day, 7-day, and 9-day) with three metrics : the coverage of time series, the bias, and the error from the 1-day matchups estimated with the Mean Absolute Error (MAE) (SEEGERS et al. 2018) defined by :

$$MAE_{xday} = \frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N |X_{xday} - X_{1day}| \quad (2.2)$$

with xday a temporal window larger than 1-day. Only the [PIC] and %PIC parameters were considered as they are the most relevant satellite variables for this study (i.e. they describe the dynamic of coccolithophore blooms).

The 9-day temporal window provides the most of matchups (i.e. 91%) characterized by moderate bias of +1% for [PIC] and +3.5% for %PIC but the lowest accuracies with MAE of 13% for [PIC] and 15% for %PIC (Figure 2.12). The shapes of times series obtained with the 9-day temporal window resembled to others (Figure 2.11), as such we concluded that these lowest accuracies remain negligible for the purpose of this study. We therefore matched float and satellite data with the 9-day and 20 x 20 km windows for describing the environment around the float trajectory. In this configuration, the spatiotemporal variability of satellite-derived PIC was typically within $12\% \pm 10\%$, indicating reasonable overall heterogeneity.

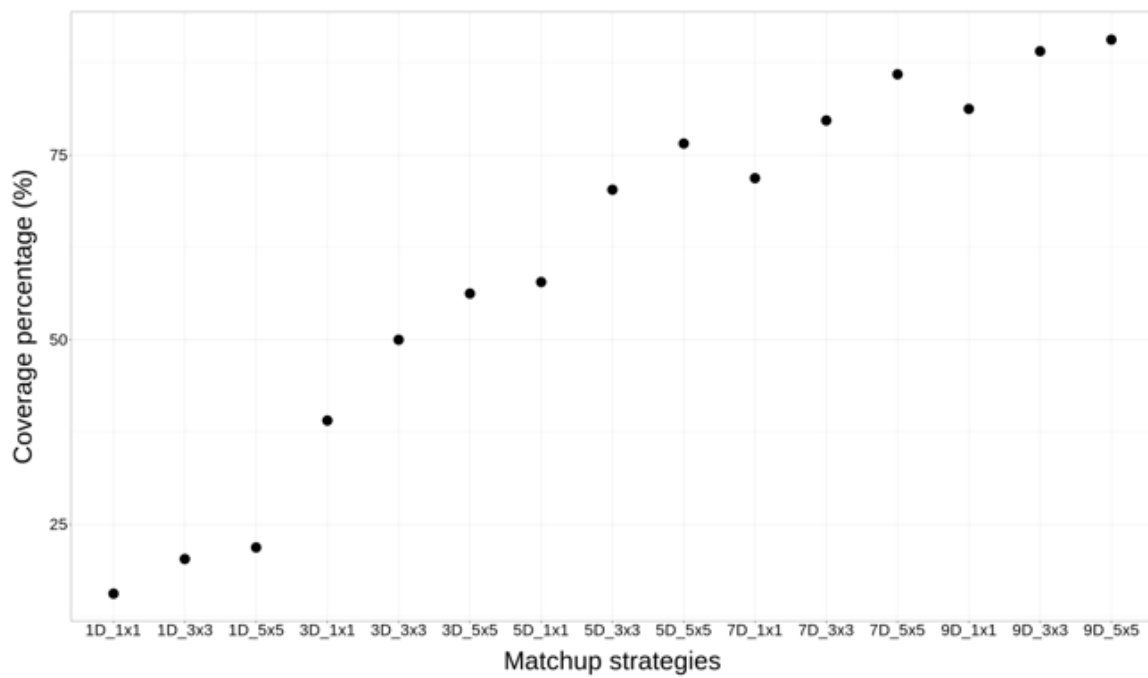


FIGURE 2.10 – Percentages of coverage of the float time series by using different strategies of matchup. The temporal window varies from 1-day (1D) to 9-days (9D) and the spatial window from 1 x 1 (4 x 4 km) to 5 x 5 (20 x 20 km) pixel box.

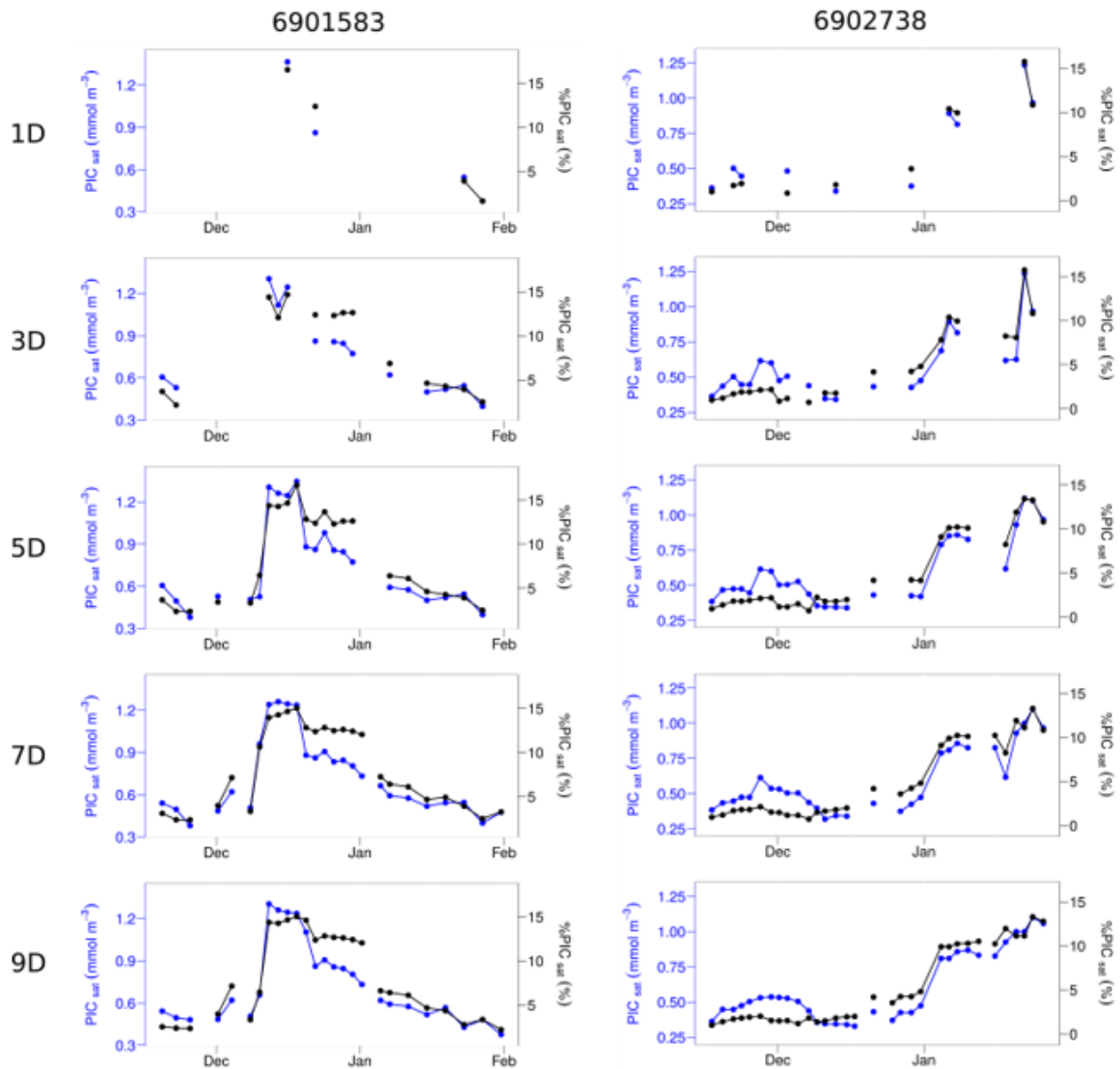


FIGURE 2.11 – Time series of satellite [PIC] (blue) and %PIC (black) matchups for floats 6901583 (left column) and 6902738 (right column). The temporal window of matchups varies from one day (1D, on the top) to nine days (9D, on the bottom).

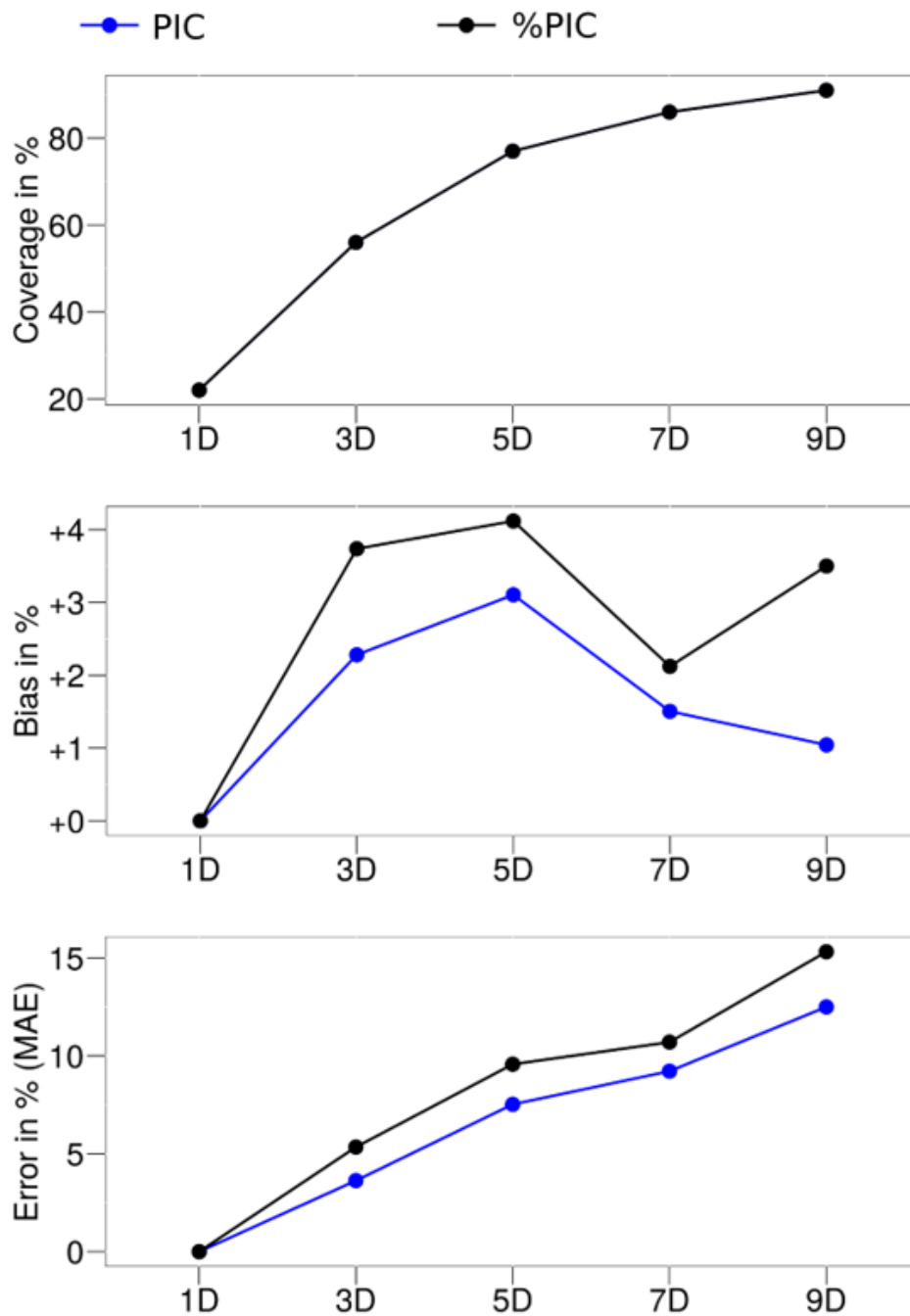


FIGURE 2.12 – Performances of various temporal windows examined to matchup satellite [PIC] (blue) and %PIC (black) with profile locations. Performances were assessed with three metrics : a) the coverage of time series ([PIC] and %PIC are superimposed), b) the bias, c) and the MAE. Temporal windows vary from one day (1D) to nine days (9D).

FIGURE 2.13. Detection of coccolithophore blooms with satellite and in-situ data.

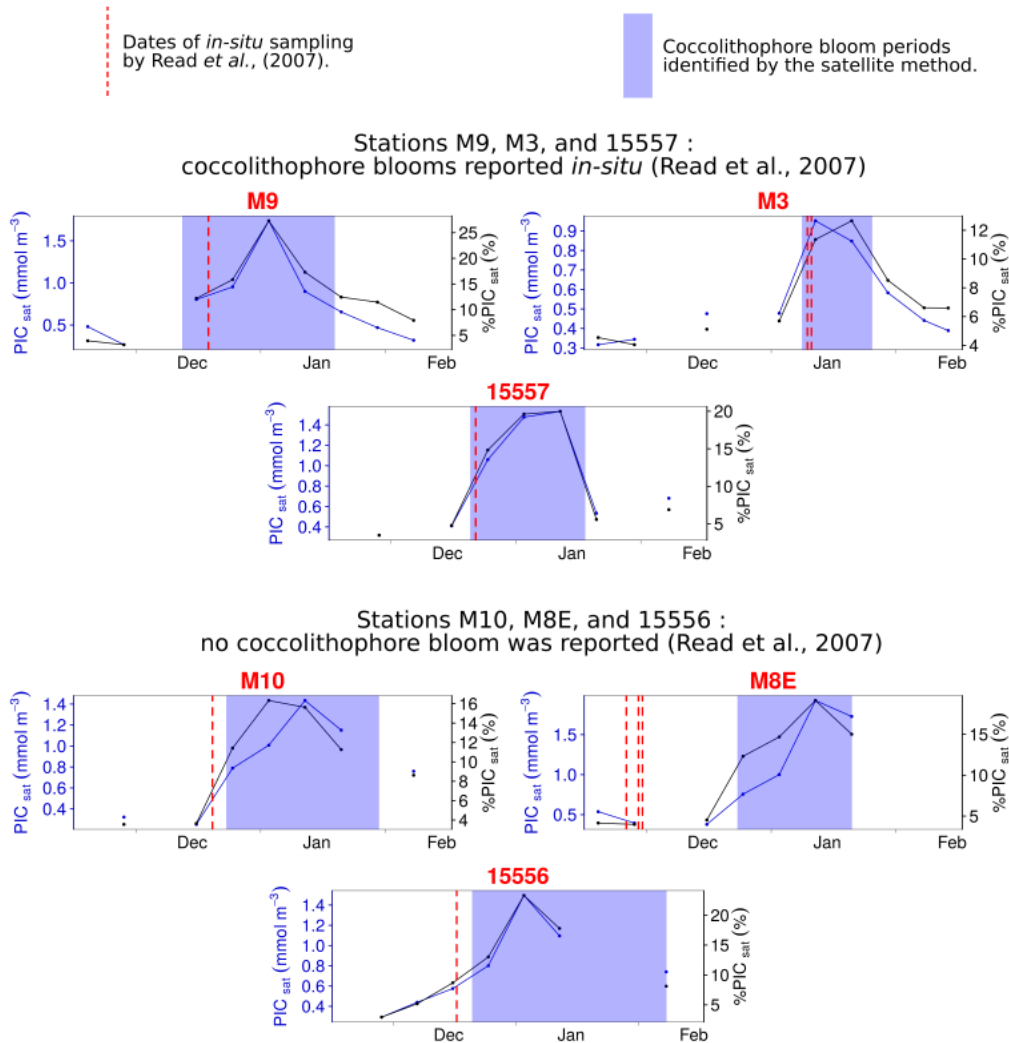


FIGURE 2.13 – Detection of coccolithophore blooms with satellite and in-situ data. Blue and black lines are respectively satellite time series of [PIC] and %PIC at stations sampled by READ *et al.* (2007). Blue bands delineate the coccolithophore bloom period identified by the satellite method. Vertical red lines indicate the dates of in-situ sampling. Both in-situ data and satellite method agree on the presence (M9, M3, 15557) or absence (M10, M8E, and 15556) of coccolithophore blooms.

FIGURE 2.14. True-colour modis-aqua images of the areas sampled during operations of floats 6901583 and 6902738.

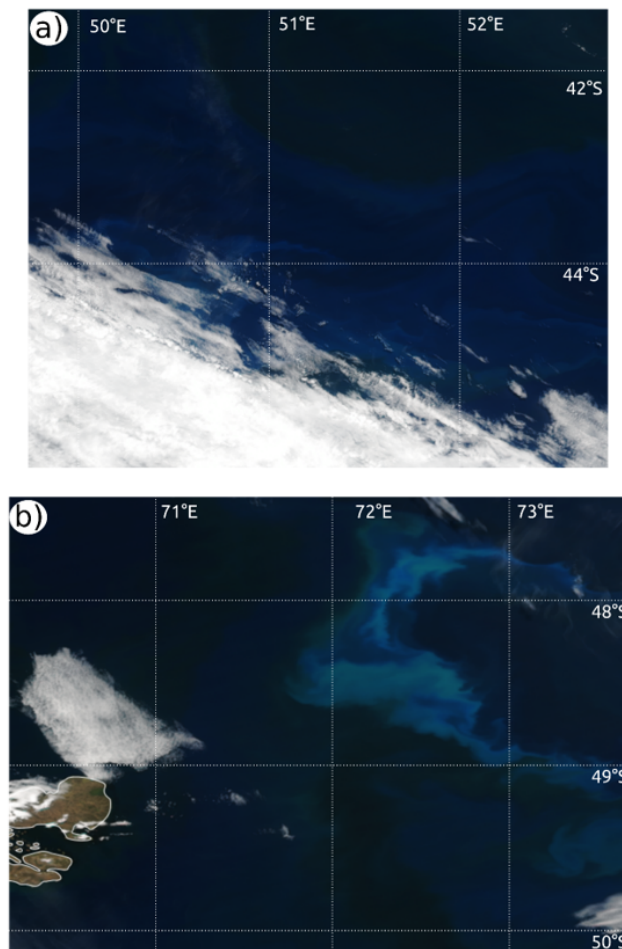


FIGURE 2.14 – True-colour MODIS-Aqua images of the areas sampled during operations of floats a) 6901583 and b) 6902738. Image a) is acquired on December, 28, 2015 and image b) on February, 09, 2017.

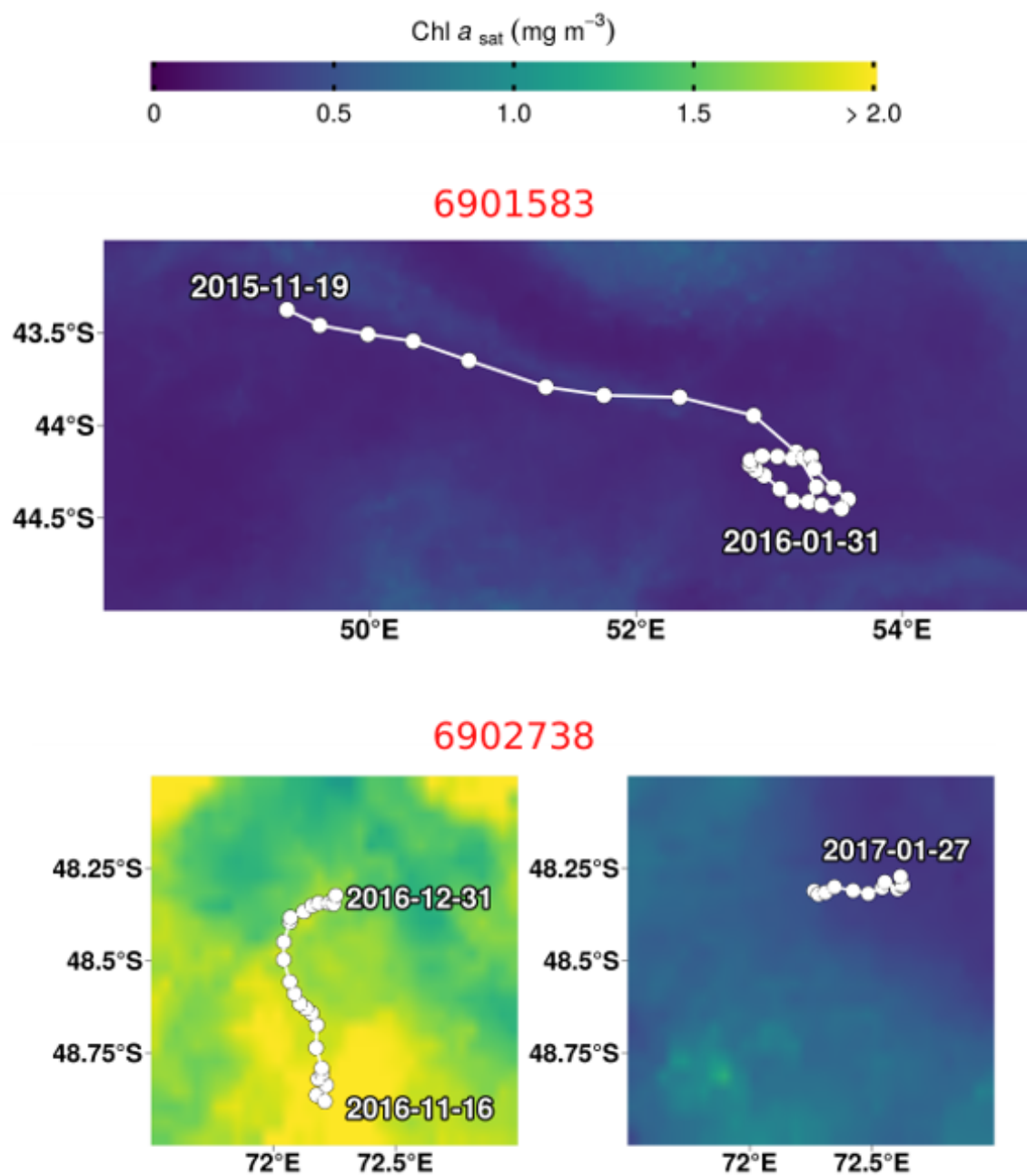
FIGURE 2.15. Maps of satellite [Chl-*a*] averaged over the duration of float operations.FIGURE 2.15 – Maps of satellite [Chl-*a*] averaged over the duration of float operations.

FIGURE 2.16. Détermination de b_{bp} thresholds to refine the detection method with $b_{bp}/[Chl-a]$.

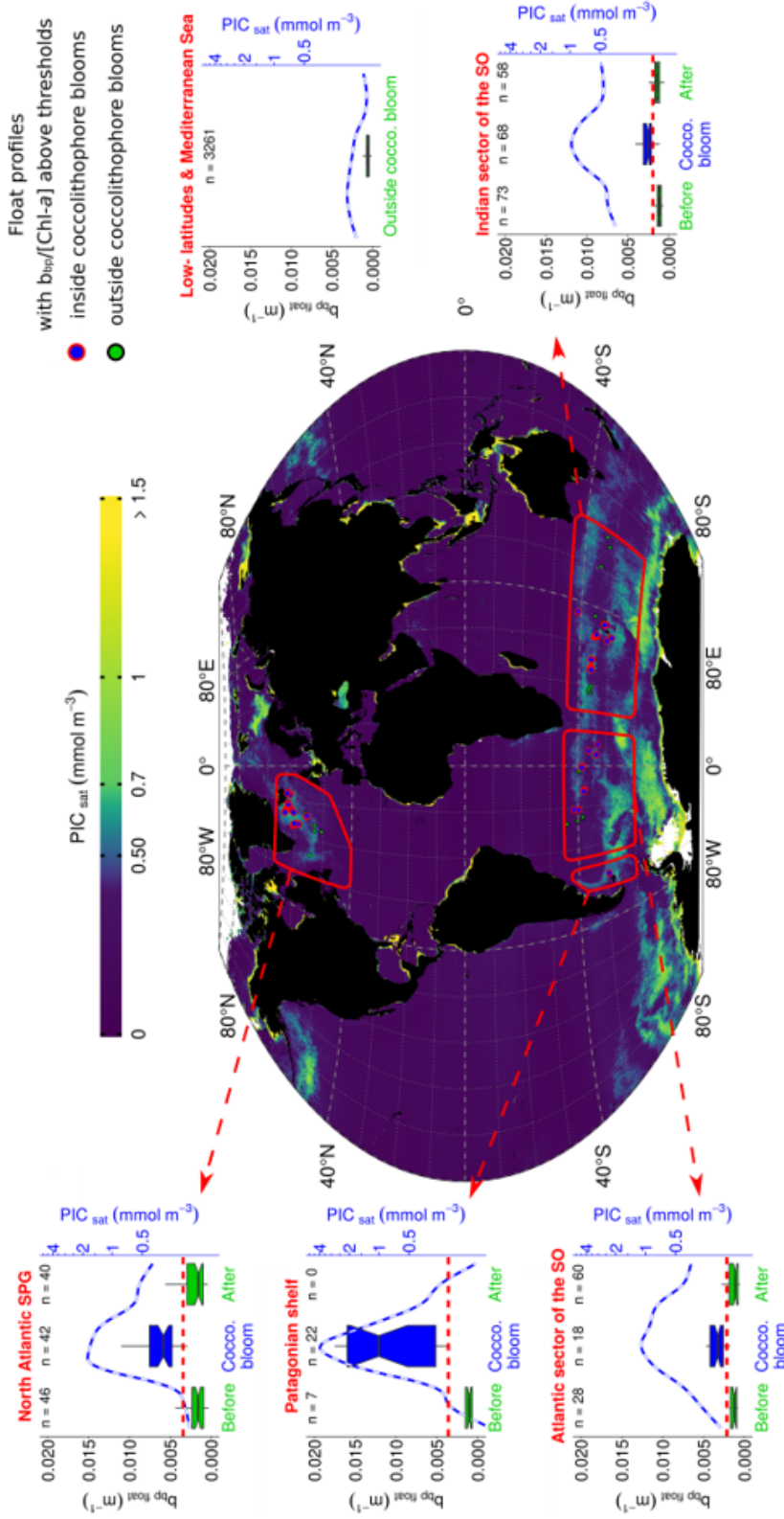


FIGURE 2.16 – Determination of b_{bp} thresholds to refine the detection method with $b_{bp}/[Chl-a]$. The map reveals locations of profiles with surface $b_{bp}/[Chl-a]$ above thresholds listed on Figure 2.6 in the main text, except for Mediterranean Sea and low-latitude (i.e. $< 35^\circ$) regions where all profiles were reported. The background map is the summer climatology (2012-2018) of satellite [PIC] for each hemisphere. Boxplots show distributions of b_{bp} before, during, and after coccolithophore blooms in four high-latitude regions identified with red polygons on the map, and in low-latitudes and Mediterranean Sea where no coccolithophore bloom was detected. Horizontal red dashed lines are the b_{bp} thresholds (see Figure 2.6 in the main text). Blue lines are [PIC].

2.3 Conclusion du chapitre

Ces résultats ont confirmé l'augmentation significative de b_{bp}/c_p et $b_{bp}/[Chl-a]$ dans les floraisons de coccolithophoridés, ce qui nous a permis de développer une méthode pour détecter ces floraisons avec l'ensemble des profils. Cela ouvre des perspectives vers l'étude des coccolithophoridés avec les flotteurs BGC-Argo.

En échantillonnant les 1000 premiers mètres de la colonne d'eau, les flotteurs observent des phénomènes peu accessibles avec les mesures satellites comme les floraisons profondes de phytoplancton (CORNEC et al. 2021). Dans le cas des coccolithophoridés, des floraisons profondes ont été identifiées jusqu'à 200m de profondeur (YOUNG et al. 1994; POULTON et al. 2017). En utilisant la base de données des flotteurs BGC-Argo et la méthode de détection développée dans cette étude, il serait possible de caractériser la présence des floraisons profondes de coccolithophoridés à l'échelle globale. Les données de flotteurs peuvent également être utilisées pour caractériser le lien entre les floraisons de coccolithophoridés et les paramètres environnementaux, comme le rôle de la stratification, de la composition de la communauté phytoplanctonique, de la disponibilité en nutriments et de l'énergie lumineuse (e.g. MIGNOT et al. (2018)).

Notre méthode de détection peut également être utilisée pour évaluer le rôle des coccolithophoridés dans le cycle du carbone. Avec les estimations des flux air-mer de CO_2 à partir des mesures de flotteurs (e.g. GRAY et al. (2018)), il est possible d'étudier l'impact de la calcification sur ces flux. Il est également possible d'évaluer l'effet ballast des coccolithes sur le flux de POC. Certains flotteurs ont traversés des floraisons intenses de coccolithophoridés avec des concentrations en PIC supérieures à 5 mmol m^{-3} . Ces flotteurs pourraient être utilisés pour évaluer l'effet ballast en mesurant l'efficacité de transfert du flux ou la vitesse de sédimentation des particules. Ce travail est actuellement en cours et piloté par Griet Neukermans (Figure 2.17).

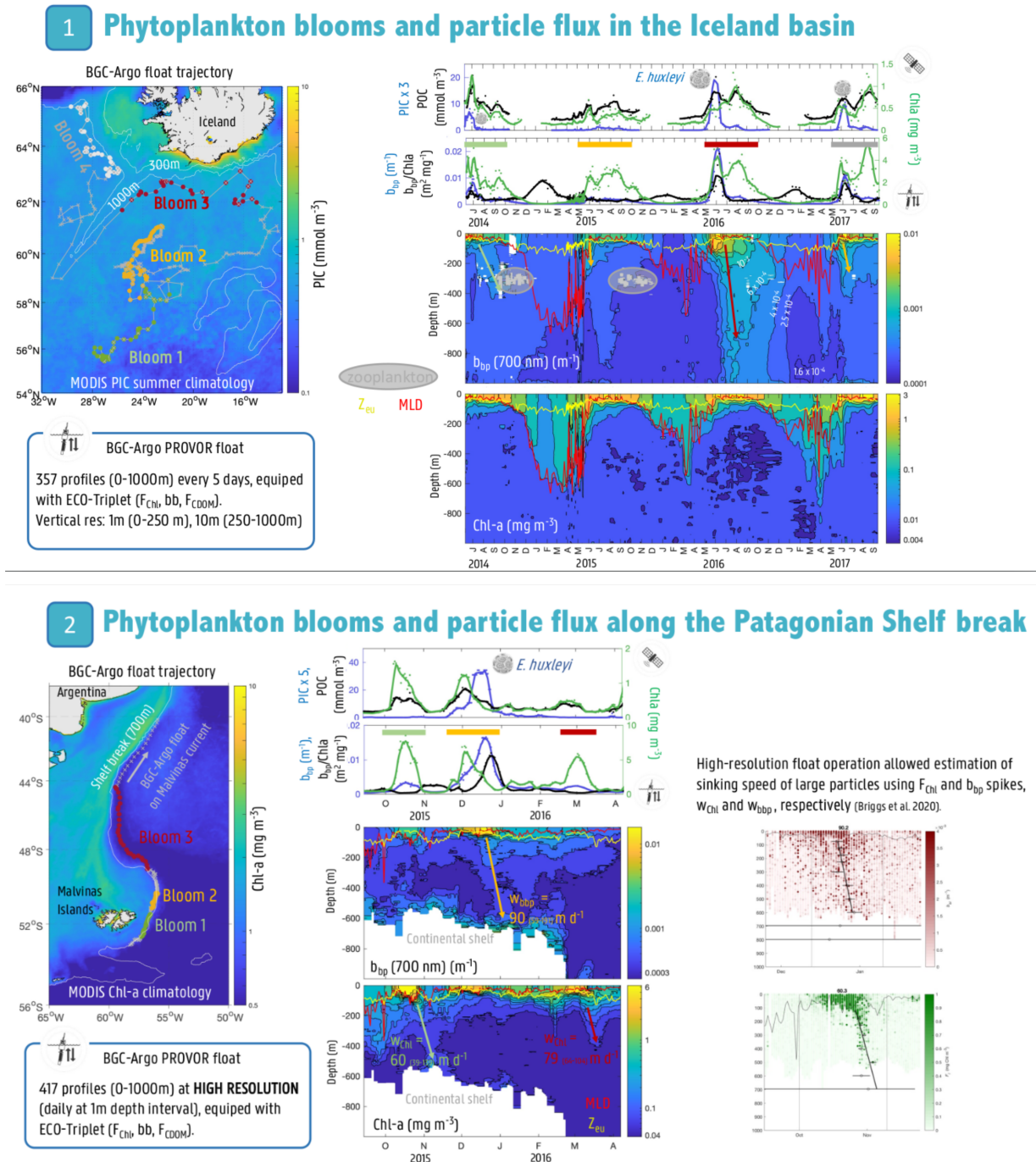


FIGURE 2.17 – Caractérisation du flux de particules associé à d'intenses floraisons d'*Emiliana huxleyi* observées 1) au sud de l'Islande et 2) au large de la côte Patagonienne. Ces figures sont extraites du poster intitulé "Influence of Calcifying Phytoplankton Blooms on Carbon Transfer in the Mesopelagic Ocean" et présenté par Griet Neukermans lors de la conférence Ocean Carbon from Space en 2022. Liste des co-auteurs : Griet Neukermans, Nathan Briggs, Louis Terrats, Hervé Claustre.

Caractérisation de la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral

Sommaire du présent chapitre

3.1 Introduction du chapitre	86
3.2 Etude en préparation pour une soumission dans <i>Global Biogeochemical Cycles</i>	88
3.2.1 Texte principal	88
3.2.2 Matériel Supplémentaire	123
3.3 Conclusion du chapitre	156

3.1 Introduction du chapitre

La compréhension de la pompe gravitationnelle requiert une synthèse précise des flux de POC des grosses particules et de leur lien avec certains forçages. Dans l'Océan Austral, il s'agit d'un sujet difficile tant la zone d'étude est caractérisée par un environnement biogéochimique complexe et par une faible accessibilité. Pour caractériser la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral, il est nécessaire de surmonter cette difficulté et de réaliser un échantillonnage exhaustif dans les couches mésopélagique et productive avec une couverture spatiale et temporelle suffisante.

Entre 2014 et 2016, dans le cadre du projet remOcéan, sept flotteurs équipés d'OST ont été déployés lors de campagnes océanographiques dans le secteur indien de l'Océan Austral. Opérant durant plusieurs années dans cette zone, ces flotteurs ont réalisé un échantillonnage complet de la zone d'étude (Figure 3.1). Les données de ces flotteurs ont le potentiel de couvrir les échelles spatio-temporelles requises pour caractériser la pompe gravitationnelle dans les différents environnements du secteur Indien de l'Océan Austral.

L'objectif du chapitre 3 est d'exploiter ces données pour détailler la variabilité de la pompe gravitationnelle dans l'Océan Austral. Dans un premier temps, nous avons développé plusieurs méthodes pour mesurer les flux de grosses particules avec les flotteurs. Ces méthodes, décrites brièvement dans le texte principal de l'article (section 3.2.1), sont détaillées dans le [matériel supplémentaire](#)). Nous avons ensuite évalué la variabilité des flux à 1000m et déterminé leurs relations avec les caractéristiques des particules et la structure de taille de la communauté phytoplanctonique. Pour finir, nous avons tiré profit de ces relations pour extrapoler le flux à 1000m à l'ensemble de l'Océan Austral avec les observations satellites.

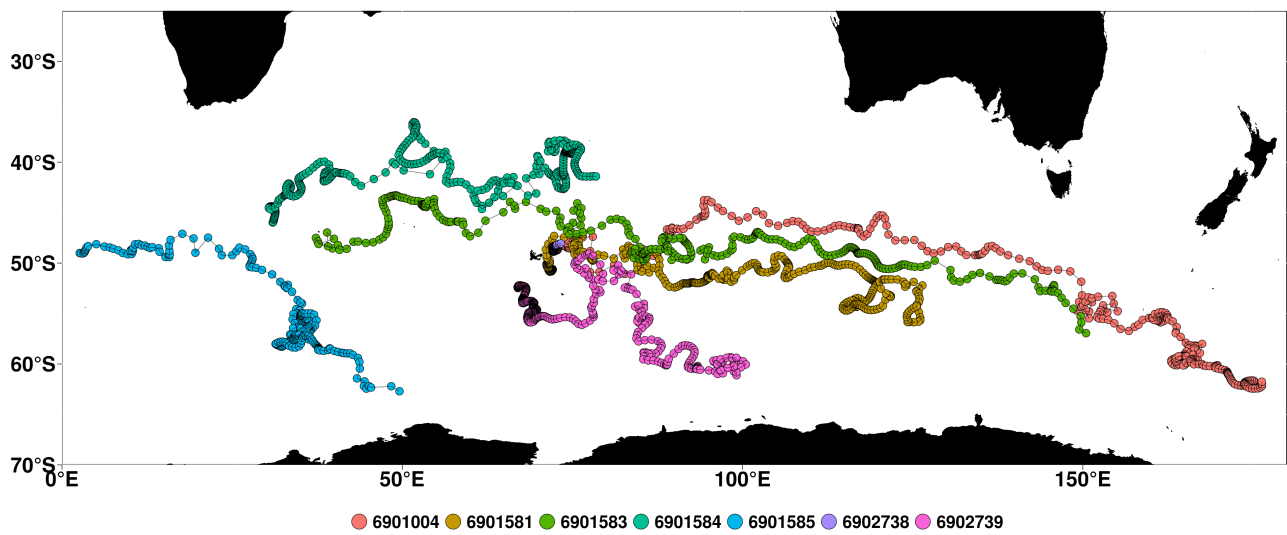


FIGURE 3.1 – Trajectoire des sept flotteurs équipés d’OST dans le secteur indien de l’Océan Austral. Les flotteurs sont identifiés par leur numéro WMO (World Meteorological Organization number).

3.2 Etude en préparation pour une soumission dans *Global Biogeochemical Cycles*

3.2.1 Texte principal

Latitudinal gradient in the carbon flux of sinking particles driven by phytoplankton community, a BioGeoChemical-Argo float investigation in the Southern Ocean upscaled with ocean-color satellite observations.

Louis Terrats, Hervé Claustre, Nathan Briggs, Antoine Poteau, Benjamin Briat, Léo Lacour, Antoine Mangin, and Griet Neukermans.

KEY WORDS

- We developed a method for detecting the flux of large particles in the mesopelagic layer from bio-optical measurements on profiling floats.
- Observations revealed strong seasonal and latitudinal variability in deep particle flux (~1000m) driven by changes in transfer efficiency.
- By linking deep flux to the nature of surface particles observed by satellites, we upscaled flux observations to the entire Southern Ocean.

ABSTRACT

The gravitational sinking of particles in the mesopelagic layer (~ 200 to 1000m) transfers to the deep ocean a part of atmospheric carbon fixed by phytoplankton. This process, called the gravitational pump, exerts an important control on atmospheric CO_2 levels but remains poorly characterized given the limited spatio-temporal coverage of ship-based flux measurements. Here, we examined the gravitational pump with BioGeoChemical-Argo floats in the Southern Ocean, a critically under-sampled area. Using time-series of bio-optical measurements, we characterized the concentration of particles in the productive zone, examined their export and transfer efficiency in the underlying mesopelagic zone and the magnitude of sinking flux at 1000 m . We separated float observations into six environments delineated by latitudinal fronts, sea-ice coverage, and natural iron fertilization. Results show a significant increase in the sinking-particle flux at 1000 m with increasing latitude, despite comparable particle concentrations in the productive layer. The variability in deep flux was driven by changes in the transfer efficiency of the flux, related to the composition of the phytoplanktonic community and the size of particles, with intense flux associated with the predominance of micro-phytoplankton and large particles at the surface. We quantified the relationships between the nature of surface particles and the flux at 1000 m , and used these results to upscale our flux survey across the whole Southern Ocean using surface observations by floats and satellites. This approach results in an estimated mean seasonal flux of sinking particles over the Southern Ocean of $37 \pm 21\text{ mg POC m}^{-2}\text{ day}^{-1}$.

INTRODUCTION

The Biological Carbon Pump (BCP) exerts a significant control on the global climate by sequestering atmospheric CO₂ in the ocean interior (SARMIENTO et GRUBER 2006). The BCP represents the downward transport of organic material derived from photosynthetic fixation of CO₂ at the ocean surface, part of which gets sequestered when it reaches sufficiently deep waters (> 1000 m) or sediments (SIEGEL et al. 2021). More than half of this downward transport occurs through gravitational sinking of particles, governed by the size and density of the particles ; a mechanism called the gravitational pump (BOYD et al. 2019), whereas physical mechanisms (mixing and subduction of water masses) and biological processes (diurnal and seasonal vertical migration of organisms) contribute the remainder (BOYD et al. 2019).

Three main processes drive the gravitational pump : (i) the photosynthetic production of organic particles in the productive surface layer, (ii) the subsequent sinking of part of these particles from the productive surface layer into the mesopelagic layer (~ 200 - 1000m), and (iii) the attenuation of the sinking flux by particle remineralization and fragmentation within the mesopelagic layer (SIEGEL et al. 2016 ; BRIGGS et al. 2020). These three processes together determine the resulting flux of organic material exported out of the mesopelagic layer to deeper horizons where its carbon would become ultimately sequestered.

The coupling between the flux of organic material exported from the productive layer and the resulting flux at depth is highly dependent on the ecosystem structure at the ocean surface. Particularly the phytoplankton community composition has been shown to be an important determinant of the marine food web and hence the nature of particles entering the mesopelagic domain, ranging from individual cells to fecal pellets and aggregates (LEGENDRE et FEVRE 1995 ; DURKIN et al. 2021 ; DURKIN et al. 2022). In the mesopelagic layer, the attenuation of the particle flux is highly dependent on the nature of the sinking particles, suggesting that the phytoplankton community composition may be an important driver of the functioning of the gravitational pump (DURKIN et al. 2021). Indeed, it has been shown that the size structure of the phytoplankton community is strongly linked to the type of exported particles and to the transfer efficiency of the particle flux, defined as the proportion of the flux that survives transfer to the bottom of the mesopelagic layer (GUIDI et al. 2015 ; MOUW et al. 2016).

Such links suggests that mesopelagic fluxes and attenuation processes may potentially be inferred and predicted from variables measured in the productive layer (e.g. SIEGEL et al. (2016)) which are easier to acquire synoptically (e.g. satellite products, reanalysis) than mesopelagic processes (essentially relying on in situ observations). Exploring and establishing such linkages may thus allow better estimation and prediction of the gravitational pump at local to global scales.

The Southern Ocean is central to climate regulation accounting for 40% of the oceanic uptake of

anthropogenic CO₂ (DEVRIES 2014), and contributing 30% of the global export of organic carbon to the deep ocean (ARTEAGA et al. 2018). Studying the gravitational pump in the Southern Ocean is nevertheless challenging given the complexity of the biogeochemical environment in this area. The Southern Ocean consists in large part of High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC) waters where iron depletion limits the production of particles (MARTIN et al. 1990). In some areas however, local iron inputs from island shelves or sea ice melting disrupt the planktonic ecosystem and the resulting particle flux (ARDYNA et al. 2017; HALFTER et al. 2020). Additionally, the Antarctic Circumpolar Current generates permanent frontal structures that delineate zones with distinct planktonic communities. Despite this variability in the production regimes of the Southern Ocean, the spring bloom is the major biological event that structures the surface ecosystem and potentially drives the resulting carbon flux in this high-latitude environment (REMBAUVILLE et al. 2016a; REMBAUVILLE et al. 2018; WYNN-EDWARDS et al. 2020). The majority of the process studies conducted so far that address the linkage between the productive and mesopelagic layer have therefore focused on the spring bloom period. This is for obvious scientific interest but also related to milder conditions at sea to conduct ship-based studies. The consequence is that significant observational gaps exist, preventing adequate seasonal characterization of the gravitational pump, required to establish annual carbon budgets. Therefore, providing a better space-time characterization of the Southern Ocean's gravitational pump remains an observational challenge requiring simultaneous large-scale, multiannual, high-resolution observations of processes in the productive and mesopelagic layer and their coupling.

In this context, the BioGeoChemical-Argo (BGC-Argo) float array provides observations of biogeochemical variables from bio-optical parameters at unparalleled temporal and spatial scales (BITTIG et al. 2019; CLAUSTRE et al. 2020; CORNEC et al. 2021) and represents a way to develop a better understanding of the coupled upper layer and mesopelagic processes driving the BCP. Among the core bio-optical parameters are the particulate backscattering coefficient (b_{bp} , in m^{-1}) and Chlorophyll-a fluorescence (FChl-a), proxies for the particle and Chlorophyll-a concentration ($[Chl-a]$, in $mg\ m^{-3}$) respectively, enabling exploration of the underlying processes of the BCP (BRIGGS et al. 2011; DALL'OLMO et MORK 2014; LACOUR et al. 2019). By tracking pulses of sinking particles from the productive layer to 1000m, the BGC-Argo floats provided a breakthrough in understanding the gravitational pump (BRIGGS et al. 2020). Furthermore, when equipped with a transmissometer, BGC-Argo floats can capture deep particle flux at high resolution (at parking depth of typically 1000m) (ESTAPA et al. 2013; ESTAPA et al. 2019) and over temporal windows that capture seasonal and interannual variability. Such multi-instrumented floats thus offer the opportunity to explore the gravitational pump with unprecedented coverage.

Bio-optical measurements in the ocean surface have a significant potential to characterize the nature of particles and the phytoplankton assemblage. For example, ratios of bio-optical

parameters have been established to characterize the dominance of diatoms (CETINIĆ et al. 2015) or coccolithophores (TERRATS et al. 2020). More complex methods using both environmental constraints and bio-optical ratios allow to estimate the biomass of pico-, nano- and micro-phytoplankton (REMBAUVILLE et al. 2017), and inversion of high frequency measurements of c_p or b_{bp} enable the retrieval of the average size of large particles (BRIGGS et al. 2013).

BGC-Argo floats therefore have the potential to support the implementation of process studies aiming at exploring the linkage between the structure of surface ecosystems, the resulting flux and its attenuation in the mesopelagic domain (CLAUSTRE et al. 2021). Such explorations of linkage are ideally undertaken over several years to capture the variability in production regimes that drive the deep flux, a prerequisite to establish regional annual carbon budgets.

Starting with deployments in 2014, seven BGC-Argo floats equipped with transmissometers have been operating mostly in the Indian sector of the Southern Ocean, acquiring 18 annual time series of surface measurements and resulting deep flux. They constitute a unique data source to resolve the seasonal variability in the particle flux of the different environments of Southern Ocean, and to describe the linkage between the productive and mesopelagic layer in driving the gravitational pump. We specifically explore the BGC-Argo dataset for surface indicators of ecosystem structure as predictors of mesopelagic flux. We therefore present here an in-depth investigation of the gravitational pump in the Southern Ocean. We evidence a clear latitudinal zonation in the intensity of the flux of sinking particles at 1000m. We show that the size structure of planktonic ecosystems at surface drives the changes observed in the gravitational pump, and ultimately in the flux at 1000m. We finally propose surface indicators from ocean color satellite products to upscale the flux estimates at 1000m over the whole Southern Ocean.

MATERIALS AND METHODS

Here we present the methods used to correct float measurements and compute the variables related to the concentration, nature, and flux of particles (all variables are listed on Figure 3.2). Briefly, we partitioned bio-optical measurements into signals from large fast-sinking and small slow-sinking particles. From these measurements, we identified pulses of large particles associated to the gravitational pump and computed their export and transfer efficiency in the mesopelagic layer. All the results were finally split into biophysical zones delineated with float temperature, satellite sea-ice coverage, and natural iron fertilization.

THE FLOAT OPERATING PROCEDURE

The seven BGC-Argo floats operated according to cycles starting with a descent to 1000m, a drift phase at the parking depth of 1000m for a time period depending on the season, and an ascent to the surface during which the sensors acquired the profile data. The duration of the cycle varied from 10 days in winter to 2-3 days during the productive season. Short duration cycles were required to characterize pulses of large-particles with several ascending profiles (BRIGGS et al. 2020).

The vertical resolution of the bio-optical measurements (i.e. [Chl-*a*], b_{bp} , c_p) in the 10-50 m was always set at 1 m, allowing particle size proxies to be derived (BRIGGS et al. 2013). In the mesopelagic layer, the vertical resolution of these measurements was adapted from 10 m in winter to 1 m during the productive season. This high vertical resolution in the mesopelagic layer was required to detect concentrations of large sinking particles via the detection method of BRIGGS et al. (2011), since the large particles remain rare relative to the sample volume, even within a pulse.

FLOAT SENSORS AND DATA CORRECTION

The ECO Triplet (Three Channel Sensor; WET Labs, Inc., USA) measures the fluorescence of Chlorophyll-*a* (FChl-*a*) and Dissolved Organic Matter (FDOM) at excitation/emission wavelengths of 470/695 and 370/460 nm, respectively. It also measures the angular scattering coefficient of particles at 700 nm and an angle of 124°, from which we derived the particle backscattering coefficient (b_{bp} in m^{-1}) (BOSS et PEGAU 2001; SCHMECHTIG et al. 2018; ZHANG et al. 2021). We corrected b_{bp} , FChl-*a*, and FDOM profiles for out-of-range values and sensor drift over time following standard quality control procedures (SCHMECHTIG et al. 2015; ORGANELLI et al. 2017; BELLACICCO et al. 2019). The FChl-*a* values were corrected for the Non-Photochemical Quenching (NPQ) following XING et al. (2018) and TERRATS et al. (2020), then converted to [Chl-*a*] with a float-specific coefficient estimated with daily satellite matchups

Depth layer	Variable	Symbol	Unit	Equivalent “in POC” (i.e. if a c_p - or b_{bp} -to-POC coefficient was applied)	Float parameters	Section in the text
Productive layer	Particle size		μm		c_p / b_{bp}	2.8
	Proportion of each phytoplankton size class	%Micro %Nano %Pico	%		$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a] / \text{Temperature} / \text{Salinity}$	2.8
	Particle concentration	b_{bp} c_p	m^{-1}	mg POC m^{-3}	c_p / b_{bp}	2.8
	Chl- <i>a</i> content per particle		pg per particle		$[\text{Chl-}a]$	2.8
Mesopelagic layer	Concentration of large (small) particles	$X_{\text{large (small)}}$	m^{-1}	mg POC m^{-3}	$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a]$	2.4
	Stock of large (small) particles	$iX_{\text{large (small)}} \frac{1000}{z_p + z_i}$	unitless	mg POC m^{-2}	$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a]$	2.6
	Net flux of large (small) particles	$NF X_{\text{large (small)}} \frac{1000}{z_p + z_i}$	day^{-1}	$\text{mg POC m}^{-2} \text{day}^{-1}$	$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a]$	2.6
	Flux of large (small) particles at 1000m	$F_{\text{large (small) 1000m}}$	day^{-1}	$\text{mg POC m}^{-2} \text{day}^{-1}$	c_p converted to <u>attenuance</u>	2.5
	Transfer efficiency		%		$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a]$	2.7
	Relative abundance of large particles	%Spikes	%		$c_p / b_{bp} / [\text{Chl-}a]$	2.4

FIGURE 3.2 – List of variables and symbols used in the study. The list is split in two, depending if they are derived in the productive or mesopelagic layer. For each variable, we indicated the unit, POC-equivalent unit, and the float parameters used to derive it. The last column refers to the section of the manuscript that describes the calculation of the variable.

of [Chl-*a*] (TERRATS et al. 2020).

The C-Rover beam transmissometer (WET Labs, Inc., USA) measures the attenuation of light by particles (c_p in m^{-1}) at 660 nm. The vertical position of the transmissometer causes sinking material to accumulate progressively on the detection window over time, resulting in a sensor drift that consists in a time increasing offset on c_p profiles (BISHOP et WOOD 2009). To correct for sensor drift, the c_p profiles are typically adjusted to a constant b_{bp}/c_p ratio chosen between 0.01 and 0.03 at 1000m. This method is robust when the corrected c_p value does not vary significantly with the choice of the b_{bp}/c_p ratio. While this method is robust at the surface (TERRATS et al. 2020), it is less accurate in the mesopelagic layer where the corrected values changed significantly with the b_{bp}/c_p ratio (see Text 3.1 in [supporting information](#)). Therefore, we adjusted c_p profiles to a b_{bp}/c_p ratio of 0.03 at 1000m and considered reliable only the values in the productive layer (see section 2.3).

We removed the deepest 50m of each profile of [Chl-*a*], b_{bp} , and c_p values, i.e. between 1000 and 950m. Indeed, these data often contained an unrealistic number of spikes or unusually high values caused by particles accumulated during the drift phase, on the top of the float or over the transmissometer window. Most of these accumulated particles were swept off by the vertical movement of the float during the first 50 meters of the float's ascent phase (BRIGGS et al. 2020). We also discarded unrealistic values caused by mesopelagic organisms passing in front of the sensors. We identified these values with the method of HAËNTJENS et al. (2020) based on FDOM profiles.

The SBE 41 CP Conductivity-Temperature-Depth sensor (Sea-bird Scientific, USA) measures the temperature, salinity and the pressure converted to depth. These data were quality controlled following WONG et al. (2022) and converted to density.

The OCR 504 radiometer (Sea-bird Scientific, USA) measures the downwelling irradiance at three wavelengths (380, 412, 490 nm) and of the light available for photosynthesis (Ed(PAR), in $\mu W cm^{-2} nm^{-1}$). We quality-controlled these measurements with the procedure of ORGANELLI et al. (2016).

The oxygen optode 4330 (Aanderaa, Norway) senses the partial pressure of oxygen converted into oxygen concentration and quality controlled following BITTIG et THIERRY (2021) (BITTIG et KÖRTZINGER 2015; BITTIG et al. 2018b).

THE PRODUCTIVE DEPTH (z_p) TO SEPARATE THE PRODUCTIVE AND MESOPELAGIC LAYERS.

The so-called “productive depth” (z_p , in m) delineates the thickness of the surface layer in

which particles are produced by photosynthesis, and is determined as the maximum between the Mixed Layer Depth (MLD, in m) and the euphotic depth (z_{eu} , in m) (BUESSELER et al. 2020) :

$$z_p = \max(MLD, z_{eu}) \quad (3.1)$$

We estimated the Mixed Layer Depth (MLD, in m) with the algorithm of HOLTE et TALLEY (2009) that relies on temperature, salinity, and density profiles. This method provides a more accurate estimate of the MLD in high-latitude waters than threshold and gradient approaches (HOLTE et TALLEY 2009; HOLTE et al. 2017).

The euphotic depth z_{eu} defines the thickness of the sunlit layer that receives enough light for photosynthesis to occur. Following the quality control of ORGANELLI et al. (2016), only 47% of Ed(PAR) profiles reached the quality standards for determining z_{eu} according to its definition :

$$z_{eu} = \frac{-\ln(0.01)}{K_d(PAR)} \quad (3.2)$$

with $K_d(PAR)$ the coefficient of diffuse attenuation in m^{-1} and equals to :

$$K_d(PAR) = \frac{-\partial \ln(E_d(PAR)_{(z)})}{\partial z} \quad (3.3)$$

The other Ed(PAR) profiles failed the quality-control due to perturbations in the light field explained by unstable sky conditions and the passing of atmospheric clouds during the ascending profile (ORGANELLI et al. 2016).

To compute z_{eu} for each profile, we rather used the global bio-optical relationship of (MOREL et al. 2007) that estimates $K_d(490)$ from [Chl-*a*] values :

$$K_d(490)_{(z)} = 0.0166 + 0.08253 [Chl - a]_{(z)}^{0.6259} \quad (3.4)$$

We then converted $K_d(490)$ to $K_d(PAR)$ using a regional relationship obtained by fitting the concurrent $K_d(490)$ and $K_d(PAR)$ values of the quality-controlled radiometric profiles (Figure 3.14 in [supporting information](#)) :

$$K_d(PAR)_{(z)} = 0.002 + 1.032 K_d(490)_{(z)} \quad (r^2 = 0.74) \quad (3.5)$$

Then, we determined z_{eu} from $K_d(PAR)_{(z)}$ such that :

$$\int_0^{Z_{eu}} K_d(PAR)_{(z)} dz = -\ln(0.01) \quad (3.6)$$

CONCENTRATION IN LARGE AND SMALL PARTICLES IN THE MESOPELAGIC LAYER.

The bio-optical measurements serve as proxies for concentration in particulate organic carbon ([POC], in mg m^{-3}). The [POC] can be derived from b_{bp} and c_p values using empirical relationships that vary widely across regions (THOMALLA et al. 2017) and depth layers (CETINIĆ et al. 2012), due to the spatial and vertical changes in particle characteristics (e.g. size, shape, composition). Because no relationships have been reported for the mesopelagic layer in our study area, we refrained from approximating [POC] from a c_p - or b_{bp} -to-[POC] conversion coefficient. Instead, we assessed the pool of particles using the b_{bp} and c_p parameters expressed in m^{-1} , and the pool of chlorophyllous particles using [Chl-*a*] in mg m^{-3} .

From bio-optical measurements in the mesopelagic layer, we distinguished the signal from small and large particles (BRIGGS et al. 2011; BRIGGS et al. 2020). The passing of large particles, representative of the fast-sinking aggregates and fecal pellets larger than $100 \mu\text{m}$ (GARDNER et al. 2000; BRIGGS et al. 2020), caused occasional spikes on the bio-optical profile (Figure 3.3). On the contrary, the small particles representing the slow-sinking or suspended particles correspond to the unspiked signal. To separate both signals, we first applied to each profile a minimum- and a maximum-moving filter with a window size adapted to the vertical resolution, i.e. to 3, 7, and 11 points for profiles at 10, 2.5, and 1-meter vertical resolution, respectively (BRIGGS et al. 2011; BRIGGS et al. 2020). We obtained a baseline and a residual signal (Figure 3.3a). The baseline represents most of the signal from small particles, and also includes sensor drift in case of c_p profiles. The residuals represent the signal from the large particles plus a “spike blank” estimated following (BRIGGS et al. 2020), which equaled $1.2 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$, $4.6 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-1}$, and $1.5 \cdot 10^{-2} \text{ mg m}^{-3}$ for b_{bp} , c_p and [Chl-*a*], respectively (Figure 3.3b). The residuals higher than the spike blank value represent the signal from large particles (X large, with X the bio-optical parameter) (Figure 3.3b). The residuals lower than the spike blank value were added to the baseline to form the total signal from small particles (X small, with X the bio-optical parameter) (Figure 3.3c).

The X small signal is proportional to [POC] from small particles, and X large to [POC] from large particles provided that the vertical resolution of the profile equaled 1 m (BRIGGS et al. 2020). We extended the exploration of large particles to all profiles by deriving the percentage of spikes (%Spikes, in %), which is a proxy for the relative abundance of large particles (REMBAUVILLE et al. 2017). The spike percentage equaled the number of spikes divided by the number of measurements within the entire mesopelagic layer (Figure 3.3c), and accounted for differences

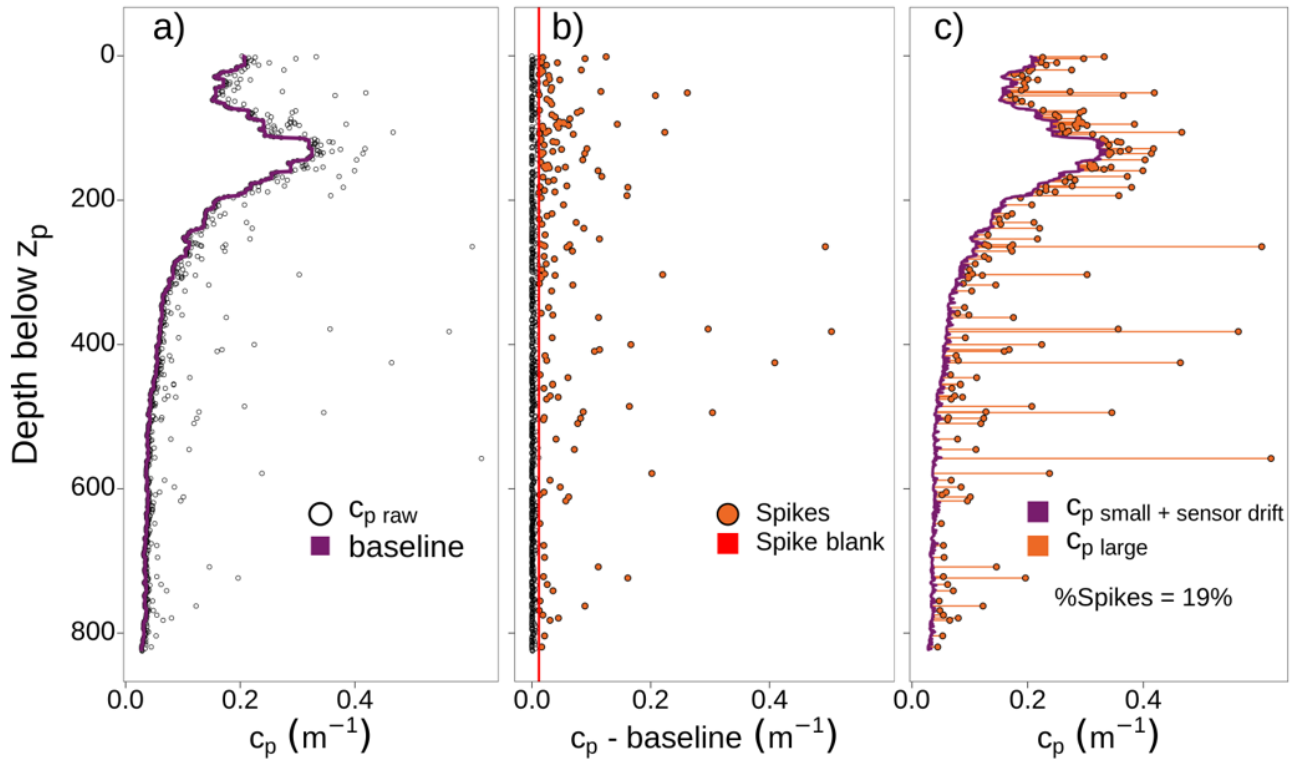


FIGURE 3.3 – Partitioning of a c_p profile into signal due to small and large particles. Profile (a) shows the raw measurements in the mesopelagic layer (i.e. depth below z_p computed from Equation 3.1 overlaid by the baseline (purple) obtained after applying the min- and max-moving filter. The residuals from the filter are the spike heights. (b) Identification of the spikes superior to the spike blank value (red line) and which correspond to large particles (orange points). (c) The resulting signal from large (spike heights in orange) and small (purple line) particles. The percentage of spikes equals 19%. Note that the c_p signal from small particles also includes sensor drift.

in vertical resolution. The spike percentage is thus inter-comparable between profiles.

PARTICLE FLUXES AT 1000M ($F_{\text{LARGE 1000M}}$ AND $F_{\text{SMALL 1000M}}$)

When the transmissometer is vertically oriented, the detection window acts as an Optical Sediment Trap (OST) on which sinking material settles overtime when the float is parked at 1000m (BISHOP et WOOD 2009). The accumulation of particles leads to an increase in c_p values (Figure 3.4), and the time derivative of this increase is a proxy for the particle flux (ESTAPA et al. 2017).

To derive the particle flux as in ESTAPA et al. (2017), we first converted c_p to attenuation (unitless) by multiplying c_p by the OST pathlength of 0.25 m. Then, we cleared the attenuation time series of any signal that could bias the flux estimates, such as the presence of active swimmers in the 0.25 m of the transmissometer pathlength (details given in Text 3.2 in [supporting information](#)). Finally, we detected the flux of small and large particles ($F_{\text{small 1000m}}$ and $F_{\text{large 1000m}}$ respectively) based on the temporal variation in attenuation.

The large-particle flux, also called the discontinuous flux, is revealed by sudden and distinct jumps in attenuation due to episodic deposits of large particles (see white arrows on Figure 3.4). Contrary to ESTAPA et al. (2017), we identified these jumps with a K-nearest neighbors (KNN) algorithm (see Text 3.3 and 3.4). The KNN algorithm is a supervised method that solves classification problems, such as the detection of jump events among an increasing attenuation signal. We then calculated the flux of large particles by dividing the total amplitude of jumps by the duration of the drift phase. Conversely, segments of continuous and slight increase in attenuation correspond to the regular settling of small particles. We assembled these segments into one and fitted the continuously increasing values with a linear regression with slope corresponding to the small-particle flux (purple points and orange line on Figure 3.4).

Fluxes derived from attenuation are in units of day^{-1} and equivalent to $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ if the attenuation-to-POC relationship of ESTAPA et al. (2017) was applied :

$$POC \text{ flux } (\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}) = \frac{\text{Attenuance flux } (\text{day}^{-1}) - 1 \times 10^{-3}}{3 \times 10^{-4}} \quad (3.7)$$

Because this relationship was determined in the Sargasso Sea, it might not be valid in other basins given the diversity of mesopelagic particles across locations (DURKIN et al. 2021). Since it is the only attenuation-to-POC relationship presently available, we used it to provide a broad estimate of particle fluxes in units of $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, but we limited the discussion of the manuscript to flux values in “attenuance flux”, i.e. in day^{-1} .

NET PARTICLE FLUX IN THE MESOPELAGIC LAYER ($NF X_{large (or small) z_p+z_i}$)

We estimated fluxes of particles in the mesopelagic layer using the bio-optical profiles. First, we derived depth-integrated stocks of large and small particles by integrating X_{large} and X_{small} over progressively deeper layers from $z_p + z_i$ to 1000m, with z_i ranging from 0 to 800m :

$$iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000} (unitless) = \int_{Z=z_p+z_i}^{1000} X_{large (or small)_z} dz \quad (3.8)$$

The time series of stocks showed pulses of particles that correspond to a pronounced increase in $iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}$ over time (Figure 3.5a). We delimited each pulse between a local minimum to the seasonal maximum in $iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}$ of each depth layer (Figure 3.5a). The increasing $iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}$ is principally due to influx of particles in the depth layer $z_p + z_i$ to 1000m, and can be used to derive the net flux during the pulse (DALL'OLMO et MORK 2014). Assuming mesoscale homogeneity, no lateral transport of particles and a negligible particle flux at 1000m, DALL'OLMO et MORK (2014) estimated the net particle flux at depth $z_p + z_i$ from the time rate of change in $iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}$ during a pulse :

$$NF X_{large (or small) z_p+z_i} (day^{-1}) = \frac{\partial iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}}{\partial t} \quad (3.9)$$

As in DALL'OLMO et MORK (2014), we calculated $NF X_{large (or small) z_p+z_i}$ using a linear least-square regression forced through the starting point of the pulse (Figure 3.5a). Our OST measurements indicated significant particle fluxes at 1000m, particularly for large particles (Figure 3.5b). These high values showed that it is critical to account for the flux at 1000m to address the net flux of large particles, while it appears less essential for the net flux of small particles (see Text 3.5 in [supporting information](#)). We therefore modified Equation 3.9 to account for non-zero particle fluxes at 1000m as follows :

$$NF X_{large (or small) z_p+z_i} (day^{-1}) = \frac{\partial iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}}{\partial t} + F_{large (or small) 1000m} \quad (3.10)$$

where $F_{large (or small) 1000m}$ is the average of $F_{large (or small) 1000m}$ over the duration of the pulse.

This formulation finally combines the methods of DALL'OLMO et MORK (2014) based on float profiles and ESTAPA et al. (2013) based on OST measurements at 1000m. We used Equation 3.12 to derive the net flux of large and small particles from c_p and b_{bp} profiles respectively (see Text 3.6 in [supporting information](#) for more theoretical and practical details on the method).

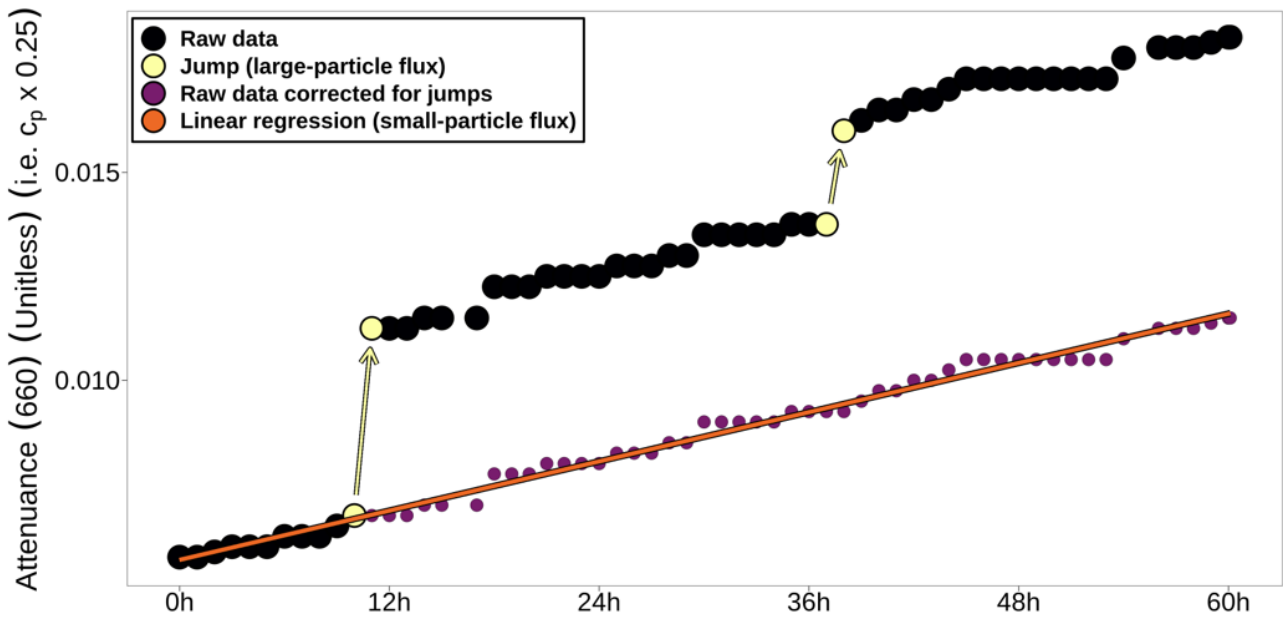


FIGURE 3.4 – Estimation of the large- and small-particle fluxes at 1000m. Raw attenuation is in black. The white arrows are the jumps corresponding to the deposit of large particles. Purple points are the raw attenuation corrected for the jumps and used to derive the small-particle flux with a linear regression (orange line).

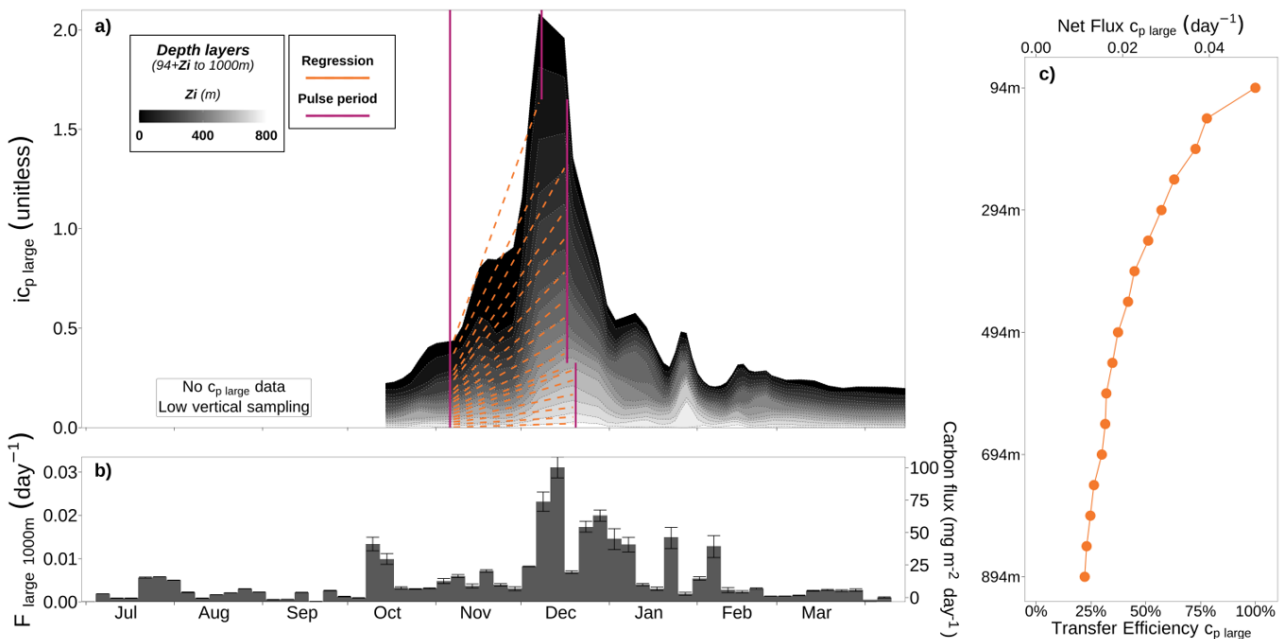


FIGURE 3.5 – Processing of a pulse of large particles in the mesopelagic layer (mean $z_p = 94 \pm 27$ m). Panel a) shows the time series of $i_{c_p large}^{1000}_{94+z_i}$ for progressively deeper layers in the mesopelagic zone. Purple vertical lines delineate the pulse of large particles in each depth layer. Orange lines are regression lines that correspond to the time rate of change in $i_{c_p large}^{1000}_{94+z_i}$. Panel b) shows the time series of $F_{large 1000m}$ derived from OST. Panel c) indicates the transfer efficiency of large particles in the mesopelagic layer.

Additionally, we addressed the flux of chlorophyllous particles using [Chl-*a*] profiles and assuming a negligible flux of chlorophyllous particles at 1000m (more details in Text 3.6 in [supporting information](#)).

We finally computed the transfer efficiency of the particle flux at depth $z_p + z_i$ as the ratio $NF X_{large (or\ small)\ z_p+z_i} / NF X_{large (or\ small)\ z_p}$ (Figure 3.5c, BUESSELER et BOYD (2009)), where $NF X_{large (or\ small)\ z_p}$ corresponds to the net export flux of large (small) particles.

Pulses of large particles

Pulses of large particles were events lasting 32 ± 19 days on average during which $iX_{large\ z_p+z_i}^{1000}$ sharply increased with time. We kept the pulses that have been tracked by floats within a quasi-lagrangian framework evidenced by the strong similarity between successive temperature and salinity profiles (Figure 3.25 in [supporting information](#)). Thus, we could safely assume that the dynamics of pulses were quasi one-dimensional and well described by vertical profiles. Furthermore, we ruled out the effect of the mixed layer pump (LACOUR et al. 2019) by constraining the pulse events to a period of relatively stable MLD, where the standard deviation of MLD is lower than 35m. We also discarded the pulses with a located increase in net flux with depth, which could be attributed to the injection of particles by the vertically-migrant zooplankton (BUESSELER et BOYD 2009) or by eddy-subduction pump (LLORT et al. 2018). In total, we kept 17 pulses of large particles captured with c_p profiles, and 14 pulses of large chlorophyllous particles detected with [Chl-*a*] profiles.

Pulses of small particles

We also characterized the small-particle pulses to provide a complete overview of the particle flux. Pulses of small slow-sinking particles were much longer in time, and require a multi-month lagrangian tracking that could not be achieved by individual floats in our study area. We therefore assessed small particle pulses with the monthly climatology of $iX_{small\ z_p+z_i}^{1000}$ in the different environments of the Southern Ocean (example on Figure 3.19 in [supporting information](#)), on which we derived $NF X_{small\ z_p+z_i}$ with Equation 3.10 and the transfer efficiency as the ratio $NF X_{small\ z_p+z_i} / NF X_{small\ z_p}$ (BUESSELER et BOYD 2009).

DERIVED VARIABLES IN THE PRODUCTIVE LAYER

In the productive layer, the main phytoplankton groups can be potentially differentiated by their optical properties given their wide variety in size, shape, and cell components. As a result, the optical measurements from BGC-Argo floats can help characterizing the phytoplankton community, like identifying the dominant phytoplankton group within a bloom (e.g. CETINIĆ et al. (2015) for diatoms, TERRATS et al. (2020) for coccolithophores). Here, we used the

bio-optical variables (i.e. c_p , b_{bp} , [Chl-*a*]) together with physico-chemical ones to estimate the proportion of each phytoplankton size class in the phytoplanktonic carbon pool. Estimations were done according to REMBAUVILLE et al. (2017) using a Partial Least Square Regression trained and validated with data acquired in the Indian sector of the Southern Ocean, our study area. In this study, we reported only proportions in micro- and nano-phytoplankton (%Micro and %Nano, in %) as these groups dominated the phytoplanktonic community in this study (%Pico was always below 15%).

The bulk concentration of particles in the productive layer was obtained by smoothing the bio-optical profiles with a median and mean moving filter (BRIGGS et al. 2011). We estimated the corresponding carbon concentration by converting b_{bp} into [POC] with the relationship of REMBAUVILLE et al. (2017) determined from samples in the Indian sector of the Southern Ocean (i.e. $[POC] = 3963.45 b_{bp} - 0.6$, $r^2 = 0.9$). We also characterized the particles in terms of size (in μm) and Chl-*a*-content (in pg) using the high-vertical resolution measurements of c_p and [Chl-*a*] in the productive layer, respectively (BRIGGS et al. 2013).

Concentrations in macronutrients, such as nitrate ($[\text{NO}_3^-]$, in $\mu\text{mol kg}^{-1}$) and silicate ($[\text{Si}(\text{OH})_4]$, in $\mu\text{mol kg}^{-1}$), were derived using the CANYON-B neural network (SAUZÈDE et al. 2017; BITTIG et al. 2018a) based on hydrological and oxygen data. The global accuracy of $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ and $[\text{NO}_3^-]$ is $2.3 \mu\text{mol kg}^{-1}$ and $0.68 \mu\text{mol kg}^{-1}$, respectively (BITTIG et al. 2018b).

DELIMITATION OF SOUTHERN OCEAN ZONES

We split the Southern Ocean into different zones delineated by fronts and the seasonal presence of sea ice (Figure 3.6). We used float temperature and satellite sea-ice coverage to delineate the following zones from north to south (GRAY et al. 2018) : the Sub-Tropical Zone (STZ), Sub-Antarctic Zone (SAZ), Polar Frontal Zone (PFZ), Antarctic-Southern Zone (ASZ), and the Seasonal-Ice Zone (SIZ). The STZ and SAZ were separated by the Sub-Tropical Front (STF), SAZ and PFZ by the Sub-Antarctic Front (SAF), PFZ and ASZ by the Polar Front (PF), and the ASZ and SIZ by a limit of 15% of sea-ice coverage in September (GRAY et al. 2018).

These five zones were mainly composed of iron-limited HNLC waters. Nevertheless, they also host areas with a natural input in iron that soars the production of particles and potentially impacts the resulting fluxes. This is the case of the zone East of the Kerguelen Plateau (BLAIN et al. 2007) that we delineated with high [Chl-*a*] values at the surface, typically above 0.75 mg m^{-3} on the spring-summer climatology of satellite [Chl-*a*] (Figure 3.6).

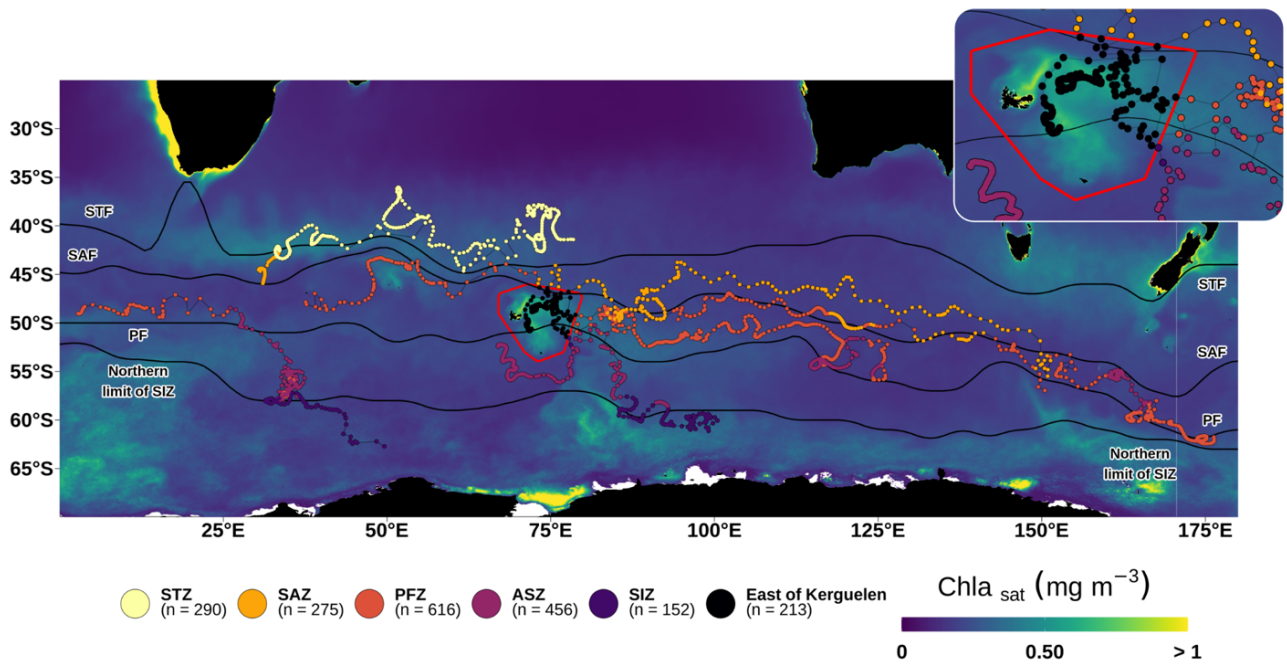


FIGURE 3.6 – Sampling of the Southern Ocean by the seven floats. The dots indicate the position of profiles. The colors refer to the various zones. The black lines represent the different zone delimiters located with GRAY et al. (2018)’s criteria applied on climatologies of temperature (GUINEHUT et al. 2012; MULET et al. 2012) and September sea-ice coverage (REYNOLDS et al. 2007). The boundaries of the zone called “East of Kerguelen” are drawn in red and detailed in the top right insert. The background map is the spring-summer climatology (2015-2019) of satellite [Chl-*a*].

RESULTS AND DISCUSSION

The seven floats operated in the Indian sector of the Southern Ocean from 2014 to 2019 (Figure 3.6). The floats drifted eastward along the Antarctic Circumpolar Current, except for two floats that drifted southward and reached the southernmost zone, the SIZ. All floats acquired sufficient data throughout the study area to capture regional and seasonal dynamics of particles from the productive layer to 1000m depth.

REGIONAL AND SEASONAL DYNAMICS OF PARTICLES FROM THE PRODUCTIVE LAYER TO 1000M DEPTH.

In the productive layer.

Particle concentration (b_{bp}) and phytoplankton biomass ($[Chl-a]$) show clear seasonal variations in the productive layer (Figure 3.7g-l). The b_{bp} and $[Chl-a]$ values started increasing in early spring and peaked during the productive season, which corresponds to the spring and summer (Figure 3.7g-l). This seasonal production of particles was initiated by the shallowing of MLD which increased the light exposure in the productive layer (Figure 3.20 in supporting information). These conditions promoted phytoplankton growth in the productive layer that has been replenished with nutrients following deep convection in the preceding winter (ARDYNA et al. 2017). The period following the maxima in bio-optical values corresponded to a rapid decline in $[Chl-a]$ while b_{bp} remained elevated, leading to a higher bulk $b_{bp}/[Chl-a]$ ratio of suspended particles. These particles in summer may correspond to less-chlorophyllous phytoplankton cells (CETINIĆ et al. 2015; TERRATS et al. 2020) or non-algal particles such as detritus (BELLACICCO et al. 2019).

Distinct seasonal cycles of b_{bp} and $[Chl-a]$ were found in SIZ and East of Kerguelen, where the accumulation of particles soared in spring and led to the most abrupt rise in $[Chl-a]$ and b_{bp} (Figure 3.7k-l). East of Kerguelen, the b_{bp} and $[Chl-a]$ maxima were more than twice as high as typical maxima for HNLC zones. In SIZ, b_{bp} and $[Chl-a]$ maxima were similar to other HNLC zones, but b_{bp} remained at its maximum value over four months after the bloom apex. These distinctive characteristics suggest that additional processes were involved in the dynamic of particle accumulation in SIZ and East of Kerguelen.

Sharp elevations of the sea floor characterize the zone East of Kerguelen, as evidenced by the presence of an island and oceanic plateau. These bathymetric features are responsible for the supply of iron in the productive layer through the lateral advection of coastal waters or the entrainment of sedimentary material by deep mixing events (BOWIE et al. 2015; D'OVIDIO

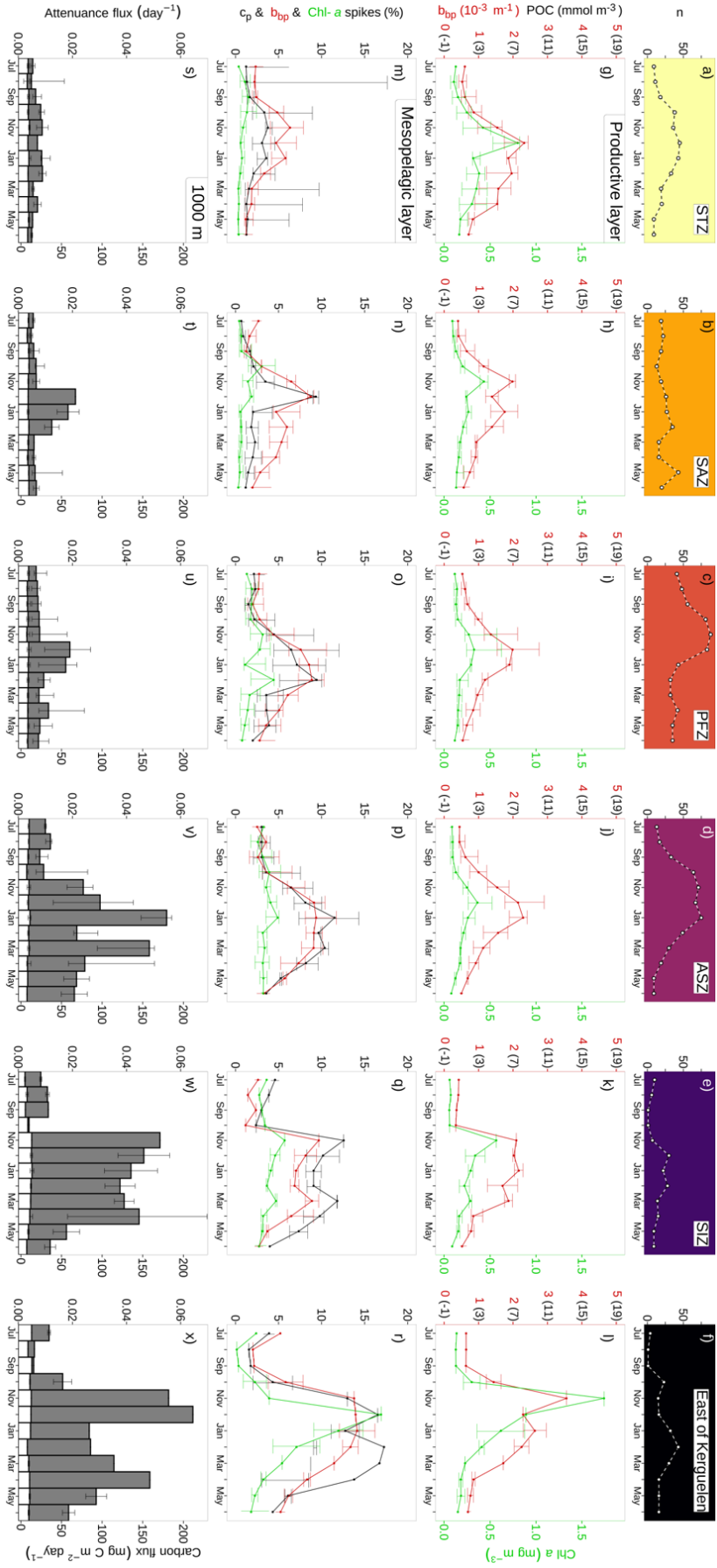


FIGURE 3.7 – Regional and seasonal dynamics of particles from the productive layer to 1000m depth. For each zone, a-f) number of particles per month; monthly averages of g-l) [Chl- a] (green) and b_{bp} (red) in the productive layer; m-r) relative abundances of large particles (i.e. spikes) in the mesopelagic layer derived from b_{bp} (red), c_p (black), and [Chl- a] (green); s-x) flux of large (gray bars) and small (white bars) particles at 1000m.

et al. 2015). This iron input markedly amplifies the division rate of phytoplankton, creating a decoupling between the phytoplankton growth and zooplankton grazing that may still be overwintering at depth (CARLOTTI et al. 2015; LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015). These conditions lead to the massive spring bloom observed East of Kerguelen (BLAIN et al. 2007). This zone thus represents a natural laboratory to study the impact of iron on the functioning of plankton communities and the resulting particle flux.

One main feature of the SIZ is the seasonal presence of sea-ice that plays a pivotal role in phytoplankton growth. Sea-ice melting releases iron that has been extracted from seawater during freezing or deposited from atmospheric dust (LANCELOT et al. 2009; PERSON et al. 2021). Sea-ice melting also releases freshwater that causes a haline stratification of the water column and exposes the productive layer to intense sunlight (Figure 3.21 in [supporting information](#)). These conditions stimulate phytoplankton growth promptly while the grazing rate lags behind (ROHR et al. 2017; BRIGGS et al. 2018; PERSON et al. 2021), explaining the abrupt rise in b_{bp} and [Chl-*a*] in spring. Sea-ice melting continues in summer and sustains an intense production of particles associated with late phytoplankton blooms (SABU et al. 2014; BEHERA et al. 2020), consistent with elevated b_{bp} observed until the end of summer.

In the mesopelagic layer.

Part of the particles in the productive layer are exported in the form of large, fast-sinking particles. We addressed the dynamics of these large particles with the %Spikes, which is a proxy for the abundance of large particles in the mesopelagic layer (BRIGGS et al. 2011; REMBAUVILLE et al. 2017). The %Spikes estimated from b_{bp} and c_p measurements were similar ($r = 0.90$). For conciseness, we discuss only the %Spikes from c_p measurements, noted %Spikes c_p .

Consistent with the seasonal production of particles, the abundance of large particles in the mesopelagic layer increased seasonally and peaked during the productive season (Figure 3.7m-r). In HNLC zones, the peaks in %Spikes c_p showed a latitudinal gradient in their magnitude, with a higher abundance of large particles South of the Polar Front (i.e. ASZ and SIZ). The %Spikes c_p South of the Polar Front averaged $9 \pm 3\%$ during the productive season, while it averaged $4 \pm 2\%$ North of the Polar Front (i.e. STZ, SAZ, PFZ) and decreased rapidly in Summer. East of Kerguelen, %Spikes c_p remained elevated during the productive season as for South of the Polar Front, except that it reached higher levels amounting to $13 \pm 5\%$. These observations suggest the establishment of a strong and persistent flux of large particles South of the Polar Front and East of Kerguelen, while the flux North of the Polar Front appears to be lower and of shorter duration.

Using [Chl-*a*] measurements, we computed the %Spikes [Chl-*a*] as a proxy for the abundance of

fresh phytoplankton aggregates in the mesopelagic layer. In HNLC zones, the %Spikes [Chl_a] during the productive season were characterized by low levels with $3 \pm 1\%$ South of the Polar Front, and $1 \pm 1\%$ North of the Polar Front. This is consistent with the identification of trap-collected particles in HNLC zones, which showed that most of the flux is carried by fecal material (EBERSBACH et al. 2011; CAVAN et al. 2015; CAVAN et al. 2017) and not phytoplankton aggregates. East of Kerguelen, the %Spikes [Chl-*a*] rised up to 17% in spring then decreased rapidly down to 7% in summer, indicating a transition in the nature of the large particles from fresh algal aggregates in spring to fecal pellets in summer, as reported by identifications of trap-collected particles (EBERSBACH et TRULL 2008; LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015; REMBAUVILLE et al. 2016a).

At 1000m depth.

At 1000m, OST sensors captured the flux of particles exiting the mesopelagic layer. In HNLC zones, the main feature is a latitudinal gradient in the seasonality and magnitude of the particle flux (Figure 3.7s-w). In the northernmost zone STZ, a negligible quantity of particles originating from the phytoplankton bloom reached 1000m, as illustrated by the absence of seasonal variation and the low flux during the productive season ($0.008 \pm 0.001 \text{ day}^{-1} \mid 23 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, which is the sum of large- and small-particle fluxes). Further south, in SAZ and PFZ zones, the particle flux varied seasonally with higher values during the productive season ($0.012 \pm 0.005 \text{ day}^{-1} \mid 37 \pm 13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). South of the Polar Front, i.e. in ASZ and SIZ, the particle flux was highest with $0.034 \pm 0.016 \text{ day}^{-1}$ ($110 \pm 50 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) during the productive season. In ASZ, the particle flux gradually increased in spring until it reached its highest value close to 0.055 day^{-1} ($180 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) in summer. In SIZ, the particle flux peaked abruptly in November and remained around 0.052 day^{-1} ($170 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) until the end of April.

East of Kerguelen, the particle flux varied seasonally and peaked twice (Figure 3.7x). In spring, the flux sharply increased in November, similar to the particle concentration in the productive layer and the abundance of large particles in the mesopelagic layer. This simultaneous increase within the different depth layers suggests that the spring bloom led to a rapid and intense flux of large particles. At 1000 m, this flux in spring represented a significant part of the annual flux (40%). Similar to these observations, REMBAUVILLE et al. (2016a) found that the carbon flux in December and January constitute 40% of the annual flux above the Kerguelen Plateau. In summer, the particle flux rose again and peaked in April (Figure 3.7x), following the depletion of particles in the productive and mesopelagic layers. As suggested by the fall dump hypothesis (KEMP et al. 2000), this intense flux in April correspond to the sedimentation of large particles retained in surface during the strong summer stratification, and exported in the mesopelagic layer when deeper mixing broke down stratification. This hypothesis is supported here by

the deepening in the MLD from 55 m in March to 86 m in April (Figure 3.20 in [supporting information](#)).

The flux of large particles showed clear seasonal and latitudinal variation and represented 78% of the flux of total particles. On the contrary, the flux of small particles was relatively constant and low through season and latitude, representing 22% of the total-particle flux. Our observations confirm that the large particles are the main vector of carbon transport and potentially of sequestration in the Southern Ocean, consistent with ship-based and sediment trap observations (LAURENCEAU-CORNEC et al. 2015; CAVAN et al. 2015; CAVAN et al. 2017). Our results thus show that carbon sequestration mainly occurred via the gravitational sinking of phytoplankton aggregates and fecal pellets originating from phytoplankton blooms.

EXPORT AND TRANSFER EFFICIENCY OF LARGE PARTICLES IN THE MESOPELAGIC LAYER.

In HNLC zones, a clear southward increase in the large-particle flux at 1000 m was observed while the particle concentration in the productive layer was similar between zones (Figure 3.7). This contrast was further evidenced by the southward increase in the ratio of the large-particle flux at 1000 m over the b_{bp} values in the productive layer (Figure 3.22 in [supporting information](#)). These results indicate that the variations in the flux were not principally related to the particle concentration and its variation in the productive layer. On the contrary, it appears that a larger proportion of particles produced in the surface reached 1000m in the zones South of the Polar Front, suggesting a higher export and/or transfer efficiency of large particles.

The high vertical and temporal resolution of the float profiles allowed the determination of the net export and transfer efficiency associated with the 17 pulses of large particles. For HNLC areas, we compared zones North and South of the Polar Front to determine if the export or transfer efficiency (or both) caused the southward increase in the flux at 1000m. The net export flux North and South of the Polar Front was similar, averaging $0.037 \pm 0.023 \text{ day}^{-1}$ and $0.045 \pm 0.013 \text{ day}^{-1}$, respectively. On the contrary, the transfer efficiency was three times higher South of the Polar Front, with 57% of the exported flux reaching the deepest layer of the mesopelagic layer (i.e. $z_p+800\text{m}$ to 1000m), compared to 17% North of the Polar Front (Figure 3.8). This observation indicates that a higher proportion of large particles escaped degradation in the mesopelagic layer South of the Polar Front. These observations are in line with thorium measurements of POC flux and transfer efficiency by PUIGCORBE et al. (2017). The authors reported similar export flux North and South of the Polar Front, while transfer efficiencies at 400m were threefold higher in waters South of the Polar Front (Table 3 in PUIGCORBE et al. (2017)). The Polar Front thus clearly delimits zones with distinct mesopelagic transfer efficiency and deep POC flux.

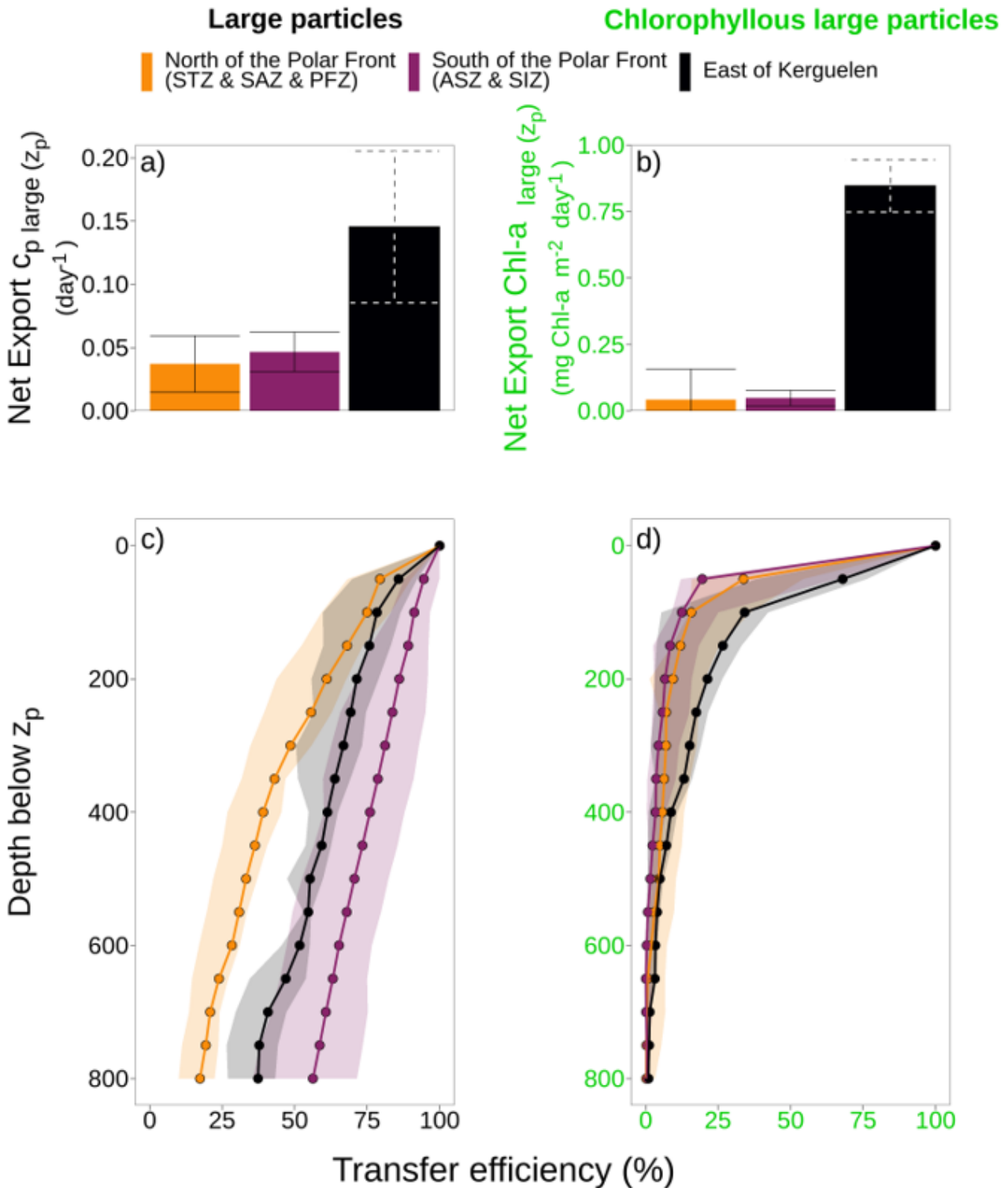


FIGURE 3.8 – The downward transport of large-particles during the pulses. The net export flux and transfer efficiency of large-particles (a, c) and chlorophyllous particles (b, d) in the mesopelagic layer. Colour indicates the zone. Median values are represented by bar height (a,b) or dots (c, d) with error bars (a, b) and ribbons (c, d) representing the 15 and 85th quantiles.

We then investigated the causes of this contrast in transfer efficiency. Differences in transfer efficiency result, to first order, from a balance between the degradation rate and sinking speed of particles in the mesopelagic layer. Some degradation processes are temperature-dependent and their magnitude can be predicted from temperature measurements (MARSAY et al. 2015; KHEIREDDINE et al. 2020). For the large-particle pulses observed here, temperature in the mesopelagic was lower by $3 \pm 1^\circ\text{C}$ on average in zones South of the Polar Front (Figure 3.23 in supporting information), which corresponds to an increase of 41% in the transfer efficiency (see Text 3.7 in supporting information for further details on the calculation). This is insufficient to explain the three-fold increase in transfer efficiency South of the Polar Front, and suggests that other processes come into play.

Fragmentation of large into small particles is another degradation process which is responsible for about half of the attenuation of large-particle flux (BRIGGS et al. 2020). The study of (BRIGGS et al. 2020) explored 34 pulses to quantify the transfer of mass from large to small particles during their sinking in the mesopelagic layer. In the Southern Ocean, they noted the high variability in the fragmentation rate that contributed between 30% and 72% to flux attenuation. Using their results (table S2 in BRIGGS et al. (2020)), we assessed differences in the fragmentation rates between zones North and South of the Polar Front. These data indicated that fragmentation was responsible for 36% of the flux attenuation North of the Polar Front (Figure 3.24 in supporting information). South of the Polar Front, fragmentation was relatively more important and contributed to 55%. This result goes counter our observations and proposes that the higher transfer efficiency South of the Polar Front was not the result of a lower fragmentation of large-particles.

A faster sinking speed shortens the residence time of particles in the mesopelagic layer where they are exposed to degradation processes, thus increasing their transfer efficiency. The sinking speed of particles primarily depends on their size. Laboratory-based studies indicate that the typical sinking speed of small particles varies between $0.1\text{--}10 \text{ m day}^{-1}$ for individual phytoplankton cells (WAITE et al. 1997; HUISMAN et SOMMEIJER 2002), whereas it exceeds 100 m day^{-1} for large particles such as phytoplankton aggregates and fecal pellets (IVERSEN et PLOUG 2013). In situ particle size measurements have thus been used as indicators of particle sinking speed (GUIDI et al. 2008; IVERSEN et al. 2010; OMAND et al. 2020; CAEL et al. 2021). We derived an optical proxy for the average size of large particles in the mesopelagic by averaging the heights of mesopelagic c_p spikes (BRIGGS et al. 2013; MCKENZIE et al. 2020). South of the Polar Front, the average spike height equaled $0.0040 \pm 0.0005 \text{ m}^{-1}$, as compared to $0.0018 \pm 0.0006 \text{ m}^{-1}$ North of the Polar Front (Figure 3.25 in supporting information). These results show that phytoplankton aggregates and fecal pellets are significantly larger in the mesopelagic layer South of the Polar Front, which condition their higher sinking speed and transfer efficiency.

East of Kerguelen, most of large-particle pulses were sampled in November (Figure 3.26 in [supporting information](#)), so our results on Figure 3.8 mainly represent spring conditions. The net export flux equaled 0.135 day^{-1} and was three times higher than in HNLC waters (0.037 and 0.045 day^{-1} for North and South of the Polar Front, respectively). This is qualitatively consistent with ship-based observations of a two-fold higher export flux of POC in the iron-fertilized area in spring as compared to export flux in HNLC waters (PLANCHON et al. 2015). The transfer efficiency of large-particle flux East of Kerguelen was 41%, intermediate between transfer efficiencies in zones North and South of the Polar Front (17% and 57%, respectively). However, the size of large particles, the water temperature, and the attenuation due to fragmentation were similar to zones South of the Polar Front (Figures 3.23, 3.25, and 3.24 in [supporting information](#), respectively), suggesting other influences on transfer efficiency such as the lability and composition of the sinking particles.

The hypothesis that transfer efficiency decreases with the lability of particles has been advanced in multiple studies (e.g. HENSON et al. (2012), MARSAY et al. (2015), ROSENGARD et al. (2015) et STUKEL et al. (2018)). Fresh particles that have been slightly recycled by heterotrophic organisms contain an important fraction of labile material that is prone to rapid remineralization in the mesopelagic layer. East of Kerguelen, large particles were rich in Chl-a as illustrated by the high export of chlorophyllous aggregates ($0.48 \text{ mg Chl-a m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) (Figure 3.8b) and transfer efficiency superior to 10% in the first 350m of the mesopelagic layer (Figure 3.8d), indicating that some aggregates still remained chlorophyllous while sinking through the upper mesopelagic layer. These results, in line with in situ observations of mesopelagic phyto-aggregates in this zone (JOUANDET et al. 2014; REMBAUVILLE et al. 2016a), reflect the freshness of the exported large particles. Conversely, observations in HNLC waters indicated that large particles were essentially non-chlorophyllous as evidenced by the low export and rapid attenuation of chlorophyllous aggregates in the mesopelagic layer (Figure 3.8b and d), suggesting the predominance of recycled material such as fecal pellets in the mesopelagic layer of HNLC zones, as reported by ship-based measurements (CAVAN et al. 2015; CAVAN et al. 2017). This distinction in the freshness of particles was also observed during the pulses of small particles (Figure 3.27 in [supporting information](#)). These results suggest that the lower transfer efficiency East of Kerguelen compared to South of the Polar Front may result from the important fraction of labile material that constitutes the large-particle flux.

Another factor is the mineral content of particles. Minerals, such as Si, enhance the transfer efficiency by increasing the density and sinking rate of particles (ARMSTRONG et al. 2002). Si-ballasted particles tend to sink faster than non-ballasted particles and are more efficiently transferred to depth (TRÉGUER et al. 2018). For example, copepod fecal pellets produced from a diatom diet sink faster and withstand microbial breakdown better (PLOUG et al. 2008). Even more, the silicification of diatom cells directly impacts the cell density that in turn modify the

sinking rate by a factor of two to seven (BAINES et al. 2010 ; TRÉGUER et al. 2018). Studies have demonstrated that silicification of diatom cells increased with iron limitation (TAKEDA 1998), suggesting that the cells are heavily silicified in HNLC waters compared to iron-fertilized areas. This has been confirmed in the Southern Ocean where the particulate biomass is composed of a greater proportion of heavy silicified particles in HNLC waters, as compared to iron fertilized sites East of Kerguelen (REMBAUVILLE et al. 2018) and North of Crozet Islands (SALTER et al. 2012). Thus, the heavy silicification of diatom cells in the HNLC waters South of the Polar Front might also contribute to the higher transfer efficiency compared to East of Kerguelen.

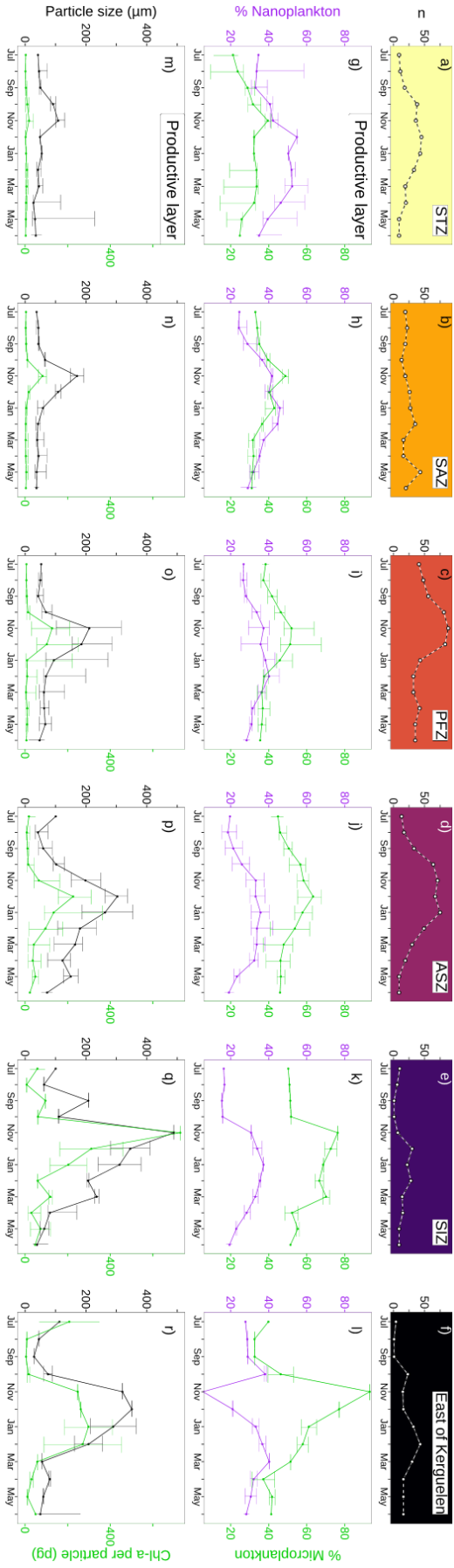


FIGURE 3.9 – Regional and seasonal variations of metrics characteristic of the size of phytoplankton and particles in the productive layer. For each zone, a-f) the number of profiles per month ; monthly climatologies in the productive layer of g-l) the proportions of Nano- (purple) and Micro-plankton (green) ; m-r) the size (black) and [Chl-*a*]-content (green) of large-particles.

PREDICTING LARGE-PARTICLE FLUX FROM SURFACE VARIABLES.

Surface drivers of the gravitational pump.

Float data provided insights into surface drivers of the gravitational pump by capturing the nature of particles in the productive layer (BRIGGS et al. 2013) and the size-structure of the phytoplankton community (REMBAUVILLE et al. 2017). In the HNLC waters South of the Polar Front, the micro-phytoplankton comprised $58 \pm 5\%$ of the phytoplankton community during the productive season (Figure 3.9j-k), with the large contribution from diatoms as confirmed by ship-based studies (TRULL et al. 2001; DEPPELER et DAVIDSON 2017; VILJOEN et al. 2018) and float-based observations of heavy SiOH₄ consumption (Figure 3.28 in supporting information). The domination of diatoms was associated with the production of the largest particles (Figure 3.9p-q) that potentially sink fast in the mesopelagic layer. This formation of large particles can also be linked to grazing by large zooplankton species, such as salps, krill, and large copepods that feed on diatom populations South of the Polar Front and produce large fecal-pellets sinking at several hundreds of meters per day (PUIGCORBE et al. 2017; CAVAN et al. 2019; PAULI et al. 2021).

North of the Polar Front, the proportion of nano-phytoplankton increased equatorward and becomes predominant year-round in the STZ (Figure 3.9g-i). The phytoplankton community comprises, besides diatoms, greater contributions of smaller phytoplankton groups including coccolithophores, other prymnesiophytes and flagellates (TRULL et al. 2001; DEPPELER et DAVIDSON 2017; VILJOEN et al. 2018), which result in the formation of smaller particles in the productive layer (Figure 3.9m-o). These results thus indicate that the Polar Front marks a substantial change in the composition of the phytoplankton community and in the nature of particles produced at the surface.

East of Kerguelen, the micro-phytoplankton outcompete other phytoplankton size classes during the productive season as illustrated by %Micro values of $57 \pm 5\%$ (Figure 3.9l). This is consistent with ship-based studies identifying diatoms as the main bloom-formers in response to natural iron fertilization in this area (ARMAND et al. 2008; LASBLEIZ et al. 2016; BLAIN et al. 2021).

These results indicated that the zones with a high magnitude and transfer efficiency of the large-particle flux were characterized by a clear predominance of micro-phytoplankton, such as South of the Polar Front. This agrees with regional studies suggesting that the more micro-phytoplankton are present in the productive layer, the higher the probability for the formation of large and fast-sinking particles (MOUW et al. 2016; WIEDMANN et al. 2020). Our study thus confirmed the strong link between the gravitational pump and the size parameters of the plankton ecosystem structure in the Southern Ocean, which opened perspectives for setting up

models to estimate the flux at 1000m from surface predictors.

Models for predicting large-particle flux at 1000 m.

We set up two models to estimate the large-particle flux at 1000m using the size and concentration of particles in the surface layer. The first model is based on the product of b_{bp} and squared particle size both averaged in the productive layer :

$$F_{large\ 1000m} = a_1 \times (b_{bp} \times Particle.size^2) \quad (3.11)$$

The square of particle size is proportional to the sinking velocity of particles according to Stokes's law, suggesting it could be a proxy for the transfer efficiency of the flux. Equation 3.11 can thus be seen as a model estimating the flux at 1000m based on a proxy for [POC] in the productive layer (i.e. b_{bp}) multiplied by a proxy for transfer efficiency in the mesopelagic layer (i.e. $Particle.size^2$). Similarly, the second model used the product of b_{bp} and the square of %Micro in the first 15 meters, so that it can be directly applied on satellite observations of the ocean surface and might provide ways of upscaling large-particle flux at 1000m at larger scales :

$$F_{large\ 1000m} = a_2 \times (b_{bp} \times \%Micro^2) \quad (3.12)$$

To determine the coefficients a_1 and a_2 of Equations 3.11 and 3.12, respectively, we leveraged the quasi-lagrangian sampling of pulses to associate surface b_{bp} , %Micro, and Particle.size to the resulting flux of large particles at 1000m. We averaged the surface variables over the period of intense particle production that we graphically delineated by the seasonal increasing phase in b_{bp} and [Chl-*a*] in the productive layer (Figure 3.30 in supporting information). At 1000m, we averaged the large-particle flux over a time-window corresponding to the duration of the pulse in the mesopelagic layer extended by several days (6 ± 10 days on average), thus considering the time gap between the end of the pulse in the mesopelagic layer and that at 1000m (Figure 3.30 in supporting information).

Using these match-ups, we determined a_1 and a_2 as the slope of the linear regression forced through the origin ($a_1 = 1.9 \cdot 10^{-4}$ and $a_2 = 3.6 \cdot 10^{-3}$, Figure 3.10). These regressions captured most of the variability in the large-particle flux at 1000m, with a coefficient of determination $r^2 = 0.81$ for the two Equations 3.11 and 3.12, and Root-Mean-Square-Error (RMSE) of $9.4 \cdot 10^{-3}$ and $8.3 \cdot 10^{-3} \mid 28$ and $24 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for the Equations 3.11 and 3.12, respectively. Furthermore, the models were determined with pulse data sampled from major Southern Ocean ecosystems, including HNLC waters on both sides of the Polar Front and naturally iron-fertilized

areas, suggesting that Equations 3.11 and 3.12 may be applicable in other areas of the Southern Ocean.

We tested and validated the models using another match-up dataset. We applied Equations 3.11 and 3.12 to the monthly-climatology of b_{bp} , Particle.size, and %Micro values (displayed on Figures 3.7g-l and 3.9g-r), and compared the estimates to the monthly-climatology of flux measurements (displayed on Figure 3.7s-x). These comparisons showed that the two models retrieved the large-particle flux at 1000m accurately, as long as the surface predictors were averaged over the productive season (RMSE = $5 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1}$ | $14 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for the two Equations 3.11 and 3.12, Figure 3.31 and 3.32 in [supporting information](#)). Averaging the predictors over the productive season permitted to take into account the time lag between the flux estimated with surface predictors and that measured at 1000m, which is delayed by a few days due to the sinking time of particles in the mesopelagic layer. This analysis thus confirmed that Equations 3.11 and 3.12 can be used to predict the mean flux of large particles during the productive season, hereafter called “seasonal flux” for conciseness.

Application to other floats in the Southern Ocean.

To upscale our observations, we first applied the model based on Equation 3.11 to 26 floats operating mainly in the Indian and Atlantic sectors of the Southern Ocean and that detected b_{bp} and particle size in the productive layer. This permitted to obtain a broader view of the spatial variability in the seasonal flux as shown in Figure 3.11. As expected, the latitudinal patterns observed by upscaling were the same as observed with the smaller dataset : the seasonal flux was higher South of the Polar Front compared to North (0.018 ± 0.006 vs $0.010 \pm 0.005 \text{ day}^{-1}$ respectively | 57 ± 17 vs $30 \pm 13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ respectively) and fluxes East of Kerguelen were the highest of our study area with $0.026 \pm 0.011 \text{ day}^{-1}$ ($83 \pm 37 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). Moreover, upscaling also helped to discover unexpected regions with intense seasonal flux North of the Polar Front compared to surrounding waters. This is the case of the Shona Ridge System (43 to 53°S, 1 to 10°E) where the seasonal flux equaled $0.015 \pm 0.003 \text{ day}^{-1}$ ($47 \pm 7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). This area comprises seamounts shallower than 100 m that create a mass effect in contact with the Antarctic Circumpolar Current, fertilizes downstream waters with sedimentary iron, and fosters intense phytoplankton blooms (SERGI et al. 2020). Furthermore, other iron-fertilized areas sampled by floats exhibited an intense seasonal flux, such as the area North of Crozet islands (43 to 47°S, 49 to 57°E) characterized by a seasonal flux of $0.015 \pm 0.002 \text{ day}^{-1}$ ($47 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$).

Application to satellite data.

Applying Equation 3.12 to satellite observations, we estimated the seasonal flux for the whole Southern Ocean. This estimation was based on the satellite product of %Micro (XI et al. 2020), which was comparable to the %Micro from float data (Figure 3.33 in supporting information ; $r = 0.71$; $RMSE = 14\%$), and on the 3D fields of b_{bp} over the first 15 m (product accessible here <https://doi.org/10.48670/moi-00046> and based on SAUZÈDE et al. (2016)). We averaged these parameters over the productive season (i.e. spring and summer) and used Equation 3.12 to estimate the seasonal flux of each year. Using the Southern Ocean maps of seasonal flux from 2002 to 2021, we computed the climatology of the seasonal flux over the whole Southern Ocean (Figure 3.12). Again in line with our previous results, the seasonal flux was more intense South of the Polar Front compared to North ($1.7 \cdot 10^{-2} \pm 4 \cdot 10^{-3}$ vs. $6 \cdot 10^{-3} \pm 3 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1}$ respectively | 53 ± 10 vs. $17 \pm 7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ respectively). In the iron-fertilized areas, the flux reached $1.6 \cdot 10^{-2} \pm 3 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1}$ ($50 \pm 10 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) East of Kerguelen and was the highest downstream South Georgia islands ($2 \cdot 10^{-2} \pm 5 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1}$ | $63 \pm 13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), where it has been shown that lateral advection extracts sedimentary iron from the shore and fertilizes the downstream waters (NIELSDÓTTIR et al. 2012 ; BORRIONE et al. 2014).

Another prominent feature of Southern Ocean deep particle flux shown in Figure 3.12 is that the SIZ comprised the HNLC waters with the highest seasonal flux at 1000m, such as waters inside the Weddell Gyre (locations of gyres are shown in Figure 3.34 in supporting information). The Weddell Gyre is a highly productive environment of SIZ where micro-phytoplankton play a critical role in the marine ecosystem, with a high contribution of species associated with intense particle flux such as diatoms and the prymnesiophyte *Phaeocystis Antarctica* (DITULLIO et al. 2000 ; VERNET et al. 2019). Additionally, the Ross Sea Gyre also correspond to an area with high seasonal fluxes, in agreement with BUESSELER et al. (2001). This upscaling over the whole Southern Ocean thus confirmed that the seasonal flux of the southernmost SIZ is the highest of HNLC waters.

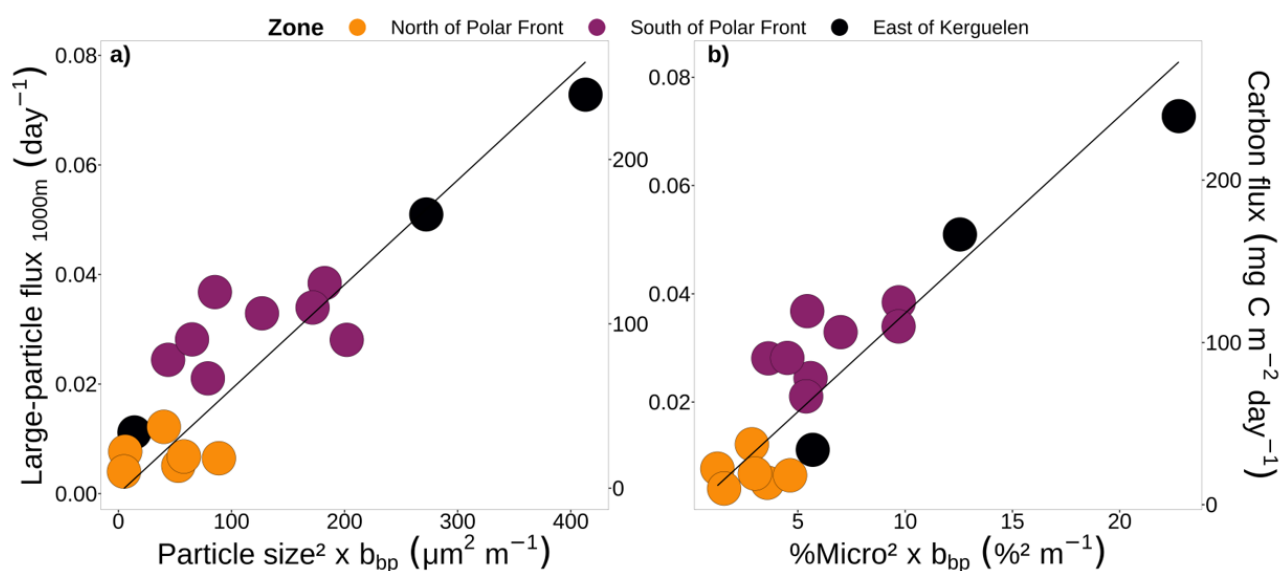


FIGURE 3.10 – Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of a) squared particle size and b_{bp} in the productive layer, b) squared %Micro and b_{bp} in the first fifteen meters. The black line is the least-square regression line. The point color refers to the zones. Results without squaring Particle.size and %Micro are showed on Figure 3.29 in supporting information.

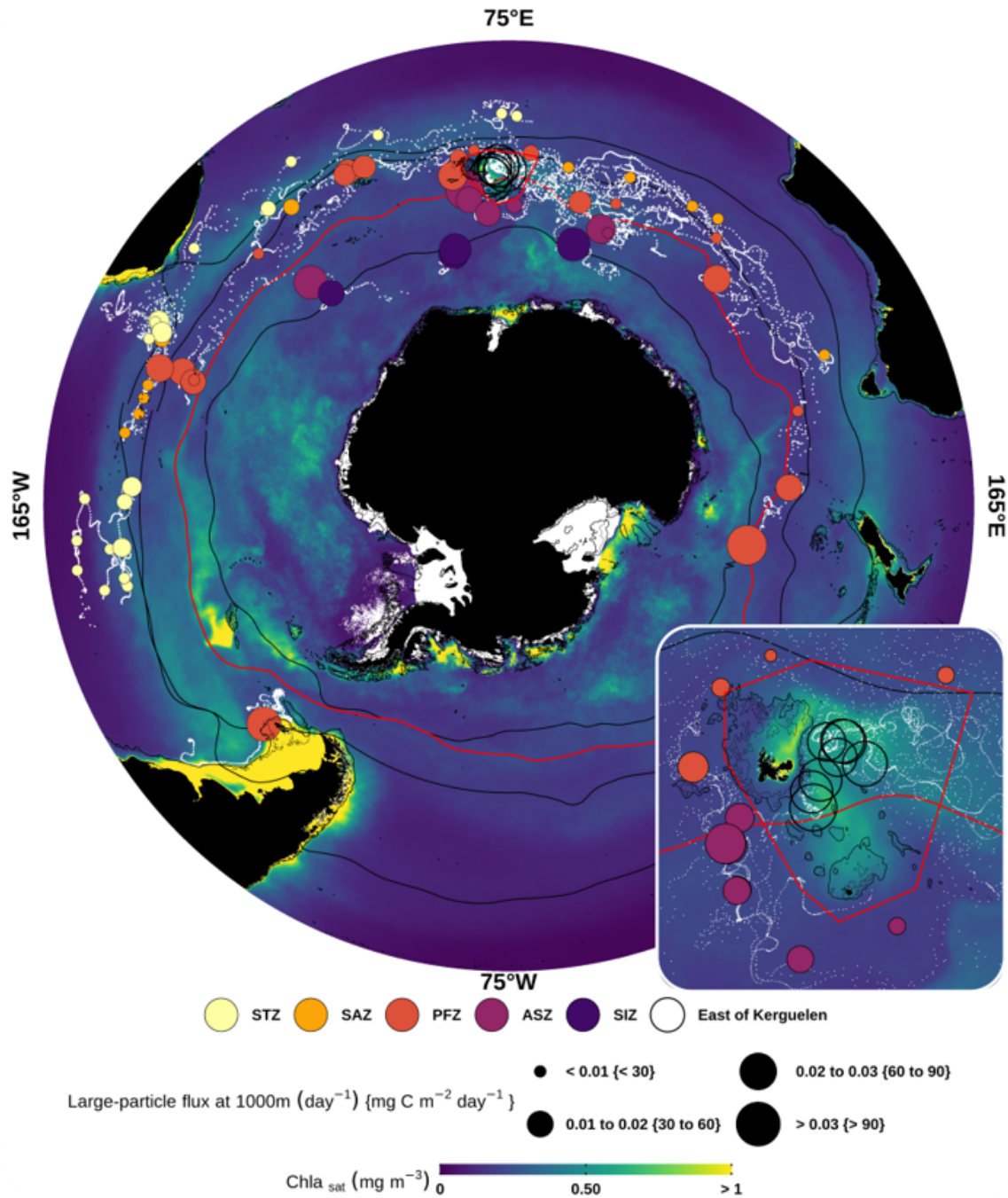


FIGURE 3.11 – Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from float data. The dots show the mean position of the float during the productive season. The point size indicates the intensity of the estimated flux, and their color refers to the various zones. The red line represents the position of the Polar Front while the black lines are the positions of other fronts. The boundaries of the zone called “East of Kerguelen” are drawn in red and detailed in the bottom right insert. The background map is the spring-summer climatology (2015-2019) of satellite [Chl-*a*]. The thin black lines are 200 and 400m bathymetry contours.

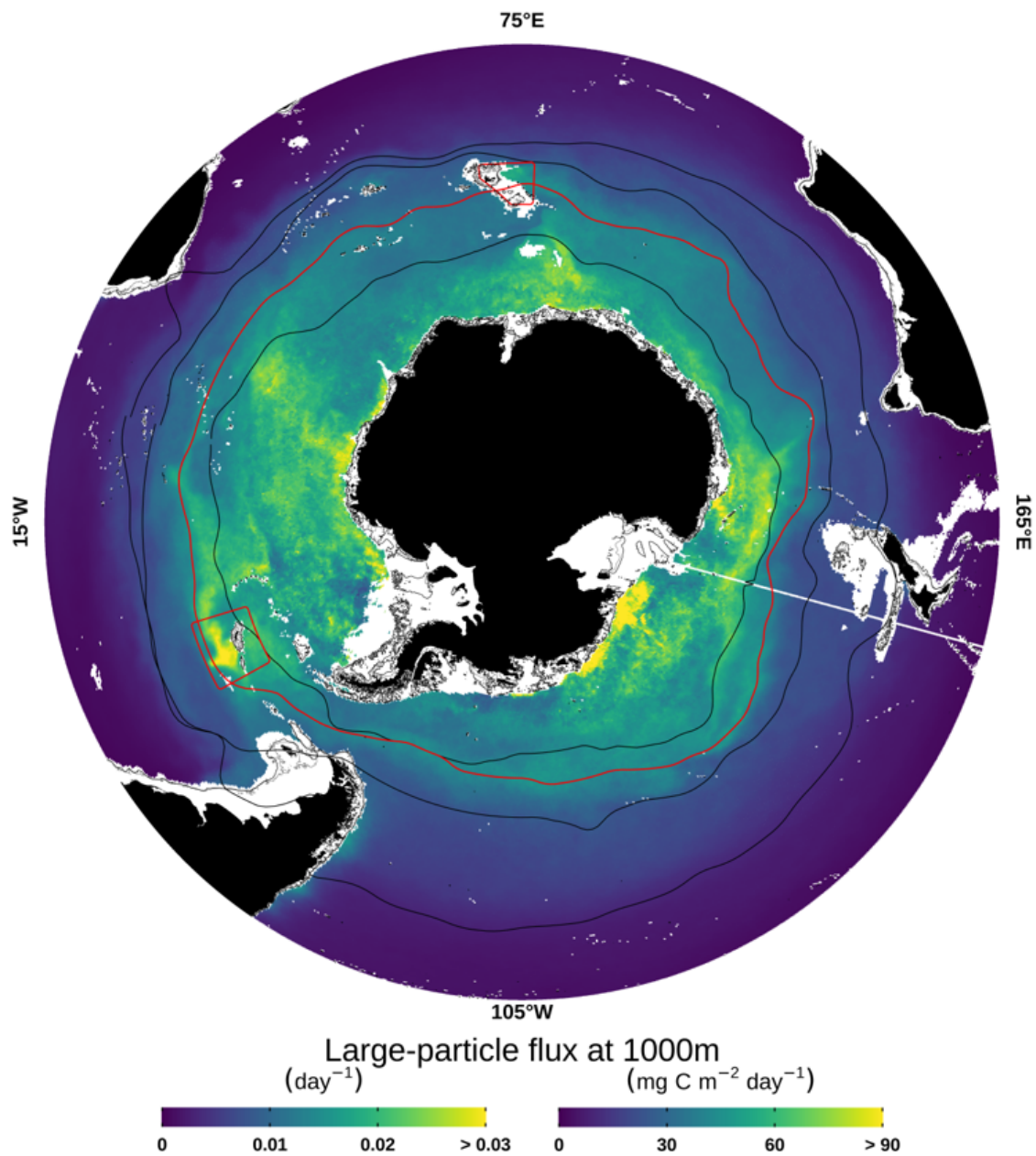


FIGURE 3.12 – Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from satellite data. The map is the climatology of the large-particle flux during the productive season. The red rectangles represent major iron-fertilized areas of the Southern Ocean (i.e. East of Kerguelen and South Georgia). The red line represents the position of the Polar Front while the black lines are the positions of other fronts. The thin black lines are 200 and 400m bathymetry contours.

CONCLUSIONS

In this study, we used BGC-Argo float measurements in the Southern Ocean to quantify the large-particle flux associated with the gravitational pump. Observations revealed clear seasonal and latitudinal patterns, such as a southward increase in the flux at 1000m due to a higher transfer efficiency. In the southernmost zones, the magnitude of the deep flux was similar to East of Kerguelen where iron-fertilization increases production and export of particles.

Float observations showed that the composition of the phytoplankton community and particle size in the productive layer played a determinant role in the magnitude of the flux at 1000m. This allowed us to set up two models to predict large-particle flux at 1000m from surface variables and to extrapolate flux estimates to the whole Southern Ocean. This basin-scale extrapolation confirmed the latitudinal increase in the flux and identified hotspots of carbon sequestration corresponding to areas with natural iron fertilization and specific circulation features.

This work opens perspectives for a better understanding of the gravitational pump using the growing array of BGC-Argo floats equipped with a transmissometer that operates as an OST (CLAUSTRE et al. 2021). By estimating the carbon flux from transmissometers or surface variables, BGC-Argo floats can provide basin-wide characterizations of the gravitational pump at unique spatio-temporal resolutions. Pending global-scale calibrations of the OST proxy for carbon flux, the global array of floats has the potential for studying global ocean carbon sequestration.

ACKNOWLEDGMENTS

This study is a contribution to the following projects : remOcean (European Research Council, Grant agreement 246777) ; REFINE (European Research Council, Grant agreement 834177) ; CarbOcean (European Research Council, Grant agreement 853516) ; SOCLIM (BNP Foundation) ; and BGC-Argo-France (CNES-TOSCA). The Argo Program is part of the Global Ocean Observing System. Leo Lacour was supported by a European Union Horizon 2020 Marie Skłodowska-Curie grant (no. 892653). Louis Terrats was supported by a CIFRE fellowship funded by ACRI-st (no. 2018/1815). This study has been conducted using E.U. Copernicus Marine Service Information (<https://doi.org/10.48670/moi-00280>, <https://doi.org/10.48670/moi-00052> and <https://doi.org/10.48670/moi-00046>) and data provided by the NOAA PSL, Boulder, Colorado, USA, from their website at <https://psl.noaa.gov>. We thank R. Sauzède and C. Schmechtig for help in BGC-Argo data management ; and L. Beaufort and H. Loisel for fruitful discussions.

3.2.2 Matériel Supplémentaire

Sommaire du présent chapitre

TEXT 3.1 and FIGURE 3.13. Correction of c_p profiles for sensor drift.	125
FIGURE 3.14. Comparison of concurrent $K_d(\text{PAR})$ and $K_d(490)$ values.	127
TEXT 3.2. Cleaning of OST time series.	128
TEXT 3.3 and FIGURE 3.15. Detection of jumps with the k-nearest neighbors algorithm.	129
TEXT 3.4. Determination of the factor λ	131
TEXT 3.5 and FIGURE 3.16. Should we measure the flux at 1000m to derive the net particle flux?	132
TEXT 3.6. Net particle fluxes of small and large particles in the mesopelagic layer.	133
FIGURE 3.17. Variations in $NF b_{bp\ small\ z_i}$ values with the b_{bp}/c_p ratio at 1000m.	136
FIGURE 3.18. Quasi-lagrangian tracking of the pulses of particles.	137
FIGURE 3.19. Processing of the pulse of small particles in polar frontal zone (PFZ).	138
FIGURE 3.20. Monthly climatology of MLD and daily-integrated PAR in the productive layer.	139
FIGURE 3.21. Haline stratification during sea-ice melting observed by the float 6902739 in SIZ.	140
FIGURE 3.22. Annual-average of the ratio of $F_{\text{large } 1000\text{m}}$ over b_{bp} in the productive layer.	141
FIGURE 3.23. Median profile of temperature in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.	142
TEXT 3.7. Variation of transfer efficiency with temperature.	143
FIGURE 3.24. The relative contribution of the heterotrophic organisms or fragmentation to the attenuation of large particles.	144
FIGURE 3.25. Median profile of spike heights in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.	145
FIGURE 3.26. Number of pulses of large-particles and large-chlorophyllous-particles sampled per month.	146
FIGURE 3.27. The downward transport of small-particles during the pulses.	147
FIGURE 3.28. Regional and seasonal variations of macro-nutrients in the productive layer.	148

FIGURE 3.29. Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of particle size and b_{bp} in the productive layer, %micro and b_{bp} in the first fifteen meters.	150
FIGURE 3.30. Delineations of the period of intense production in the productive layer, and of large-particle pulses in the mesopelagic layer and at 1000m. . . .	151
FIGURE 3.31. Validation of equation 3.11 using the monthly climatology. . .	152
FIGURE 3.32. Validation of equation 3.12 using the monthly climatology. . .	153
FIGURE 3.33. Comparison of %Micro derived from float and satellite data. .	154
FIGURE 3.34. Locations of the main gyres of southern ocean.	155

TEXT 3.1 and FIGURE 3.13. Correction of c_p profiles for sensor drift.

We corrected c_p profiles for sensor drift by using a constant b_{bp}/c_p ratio at 1000m chosen between 0.01 and 0.03. This range covered the b_{bp}/c_p ratio of non-chlorophyllous refractory material (CHAMI et al. 2005), typical of the deep particle assemblages. The correction is reliable when the c_p values do not vary significantly with the choice of the b_{bp}/c_p ratio, which is confirmed at the surface (TERRATS et al. 2020) but remains unknown in the mesopelagic layer.

Here, we assessed the reliability of this correction method in the mesopelagic layer. We quantified the sensitivity of c_p values to the b_{bp}/c_p ratio as follows :

$$\Delta_{(z)} \text{ (in\%)} = 100 \times \frac{(c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.01} - c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.03})}{\text{mean}(c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.01} - c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.03})} \quad (3.13)$$

where $c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.01}$ and $c_p(z)_{b_{bp}/c_p 0.03}$ are the c_p values corrected using a b_{bp}/c_p ratio of 0.01 and 0.03, respectively.

The results, reported on Figure 3.13, showed that the c_p values at the surface remained in a relatively restricted range whatever the choice of the b_{bp}/c_p ratio (i.e. between 6.5 and 13.8%), as in TERRATS et al. (2020). Thus, we safely corrected the c_p values at the surface with a b_{bp}/c_p ratio of 0.03 at 1000m.

In the mesopelagic layer, the sensitivity of c_p values was significantly higher and exceeded 50%. Thus, the correction is not reliable in the mesopelagic layer.

Depth layer	Δ in %					
	STZ	SAZ	PFZ	ASZ	SIZ	East Kerguelen
Surface (Above the productive layer z_p)	6.5 % ± 5.0	13.8 % ± 7.6	12.2 % ± 6.3	9.7 % ± 4.9	8.2 % ± 6.0	9.7 % ± 4.8
Mesopelagic layer (Below the productive layer z_p)	62.8 % ± 27.5	59.5 % ± 16.0	56.2 % ± 17.1	50.9 % ± 16.6	52.4 % ± 17.2	50.2 % ± 13.2

FIGURE 3.13 – Sensitivity of c_p values to the choice of the b_{bp}/c_p ratio at 1000m (mean \pm standard deviation of Δ)

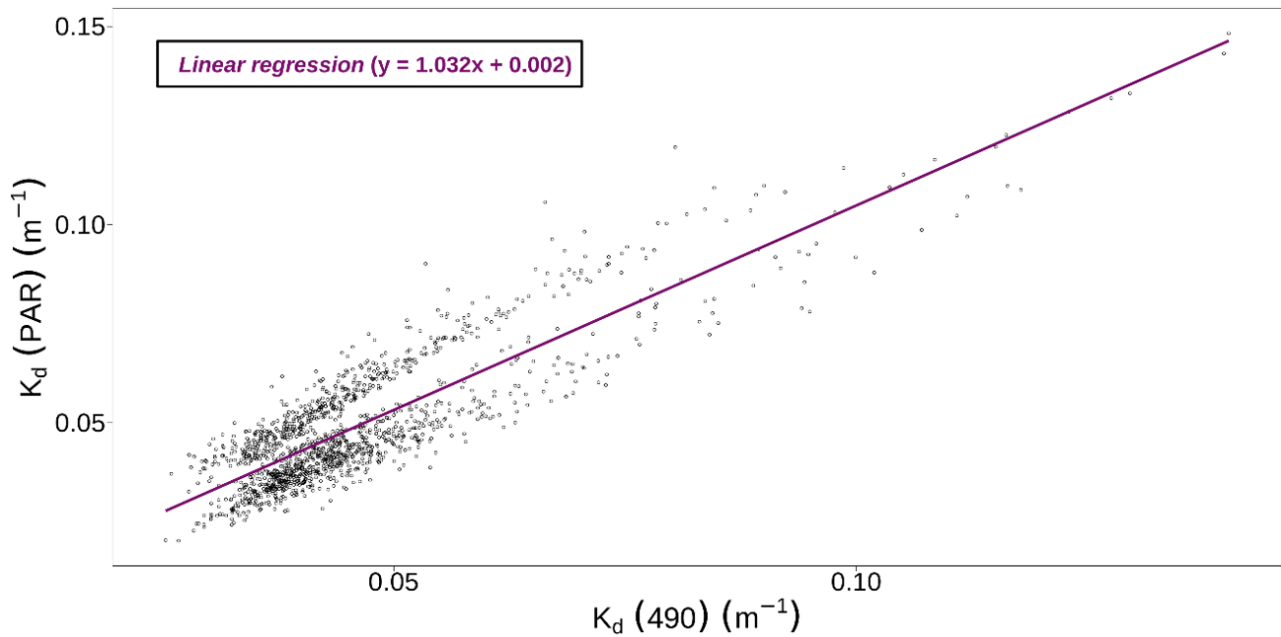
FIGURE 3.14. Comparison of concurrent $K_d(\text{PAR})$ and $K_d(490)$ values.

FIGURE 3.14 – Comparison of concurrent $K_d(\text{PAR})$ and $K_d(490)$ values derived from quality-controlled radiometric profiles. The regression line is in purple ($r^2 = 0.74$, p.value $< 1 \cdot 10^{-15}$, $n = 1302$ profiles).

TEXT 3.2. Cleaning of OST time series.

Deriving the particle flux at 1000m requires cleaning the OST time series of any signals that could bias the flux estimates. First, we removed the data when the detection window was strongly clogged by particles (i.e. attenuation > 0.5) to consider only the measurements in the sensor's area of work. These periods can last for several weeks or months and were caused by the accumulation of particles not removed by the vertical movement of the float. Then, we removed the spikes caused by transient particles or active swimmers passing through the sampling volume (ESTAPA et al. 2013), defined here by an increase in attenuation higher than $2.5 \cdot 10^{-3} \text{ h}^{-1}$ followed within the 3 hours by a decrease lower than $-2.5 \cdot 10^{-3} \text{ h}^{-1}$. Finally, we applied a seven-point median moving filter to remove the small fluctuations within the range of the sensor accuracy (i.e. $2.5 \cdot 10^{-4}$).

TEXT 3.3 and FIGURE 3.15. Detection of jumps with the k-nearest neighbors algorithm.

We identified the jumps with a K-nearest neighbors algorithm (k-NN). The k-NN algorithm is widely used in data mining to identify clusters of points in a two-dimensional space. Here, we adapted the k-NN algorithm to the identification of jumps amid a continuous increase in attenuation (Figure 3.15 where the yellow point is a jump). We first defined a window size of 7 points. Within the window, we estimated the euclidean distance between the midpoint α and the six neighbors as follow :

$$d(\alpha, neighbor_i) = \sqrt{(t_\alpha - t_{neighbor_i})^2 + \lambda \times (ATN_\alpha - ATN_{neighbor_i})^2} \quad (3.14)$$

with λ a scale factor that permitted to sharpen the groups and equaled 250 or 12100 when the temporal resolution was 10' or 60', respectively. Text 3.5 detailed the calculation of λ which can be adapted to any time resolution. We thus obtained the distances between the midpoint α and its six neighbors :

$$[d(\alpha, \alpha - 3) , d(\alpha, \alpha - 2) , d(\alpha, \alpha - 1) , 0 , d(\alpha, \alpha + 1) , d(\alpha, \alpha + 2) , d(\alpha, \alpha + 3)] \quad (3.15)$$

The midpoint α corresponds to a jump if the ascending order of distances was different from that of a continuous increase in c_p . In other words, we identified α as a jump if the three lowest distances were all before or after α , i.e. if the three lowest distances were $[d(\alpha, \alpha - 3), d(\alpha, \alpha - 2), d(\alpha, \alpha - 1)]$ or $[d(\alpha, \alpha + 1), d(\alpha, \alpha + 2), d(\alpha, \alpha + 3)]$. This method also detected negative jumps caused by the fall of particles from the OST, but they were excluded from the analysis as they did not provide relevant information on the particle flux.

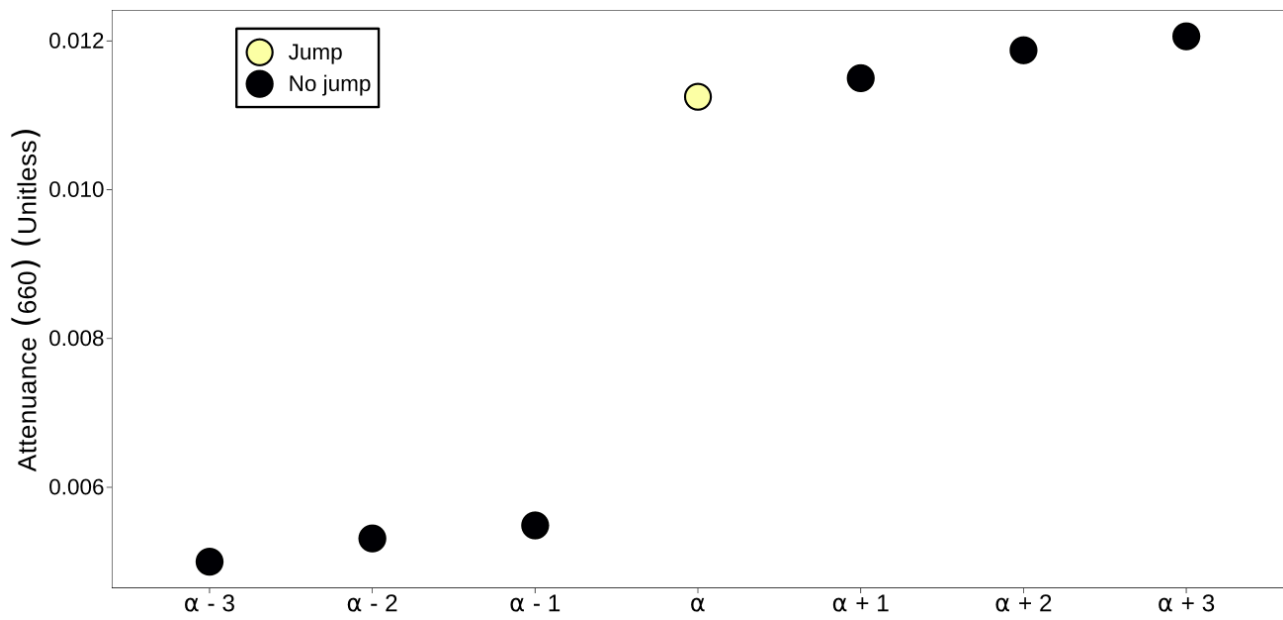


FIGURE 3.15 – Typical variations in c_p values when the point α is a jump.

TEXT 3.4. Determination of the factor λ .

The factor λ is a scale factor that sets the successful identification of jumps. We determined here the factor λ such that the k-NN algorithm can detect a low jump amid a high continuous flux, which is the trickiest case.

The highest continuous flux ($F_{\text{small } 1000\text{m max}}$, in day^{-1}) was set at $5 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1}$, which was graphically the upper limit of the continuous flux. The lowest jump value (Jump_{min} , unitless) was set at $1.25 \cdot 10^{-3}$, corresponding to $F_{\text{small } 1000\text{m max}}$ during one hour added to four times the precision of the measurement (i.e. $4 \times 2.5 \cdot 10^{-4} = 1 \cdot 10^{-3}$). Based on these assumptions, we computed the factor λ as described in the following paragraph.

The point α is a jump if its three closest neighbors are all located after or before α . We consider the following equation which means that the point α is a jump (Figure 3.15) :

$$d(\alpha, \alpha + 3) < d(\alpha, \alpha - 1) \quad (3.16)$$

We estimated $d(\alpha, \alpha + 3)$ and $d(\alpha, \alpha - 1)$ in the case of a low jump amid a high continuous flux, such that :

$$d(\alpha, \alpha - 1) = \sqrt{(\Delta t)^2 + \lambda \times (\text{Jump}_{\text{min}})^2} \quad (3.17)$$

$$d(\alpha, \alpha + 3) = \sqrt{(3\Delta t)^2 + \lambda \times (F_{\text{small } 1000\text{m max}} \times 3\Delta t)^2} \quad (3.18)$$

With these two distances and Equation 3.16, we retrieved the factor λ :

$$\lambda > \frac{8 \times \Delta t^2}{(\text{Jump}_{\text{min}})^2 - (F_{\text{small } 1000\text{m max}} \times 3\Delta t)^2} \quad (3.19)$$

With a temporal resolution of 10 minutes (i.e. $\Delta t = 0.007 \text{ day}^{-1}$) or 60 minutes (i.e. $\Delta t = 0.042 \text{ day}^{-1}$), the factor λ is about 250 or 12100, respectively. Note that the factor λ can be adjusted to any temporal resolution.

TEXT 3.5 and FIGURE 3.16. Should we measure the flux at 1000m to derive the net particle flux ?

Initially developed for small particles, the method of DALL'OLMO et MORK (2014) computes the net particle flux in the mesopelagic layer $NF X_{large (or small) z_p+z_i}$ by assuming a negligible flux at 1000m ($F_{large (or small) 1000m}$) :

$$NF X_{large (or small) z_p+z_i} (day^{-1}) = \frac{\partial iX_{large (or small) z_p+z_i}^{1000}}{\partial t} + F_{large (or small) 1000m} \quad (3.20)$$

with $F_{large (or small) 1000m} = 0$

Based on this assumption, all BGC-Argo floats not measuring $F_{large (or small) 1000m}$ can estimate $NF X_{large (or small) z_p+z_i}$.

Using our OST measurements, we tested this assumption by computing the contribution of $F_{large (or small) 1000m}$ to $NF X_{large (or small) z_p+z_i}$ (results showed on Figure 3.16). In average, $F_{large 1000m}$ represented $63 \pm 25 \%$ of $NF X_{large z_p+z_i}$, with the lowest contribution for the shallowest z_i ($39 \pm 21 \%$) and the strongest contribution for the deepest z_i ($93 \pm 14 \%$). Given the substantial contribution of $F_{large 1000m}$ to $NF X_{large z_p+z_i}$, it is critical to account for the flux at 1000m to address the net flux of large particles. For small particles, $F_{small 1000m}$ converted to backscatterance flux (Equation 3.29 on Text 3.6) represented $13 \pm 7 \%$ of $NF X_{small z_p+z_i}$, with the lowest contribution for the shallowest z_i ($5 \pm 2 \%$) and the strongest contribution for the deepest z_i ($26 \pm 8 \%$). Compared to large particles, it appears less essential to account for $F_{small 1000m}$ to compute $NF X_{small z_p+z_i}$, supporting the use of all BGC-Argo floats not measuring $F_{small 1000m}$ to explore the small-particle flux in the mesopelagic layer.

Particle size	Contribution of $F_{large (or small) 1000m}$ to $NF X_{large (or small) z_i}$		
	Average over all z_i	At $z_i = 0$ m	At the deepest z_i
Large ($X = c_p$ large)	$63 \pm 25 \%$	$39 \pm 21 \%$	$93 \pm 14 \%$ ($z_i = 800m$)
Small ($X = b_{bp}$ small)	$13 \pm 7 \%$	$5 \pm 2 \%$	$26 \pm 8 \%$ ($z_i = 700m$)

FIGURE 3.16 – How much the flux at 1000m contributes to the calculation of the net flux in the mesopelagic layer ?

TEXT 3.6. Net particle fluxes of small and large particles in the mesopelagic layer.

Text 3.6 details the method to derive the fluxes of large and small particles using bio-optical profiles. Part A introduces the theory behind our method based on DALL'OLMO et MORK (2014), and Part B describes the application of the method to profiles of large and small particles.

Part A : Theory

From the law of conservation of mass (or particles) in a layer of water extending from $z_p + z_i$ to 1000m over a small time step, we get :

$$\frac{iPOC_{1000}^{z_p+z_i}(t_{i+1}) - iPOC_{1000}^{z_p+z_i}(t_i)}{t_{i+1} - t_i} \text{ (day}^{-1}\text{)} = \text{(3.21)}$$

$$F_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1}) - F_{1000}(t_i, t_{i+1}) - L_{1000}^{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$$

where iPOC is the integrated particle mass in the layer considered, and F is the instantaneous mass flux at a specific depth, $z_p + z_i$ or 1000m, and $L_{1000}^{z_p+z_i}$ is the instantaneous rate of particle loss in the layer $z_p + z_i$ to 1000m. The left hand side is the net accumulation rate of particles in the layer $z_p + z_i$ to 1000m over timestep t_i to t_{i+1} . The right hand side is the mass flux that entered the system at depth $z_p + z_i$ over timestep t_i to t_{i+1} , minus the mass flux that exited the system at depth 1000m over timestep t_i to t_{i+1} , minus the net loss rate of particles over time step t_i to t_{i+1} in the depth layer $z_p + z_i$ to 1000m. This approach assumed mesoscale homogeneity and no lateral transport of particles.

DALL'OLMO et MORK (2014)'s approach for small particle transport assumed that $F_{1000}(t_i, t_{i+1}) = 0$. With the OST we can improve the approach as we have direct observations of $F_{1000}(t_i, t_{i+1})$ between every profile for small and large particles, so we don't need to assume zero deep particle fluxes.

We want to solve the above equation for $F_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$ for large and small particles. We have observations of iPOC for every t_i for small and large particles with float profiles, we have observations of $F_{1000}(t_i, t_{i+1})$ for small and large particles with the OST. What we do not know is $L(t_i, t_{i+1})$, the rate at which particles are consumed within the layer $z_p + z_i$ to 1000m. We could adopt an approach similar to DALL'OLMO et MORK (2014) and define the right-hand side of the equation below as "net POC flux through z_p+z_i " ($NF_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$) :

$$\frac{iPOC_{1000}^{z_p+z_i}(t_{i+1}) - iPOC_{1000}^{z_p+z_i}(t_i)}{t_{i+1} - t_i} + F_{1000}(t_i, t_{i+1}) = F_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1}) - L_{1000}^{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1}) \quad (3.22)$$

We can compute the left-hand side and consider it a very conservative proxy for $F_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$, in the sense that it provides a lower bound for $F_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$. This assumes that accumulation rates are dominated by changes in particle influx and less by changes in particle loss rates, and it does not include contributions to flux in steady state conditions (i.e. when there is no change in iPOC over time because particle influx equals removal rate).

As done in DALL'OLMO et MORK (2014), we considered the time period in which the left-hand side in Equation 3.26 goes from minimum to maximum values in a depth layer to work out $NF_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$, i.e. during a pulse of particles. We regressed $iPOC_{1000}^{z_p+z_i}$ overtime and averaged $F_{1000}(t_i, t_{i+1})$ during the pulse period to ultimately compute the net flux $NF_{z_p+z_i}(t_i, t_{i+1})$ with Equation 3.22.

Part B : Application on profiles of small and large particles.

We derived the integrated particle mass by integrating bio-optical parameters over depth layers $z_p + z_i$ to 1000m, with z_i from 0 to 800 m with an increment of 50m, as detailed here for c_p from large particles (c_p large, in m^{-1}) :

$$i c_{p \text{ large } z_i}^{1000} \text{ (unitless)} = \int_{Z_p+Z_i}^{1000} c_{p \text{ large}(z)} dz \quad (3.23)$$

According to Equation 3.22, we estimated the net particle flux of large particles as follows :

$$NF_{c_{p \text{ large } z_i}} \text{ (day}^{-1}\text{)} = \frac{\partial i c_{p \text{ large } z_i}^{1000}}{\partial t} + F_{\text{large } 1000m} \quad (3.24)$$

For small particles, we derived the net particle flux using the b_{bp} small profiles and the flux of backscatterance at 1000m, obtained by multiplying $F_{\text{small } 1000m}$ with a b_{bp}/c_p ratio of 0.03, typical of strongly refractory particles (CHAMI et al. 2005) :

$$NF_{b_{bp \text{ small } z_i}} \text{ (day}^{-1}\text{)} = \frac{\partial i b_{bp \text{ small } z_i}^{1000}}{\partial t} + F_{\text{small } 1000m} \times 0.03 \quad (3.25)$$

Our sensitivity analysis showed that $NF_{b_{bp \text{ small } z_i}}$ did not vary significantly when the b_{bp}/c_p

ratio ranged from 0.01 to 0.03 (see Figure 3.17).

Finally, we derived the flux of small and large chlorophyllous particles with the [Chl-*a*] profiles and assuming a null flux of chlorophyllous particles at 1000m :

$$NF Chl_{a\ small\ z_i} (mg\ m^{-2}\ day^{-1}) = \frac{\partial iChl_{a\ small\ z_i}^{1000}}{\partial t} \quad (3.26)$$

$$NF Chl_{a\ large\ z_i} (mg\ m^{-2}\ day^{-1}) = \frac{\partial iChl_{a\ large\ z_i}^{1000}}{\partial t} \quad (3.27)$$

FIGURE 3.17. Variations in $NF b_{bp\ small\ z_i}$ values with the b_{bp}/c_p ratio at 1000m.

b_{bp} / c_p at 1000m	$NF b_{bp\ small\ z_i} (day^{-1})$					
	STZ	SAZ	PFZ	ASZ	SIZ	East Kerguelen
0.01	$1.8 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.5 \cdot 10^{-5}$)	$6.3 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.2 \cdot 10^{-5}$)	$2.3 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 7.3 \cdot 10^{-5}$)	$2.3 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 8.6 \cdot 10^{-5}$)	$2.6 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)	$4.7 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 8.8 \cdot 10^{-5}$)
0.015	$2.0 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.8 \cdot 10^{-5}$)	$6.5 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.2 \cdot 10^{-5}$)	$2.4 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 8.2 \cdot 10^{-5}$)	$2.4 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.0 \cdot 10^{-5}$)	$2.8 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)	$4.9 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)
0.02	$2.2 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)	$6.7 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.2 \cdot 10^{-5}$)	$2.6 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.3 \cdot 10^{-5}$)	$2.6 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.7 \cdot 10^{-5}$)	$3.0 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$5.1 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.2 \cdot 10^{-4}$)
0.025	$2.4 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$6.9 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.2 \cdot 10^{-5}$)	$2.8 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)	$2.8 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.0 \cdot 10^{-4}$)	$3.2 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$5.4 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.4 \cdot 10^{-4}$)
0.03	$2.6 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$7.1 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 9.3 \cdot 10^{-5}$)	$3.0 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$3.0 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.1 \cdot 10^{-4}$)	$3.4 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.2 \cdot 10^{-4}$)	$5.6 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 1.6 \cdot 10^{-4}$)

FIGURE 3.17 – Variations in $NF b_{bp\ small\ z_i}$ values with the b_{bp}/c_p ratio at 1000m (mean \pm standard deviation). Only results at $z_i = 700$ m are shown because they are the most sensitive to changes in the b_{bp}/c_p ratio.

FIGURE 3.18. Quasi-lagrangian tracking of the pulses of particles.

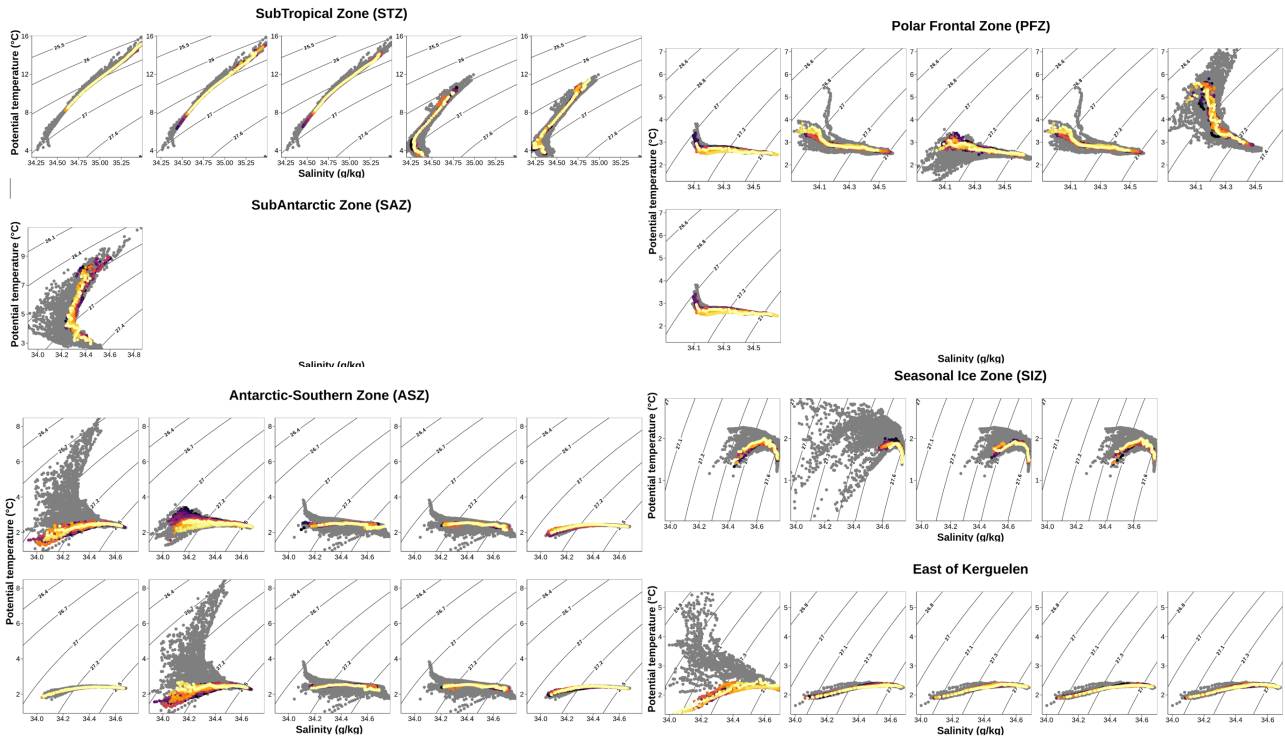


FIGURE 3.18 – Quasi-lagrangian tracking of the pulses of particles. Θ - S diagrams during each pulse of total- and chlorophyllous large particles ($n = 17 + 14$ pulses). The diagrams are split by zones as follows from top to bottom : STZ, SAZ, PFZ, ASZ, SIZ, and East of Kerguelen. The colored dots are the profiles inside the pulse, and the grey dots are the profiles four months before and after the pulse.

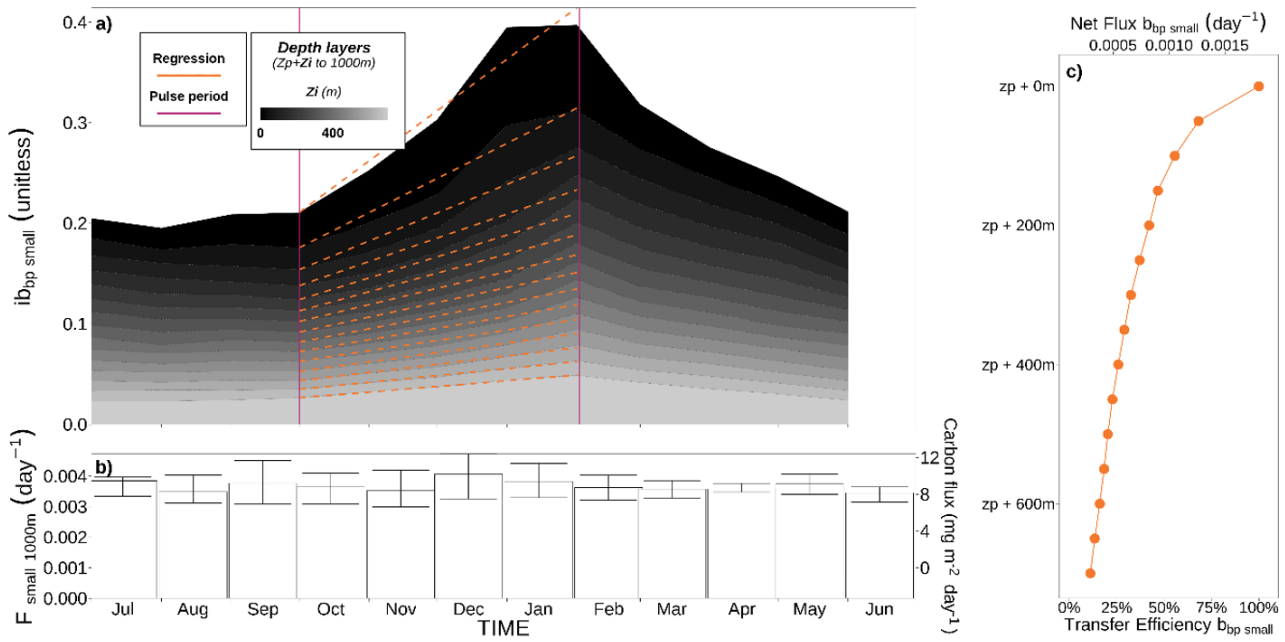
FIGURE 3.19. Processing of the pulse of small particles in polar frontal zone (PFZ).

FIGURE 3.19 – Processing of the pulse of small particles in Polar Frontal Zone (PFZ). Panel a) shows the time series of $ib_{bp\ small}^{1000 z_i}$ for each progressively deeper layers in the mesopelagic zone. Purple vertical lines delineate the pulse of small particles in the mesopelagic layer. Orange lines are regression lines that correspond to the time rate of change in $ib_{bp\ small}^{1000 z_i}$. Panel b) shows the time series of $F_{small\ 1000m}$. Panel c) indicates the transfer efficiency of small particles in the mesopelagic layer.

FIGURE 3.20. Monthly climatology of MLD and daily-integrated PAR in the productive layer.

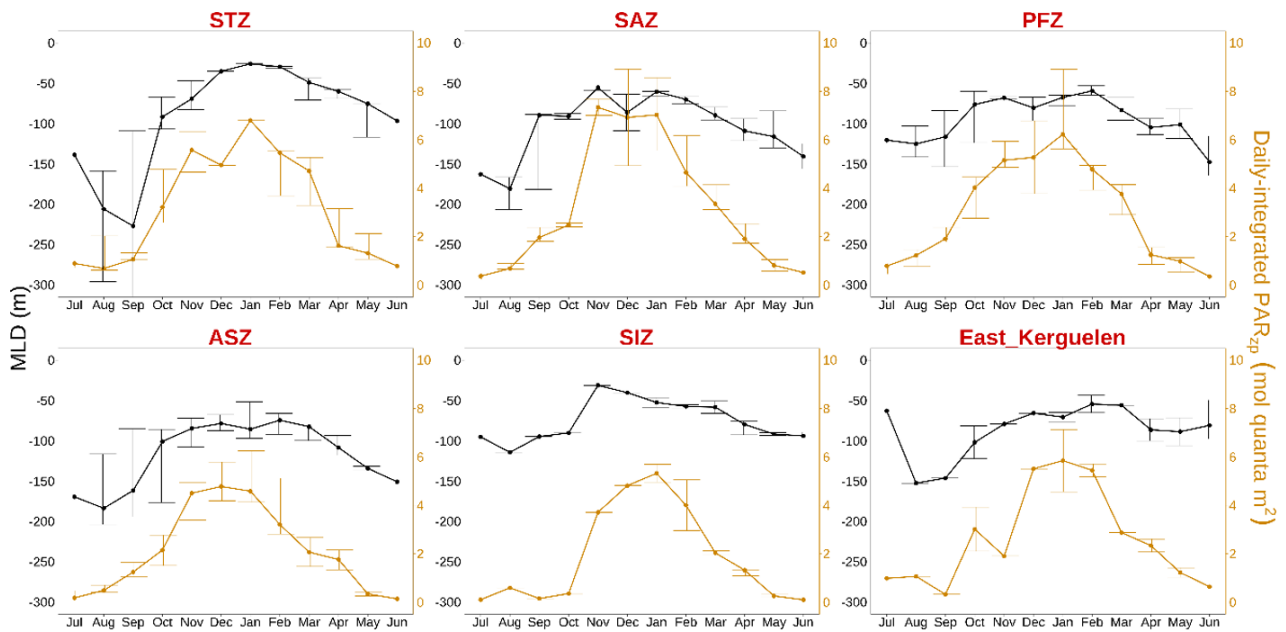


FIGURE 3.20 – Monthly climatology of MLD and daily-integrated PAR in the productive layer. The daily-integrated PAR has been calculated following LACOUR et al. (2017).

FIGURE 3.21. Haline stratification during sea-ice melting observed by the float 6902739 in SIZ.

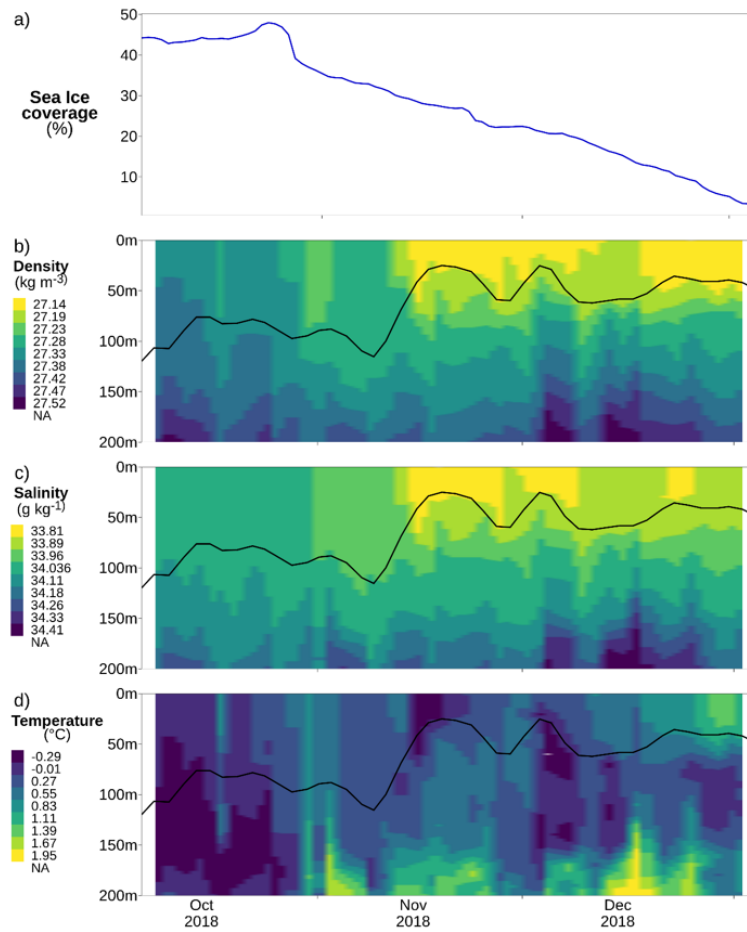


FIGURE 3.21 – Haline stratification during sea-ice melting observed by the float 6902739 in SIZ. a) Time series of sea-ice coverage over the area encircling the float trajectory in SIZ (63°S ; 90°E ; 58°S ; 105°E). Time series of profiles of b) density, c) salinity, d) and temperature. The black line is MLD.

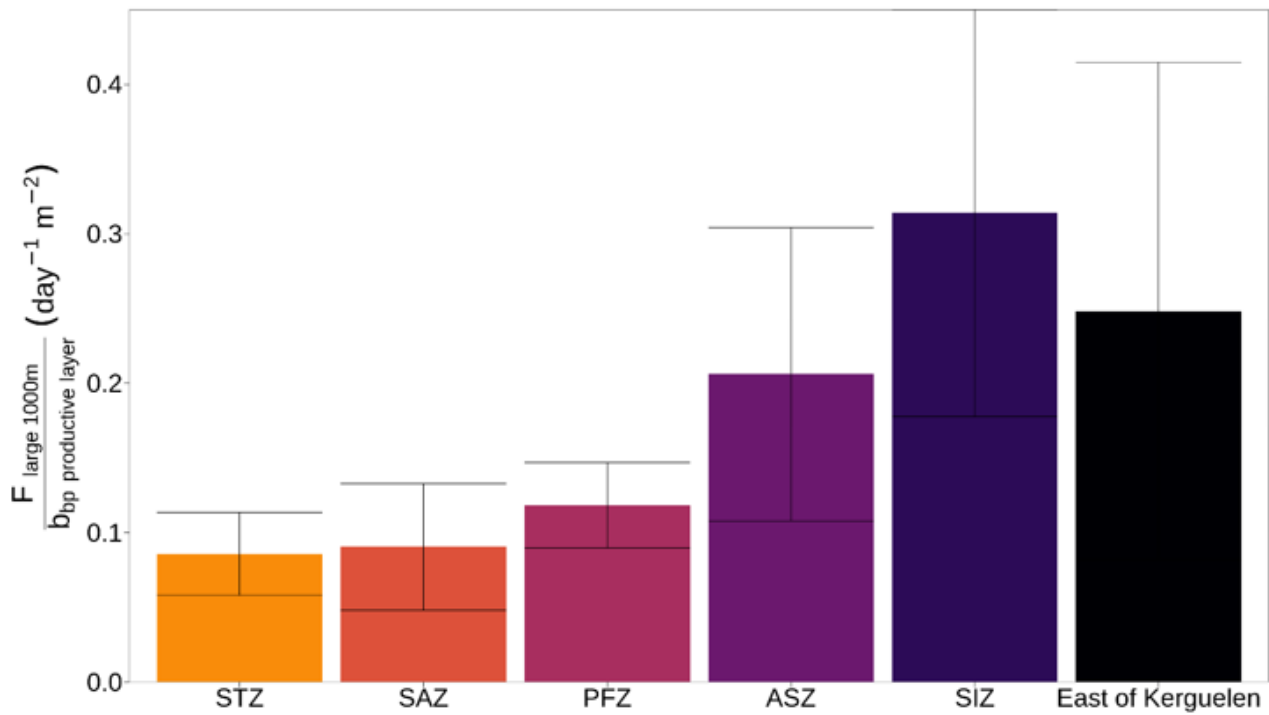
FIGURE 3.22. Annual-average of the ratio of $F_{\text{large } 1000\text{m}}$ over b_{bp} in the productive layer.

FIGURE 3.22 – Annual-average of the ratio of $F_{\text{large } 1000\text{m}}$ over b_{bp} in the productive layer. The values for each zone are taken from Figure 3.7 in the main text. The color indicates the zone.

FIGURE 3.23. Median profile of temperature in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.

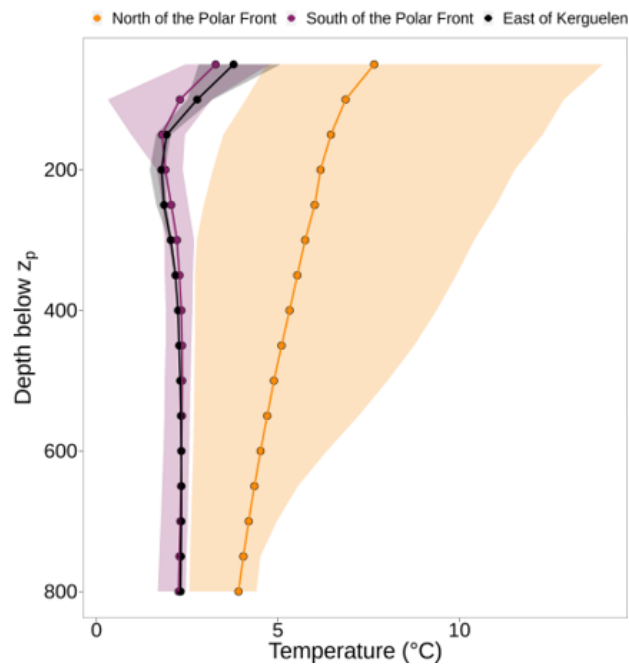


FIGURE 3.23 – Median profile of temperature in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles. Ribbons represent the quantiles 15th and 85th. The color indicates the zone.

TEXT 3.7. Variation of transfer efficiency with temperature.

We estimated the temperature-dependent variations in transfer efficiency using the b-attenuation coefficient of MARTIN et al. (1987). The b coefficient is the exponent that describes the rate at which POC flux decreases with depth according to a power law :

$$F(z) = F(100) \times \frac{z^{-b}}{100} \quad (3.28)$$

Using this relationship, we can relate the b coefficient to the transfer efficiency of the flux over the mesopelagic layer as follows :

$$TE(1000) = \frac{F(1000)}{F(100)} = \frac{1000^{-b}}{100} \quad (3.29)$$

Studies showed empirical relationships between the temperature and b coefficient, with lower b values (i.e. higher transfer efficiency) in colder waters (MARSAY et al. 2015 ; KHEIREDDINE et al. 2020). According to these relationships, a decrease in the temperature of 3°C corresponds to a reduction of 0.15 in the b coefficient. Assuming an averaged b coefficient of 1 in the Southern Ocean (HENSON et al. 2012), we found that a reduction of 0.15 in the b coefficient corresponds to an increase of 41% in the transfer efficiency.

FIGURE 3.24. The relative contribution of the heterotrophic organisms or fragmentation to the attenuation of large particles.

Zone	Direct consumption (%)	Fragmentation (%)
North of the Polar Front	65% [59,67]	36% [33,41]
South of the Polar Front	45% [31,55]	55 [45,69]
East of Kerguelen	40% [35,47]	60 [53,65]

FIGURE 3.24 – The relative contribution of the heterotrophic organisms (middle column) or fragmentation (right column) to the attenuation of large particles at 275m. The value is the median and the quantiles 15 and 85th are between the brackets. Data are taken from Table S2 of BRIGGS et al. (2020).

FIGURE 3.25. Median profile of spike heights in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles.

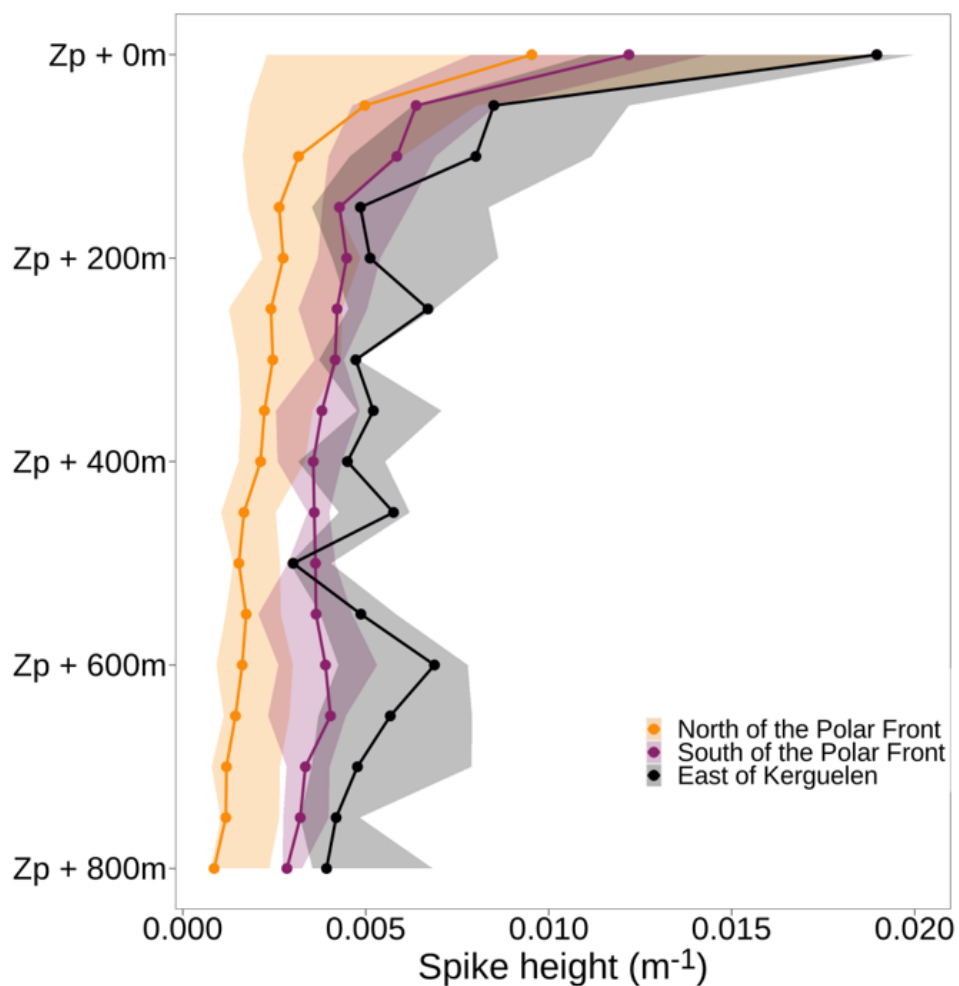


FIGURE 3.25 – Median profile of spike heights in the mesopelagic layer during the pulses of large-particles. Spikes were captured with c_p measurements. Ribbons represent the quantiles 15th and 85th. The color indicates the zone.

FIGURE 3.26. Number of pulses of large-particles and large-chlorophyllous-particles sampled per month.

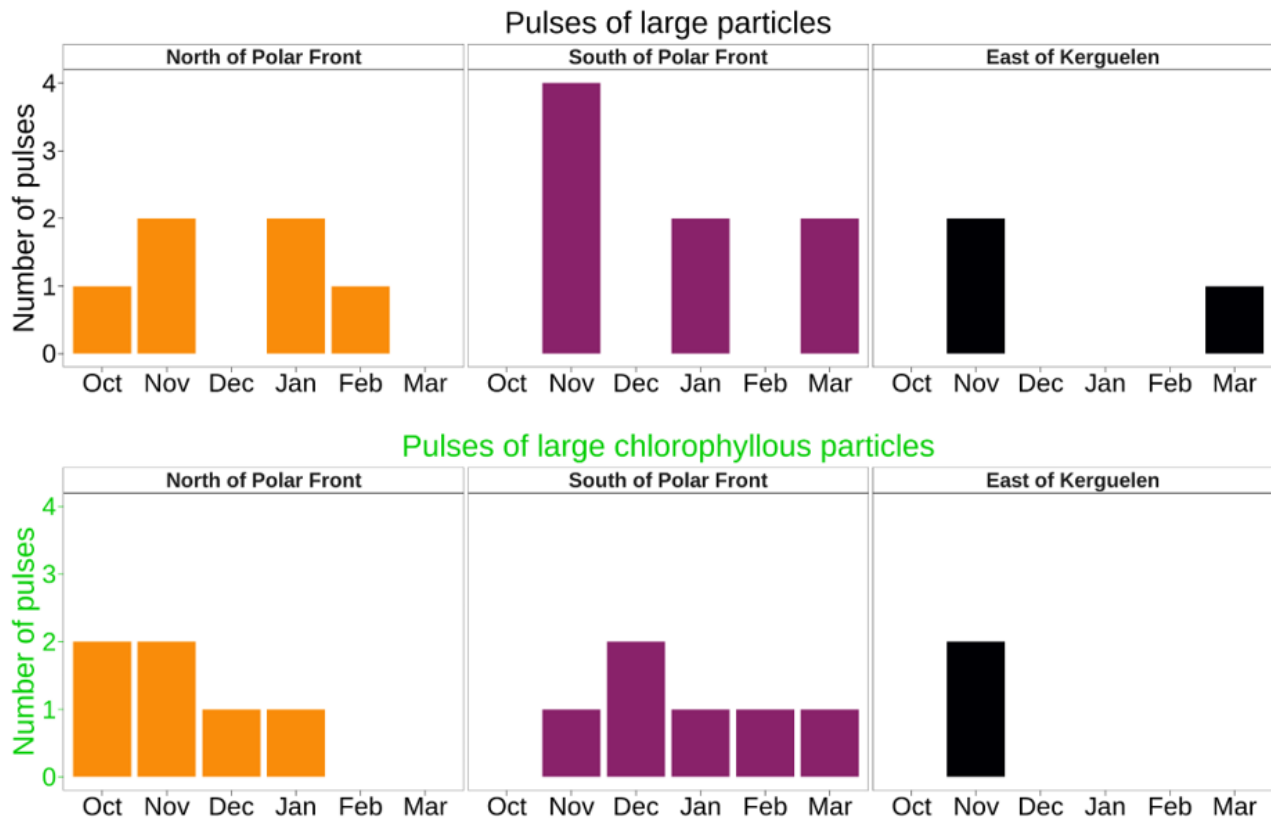


FIGURE 3.26 – Number of pulses of large-particles (top) and large-chlorophyllous-particles (bottom) sampled per month.

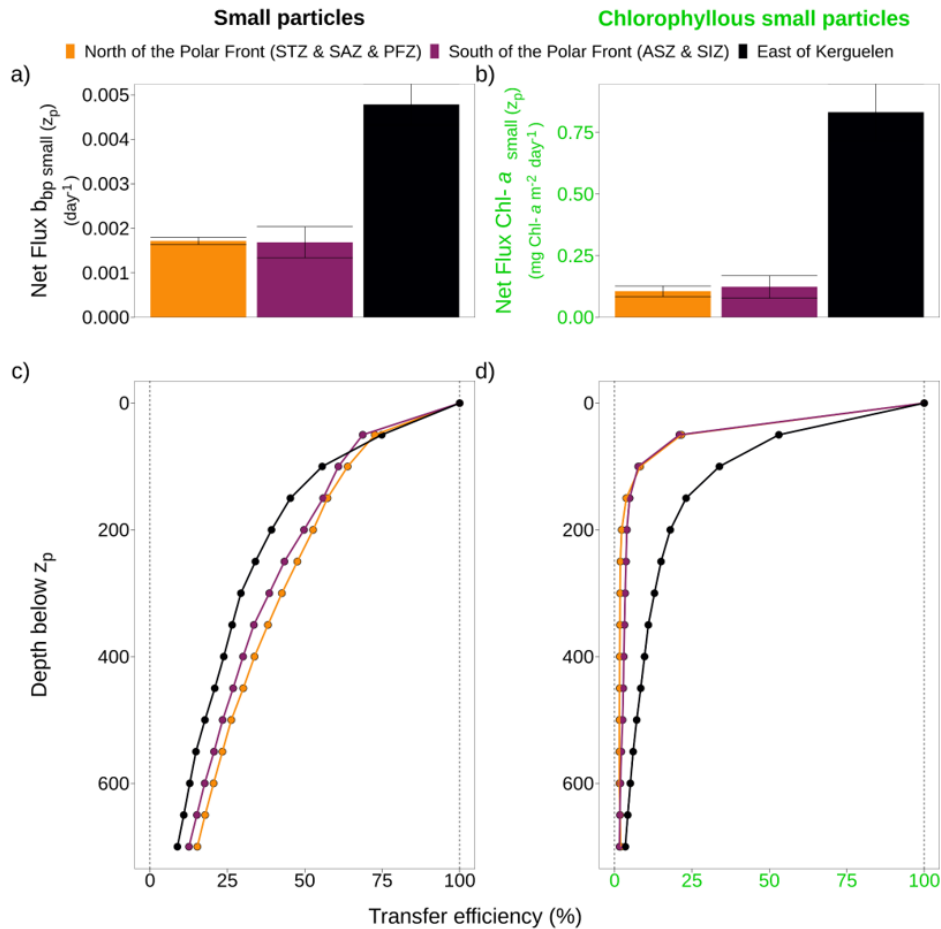
FIGURE 3.27. The downward transport of small-particles during the pulses.

FIGURE 3.27 – The downward transport of small-particles during the pulses. The a) net export flux and c) transfer efficiency of small-particles in the mesopelagic layer. Same for chlorophyllous particles on panels b) and d). The colour indicates the zone. The value is the median and the error bars represent the 15 and 85th quantiles.

The net export flux of small particles was highest East of Kerguelen with Chl- a rich particles that remained chlorophyllous during most of their sinking in the mesopelagic layer. In HNLC waters, the net export and transfer efficiency were similar between zones South and North of the Polar Front. The pulses of small particles were thus more consistent between zones North and South of the Polar Front compared to large-particle pulses, but confirms the distinctiveness of the iron-fertilized area where the potent export of particles was in part composed of fresh chlorophyllous particles.

FIGURE 3.28. Regional and seasonal variations of macro-nutrients in the productive layer.

Estimates of $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ and $[\text{NO}_3^-]$ showed a latitudinal gradient in HNLC waters with maximal concentrations in the southernmost zone SIZ (Figure 3.28 g-l), where the upwelling of Circumpolar Deep Waters fuels the productive layer with macronutrients (TAMSITT et al. 2017). A fraction of these waters is transported northward as the biological activity strips the nutrients out of the productive layer (NISSEN et al. 2021), resulting in a progressive decline in nutrients. South of the Polar Front, $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ decreased strongly as the water mass moved northward, revealing the heavy consumption by diatoms. Note that $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ values declined more abruptly than $[\text{NO}_3^-]$, which is consistent with the preferential consumption of $\text{Si}(\text{OH})_4$ by diatoms in iron-limited environments (ARTEAGA et al. 2019; TAKEDA 1998). In the waters North of the Polar Front, partially depleted in $[\text{Si}(\text{OH})_4]$, the phytoplankton assemblage fed on nitrate and caused the decrease in $[\text{NO}_3^-]$ as the water mass moved northward (Figure 3.28 g-k).

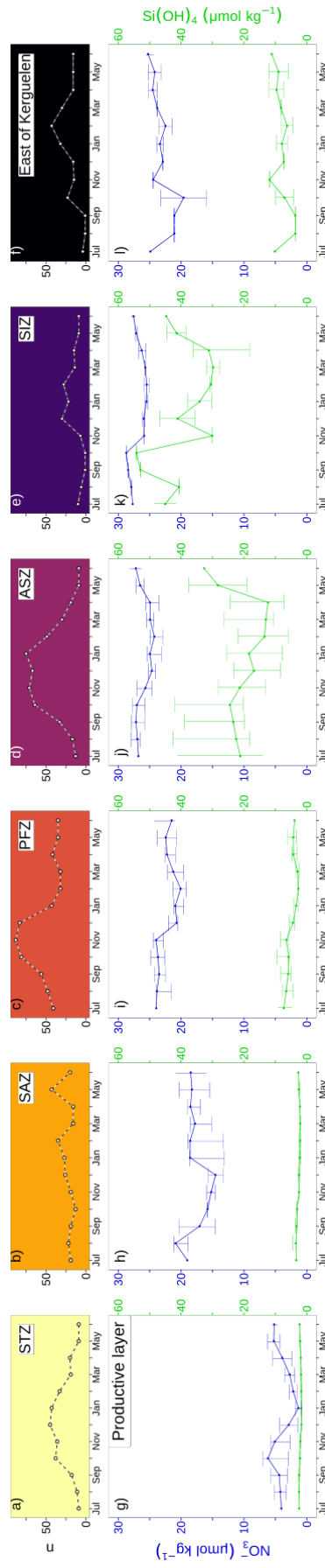


FIGURE 3.28 – Regional and seasonal variations of macro-nutrients in the productive layer. For each zone, a-f) the number of profiles per month ; monthly climatologies in the productive layer of g-i) the concentrations in $[\text{NO}_3^-]$ (blue) and $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ (green).

FIGURE 3.29. Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of particle size and b_{bp} in the productive layer, %micro and b_{bp} in the first fifteen meters.

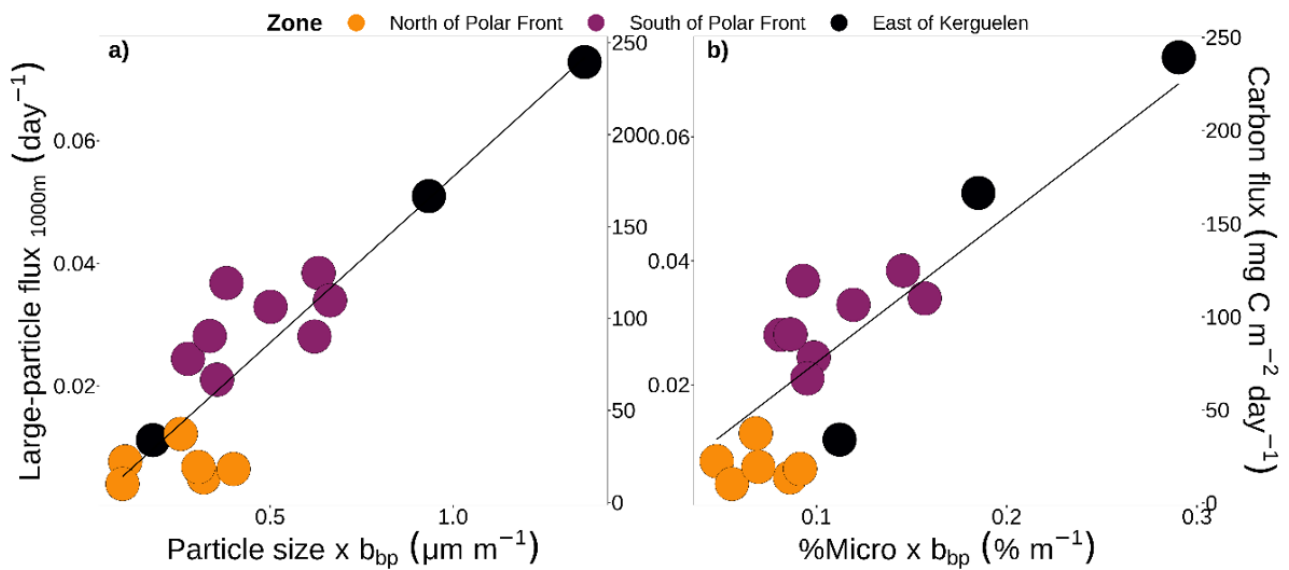


FIGURE 3.29 – Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of a) particle size and b_{bp} in the productive layer, b) %Micro and b_{bp} in the first fifteen meters. The black line is the least-square regression line. The point color refers to the zones.

FIGURE 3.30. Delineations of the period of intense production in the productive layer, and of large-particle pulses in the mesopelagic layer and at 1000m.

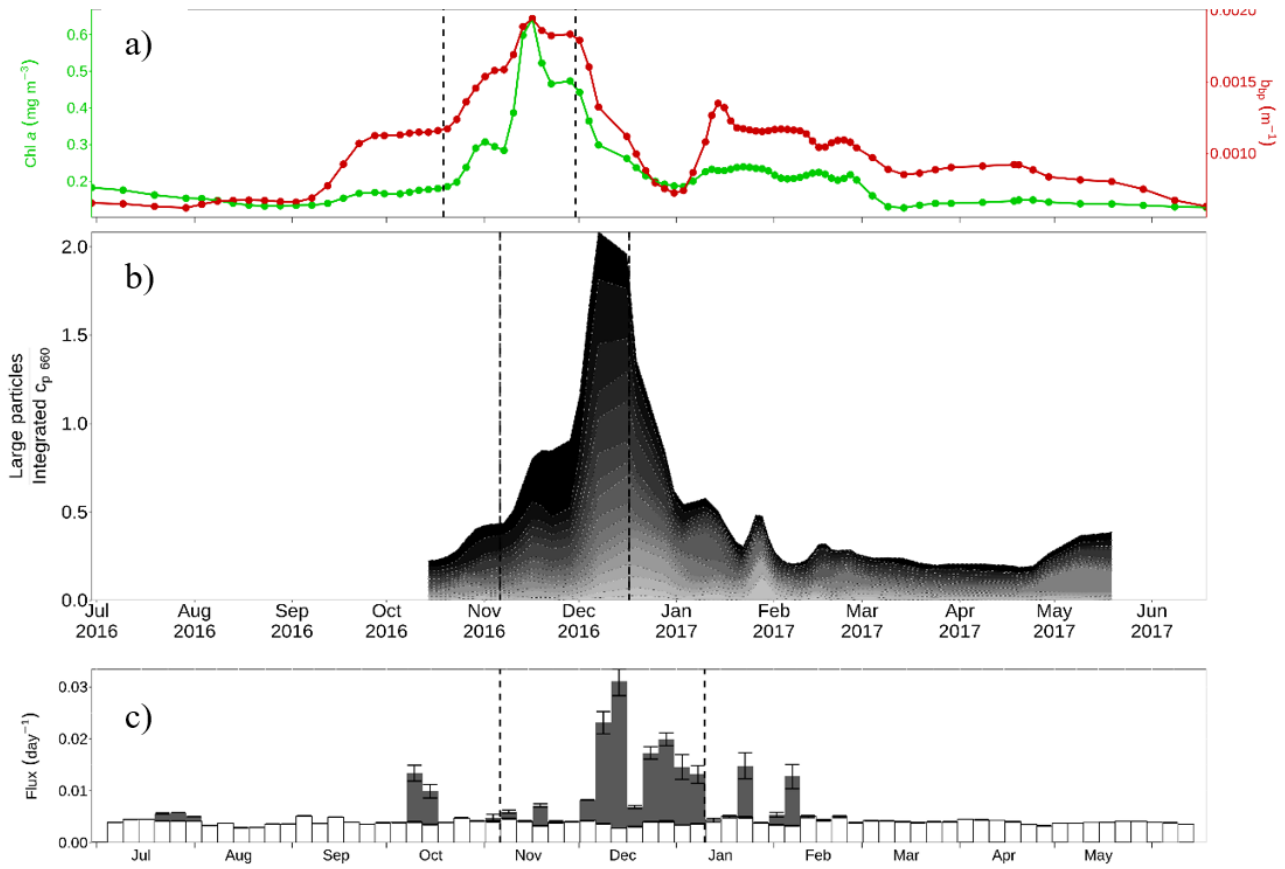


FIGURE 3.30 – Delineations of a) the period of intense production in the productive layer, and of large-particle pulses b) in the mesopelagic layer and at c) 1000m. The vertical dashed lines are the delimiters. Panel a) shows the time series of [Chl-*a*] (green) and b_{bp} (red) in the productive layer. Panel b) shows the time series of $i c_{p\ large\ 1000}^{94+z_i}$ for each progressively deeper layer in the mesopelagic zone. Panel c) shows the time series of $F_{large\ 1000m}$.

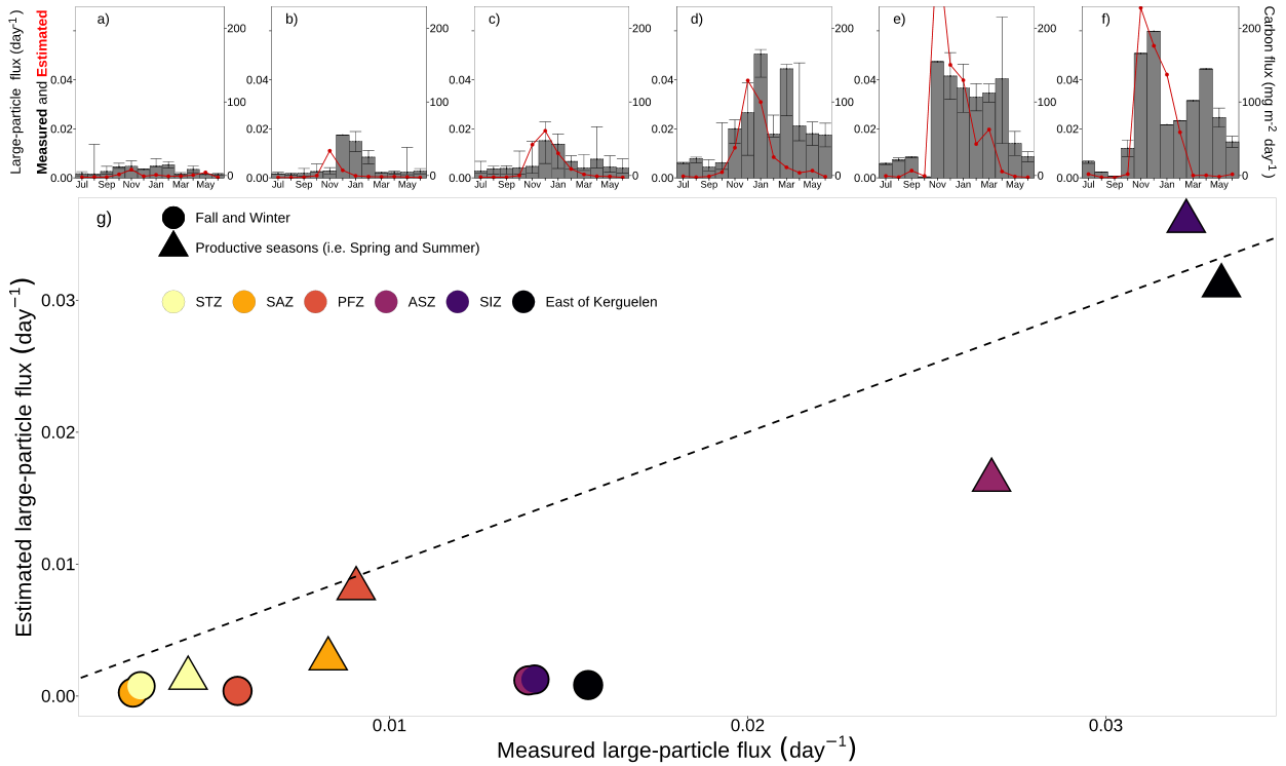
FIGURE 3.31. Validation of equation 3.11 using the monthly climatology.

FIGURE 3.31 – Validation of Equation 3.11 using the monthly climatology. Panels a-f) are the seasonal variations of estimated (red) and measured (bars) large-particle flux at 1000m for each zone. Estimations are done with monthly climatology of Particle.size² and b_{bp} (Equation 3.11). Panel g) compares the flux estimations and measurements averaged over the productive season. Averages over the seasons Fall and Winter are also showed. The point color refers to the various zones.

FIGURE 3.32. Validation of equation 3.12 using the monthly climatology.

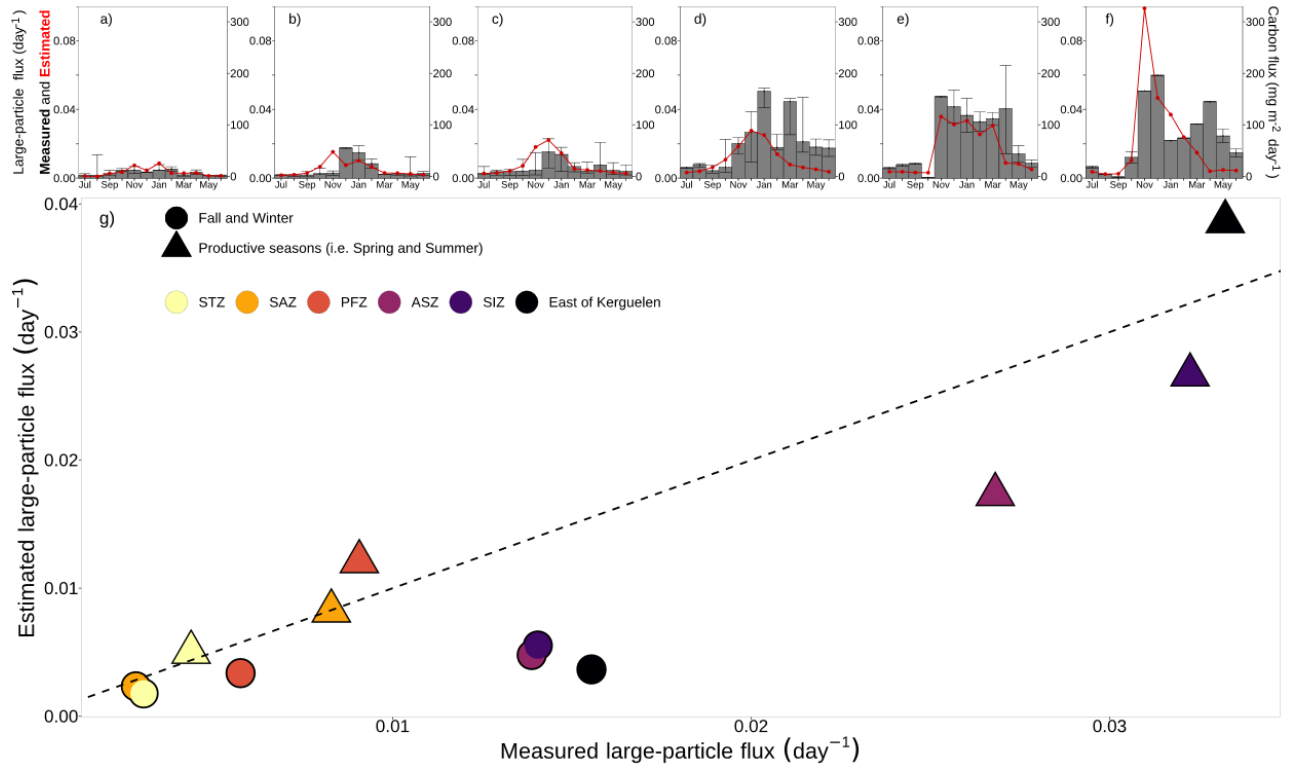


FIGURE 3.32 – Validation of Equation 3.12 using the monthly climatology. Panels a-f) are the seasonal variations of estimated (red) and measured (bars) large-particle flux at 1000m for each zone. Estimations are done with monthly climatology of $\%Micro^2$ and b_{bp} (Equation 3.12). Panel g) compares the flux estimations and measurements averaged over the productive season. Averages over the seasons Fall and Winter are also showed. The point color refers to the various zones.

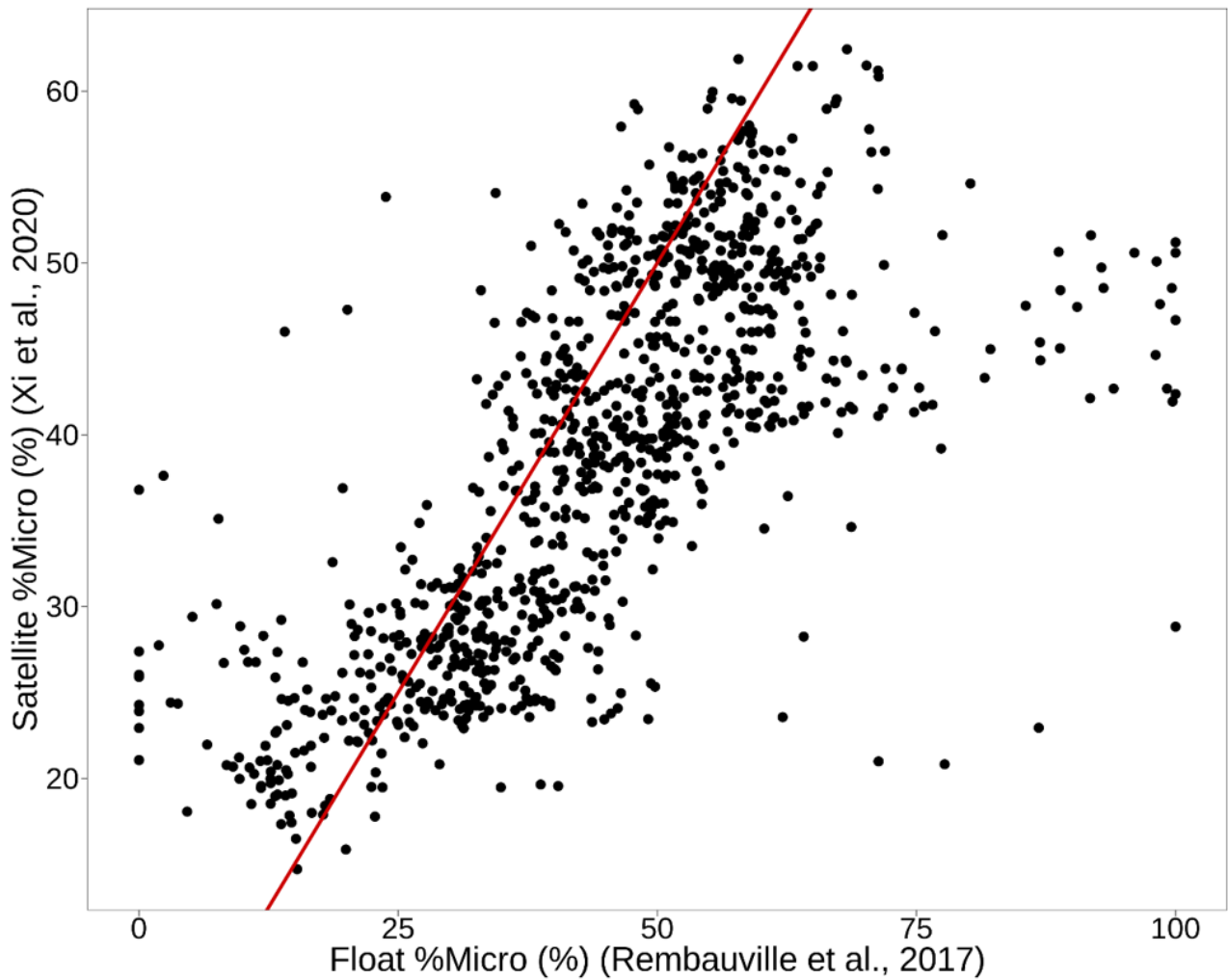
FIGURE 3.33. Comparison of %Micro derived from float and satellite data.

FIGURE 3.33 – Comparison of %Micro derived from float (REMBAUVILLE et al. 2017) and satellite data (XI et al. 2020). The red line is the identity line. The match-up strategy was a 9-day average of a 20 x 20 km box.

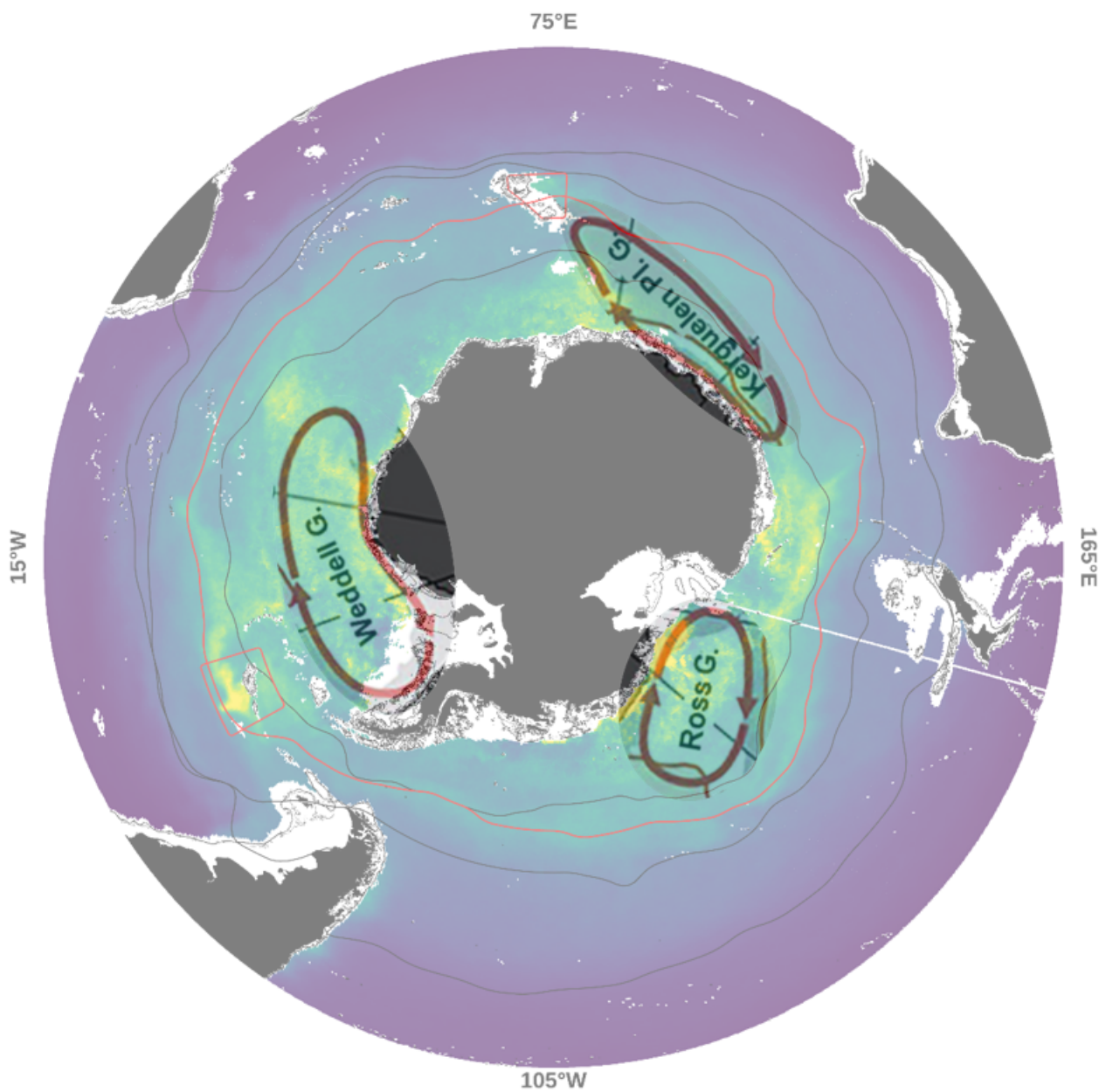
FIGURE 3.34. Locations of the main gyres of southern ocean.

FIGURE 3.34 – Locations of the main gyres of Southern Ocean (from CARTER et al. (2008), PARK et al. (2009) et VERNET et al. (2019))

3.3 Conclusion du chapitre

Cet ensemble de données acquis par sept flotteurs ont apporté de nouvelles observations à des échelles spatiales et temporelles suffisantes pour appréhender le fonctionnement de la pompe gravitationnelle. Cette stratégie d'échantillonnage peut être utilisée dans d'autres océans pour décrire le fonctionnement de la pompe gravitationnelle. Notamment dans les régions avec un rôle critique dans la séquestration du carbone comme, par exemple, les régions polaires de l'Atlantique Nord qui sont caractérisées par d'intenses flux associés aux floraisons de microphytoplancton (BRIGGS et al. 2011). Il s'agit d'ailleurs d'un objectif du projet ERC-REFINE qui est de déployer de nouveaux flotteurs équipés d'OST dans trois régions de l'Atlantique Nord, i.e. la Baie de Baffin, la Mer du Labrador et la Mer du Groenland (Figure 3.35).

Aujourd'hui, les flotteurs équipés d'OST sont cantonnés principalement dans l'Océan Austral. Il est donc impossible de mesurer les flux de grosses particules à 1000m dans d'autres régions en utilisant l'OST. Cependant, plus d'une centaine de flotteurs déployés dans différents océans ont été programmés pour mesurer certains paramètres durant la phase de dérive à 1000m, comme le b_{bp} . Ces mesures de b_{bp} , sensibles à la présence de particules, pourraient potentiellement contenir des informations sur la variabilité des flux à 1000m à l'échelle globale.

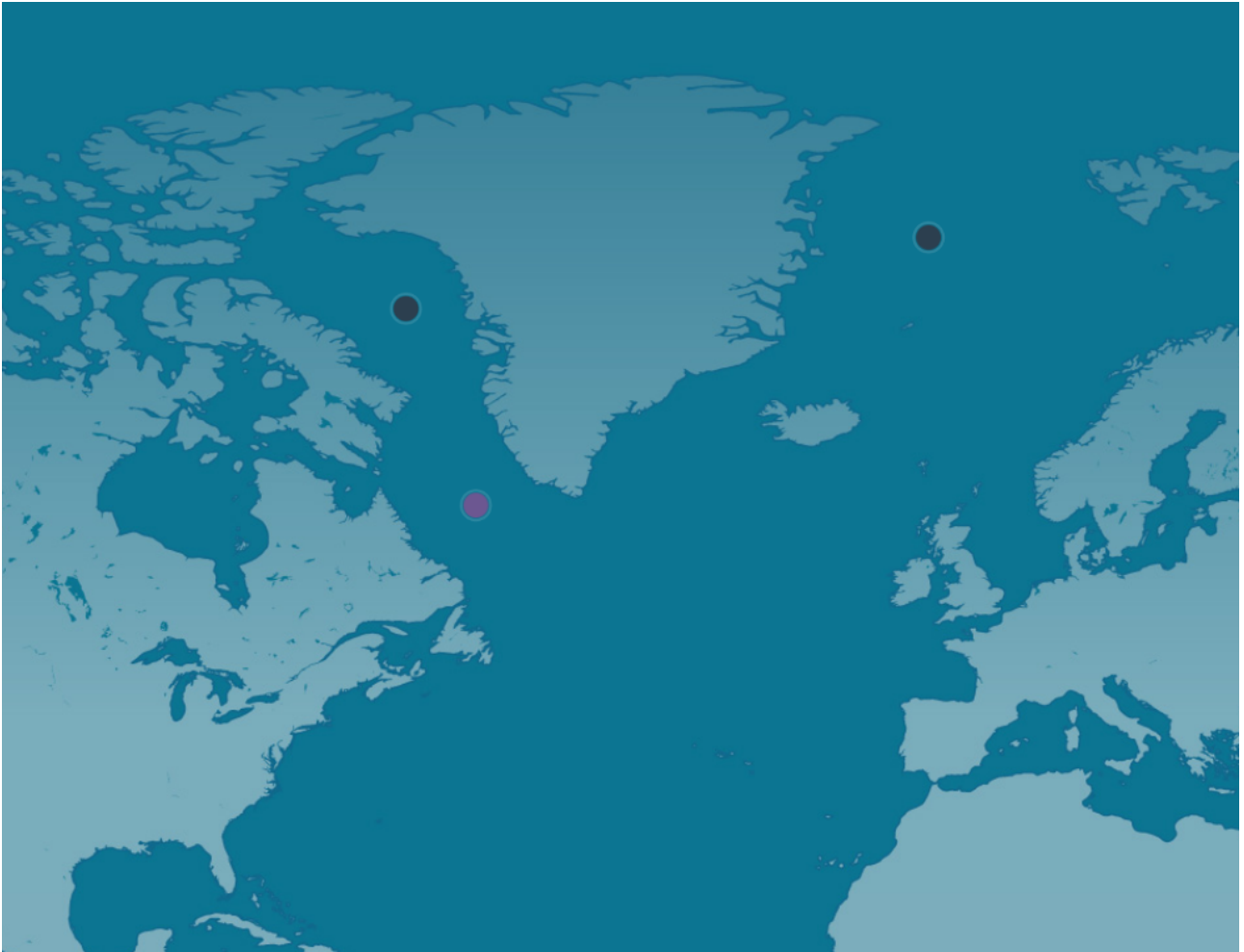


FIGURE 3.35 – Emplacement des prochains déploiements de flotteurs BGC-Argo équipés d’OST dans l’Atlantique Nord. Ces flotteurs sont équipés d’OST et déployés dans le cadre du programme ERC-REFINE. Source : <https://erc-refine.eu/>.

Chapitre 4

Variabilité du flux de grosses particules à 1000m dans l'océan global

Sommaire du présent chapitre

4.1 Introduction du chapitre	160
4.2 Etude en préparation	163
4.2.1 Texte principal	163
4.2.2 Matériel Supplémentaire	177
4.3 Conclusion du chapitre	184

4.1 Introduction du chapitre

Les flotteurs BGC-Argo observent la structure verticale de la colonne d'eau en activant leurs capteurs durant la phase de remontée. Cette phase de remontée de 1000m à la surface est effectuée en 3h¹, ce qui correspond à 1% de la durée d'un cycle de 10 jours. A l'inverse, environ 98% de la durée de ce cycle est dédié à la phase de dérive du flotteur à 1000m, une phase durant laquelle aucun capteur n'est activé selon le protocole standard BGC-Argo.

Dans le chapitre précédent, nous avons vu l'intérêt d'activer le transmissiomètre à 1000m pour mesurer le flux de particules. Cette décision, prise par le LOV en 2014, était motivée par l'efficacité démontrée de ce capteur pour capturer les particules en sédimentation et estimer des flux (BISHOP et WOOD 2009; ESTAPA et al. 2013). L'intérêt d'activer les autres capteurs était quant à lui plus incertain.

L'activation de l'ensemble des capteurs induirait une réduction de 17% de la durée de vie des flotteurs (BITTIG et al. 2019), et donc une diminution du nombre de profils verticaux. De plus, l'intérêt des mesures à 1000m pour les différentes missions du programme BGC-Argo n'est pas confirmé. Cependant, cette activation peut être implémentée sur plusieurs dizaines à centaines de flotteurs, ce qui représenterait une couverture spatio-temporelle unique des données d'observation à 1000m. Si ces données s'avèrent utiles pour l'observation de certains processus, elles pourront être utilisées pour résoudre la variabilité de ces processus au bas de la zone mésopélagique de nombreux océans, comme suggéré par POTEAU et al. (2017).

Le 24/10/2012, après de nombreuses discussions, l'équipe du LOV a décidé d'envoyer les premières instructions d'activation des capteurs à 1000m à plusieurs dizaines de flotteurs pilotés par le laboratoire, puis à chaque nouveau flotteur déployé. Les années qui suivirent firent partagées entre le doute sur l'intérêt de ces mesures coûteuses en énergie et l'excitation d'obtenir des résultats unique à l'échelle globale. En 2018, les premiers résultats étaient présentés à la communauté scientifique lors de la conférence *Ocean Sciences Meeting*. Ces résultats mettent en évidence la variabilité régionale et saisonnière des mesures de b_{bp} des petites et grosses particules à 1000m (Figure 4.1). Ces résultats, parmi d'autres (e.g. JUTARD et al. (2021)), ont confirmé l'intérêt de ces mesures à 1000m pour compléter la mission d'observation des flotteurs BGC-Argo.

Aujourd'hui, c'est plus d'une centaine de flotteurs qui ont été programmés pour activer leurs capteurs à 1000m, constituant une base de données adéquate pour l'étude de certains processus à l'échelle globale. L'objectif du chapitre 4 est d'évaluer le potentiel de ces mesures pour l'étude de la pompe gravitationnelle, et en particulier des flux de grosses particules avec les mesures

1. La vitesse moyenne de remontée d'un flotteur est de 10cm/s

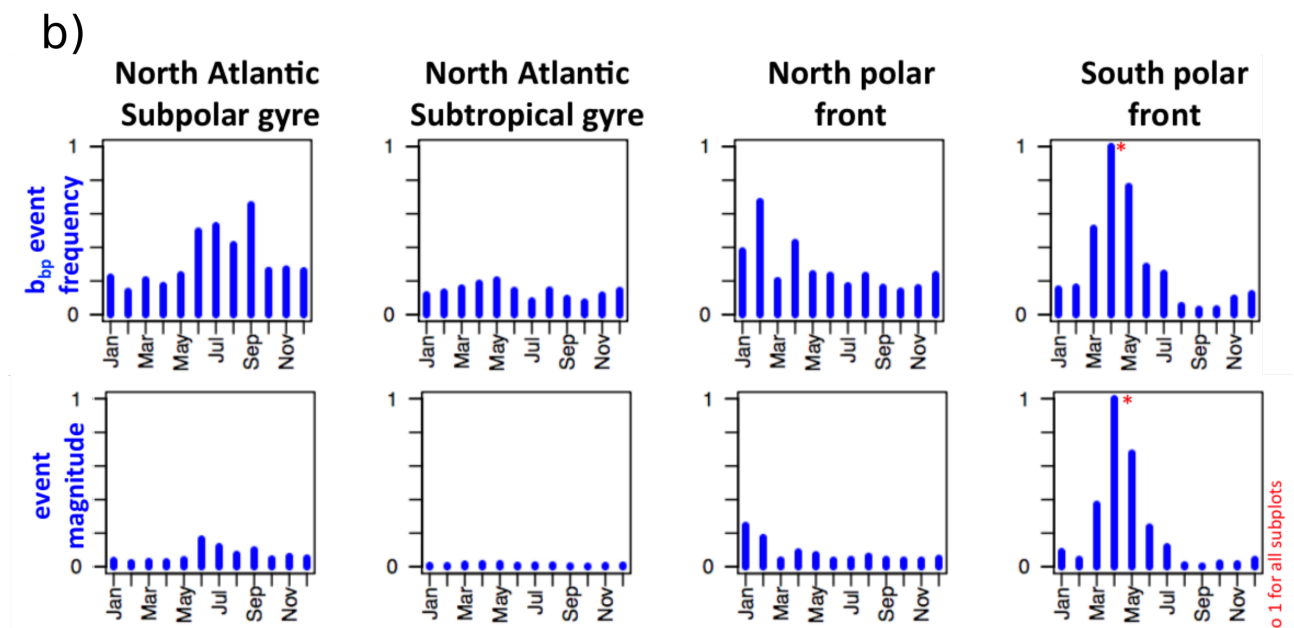
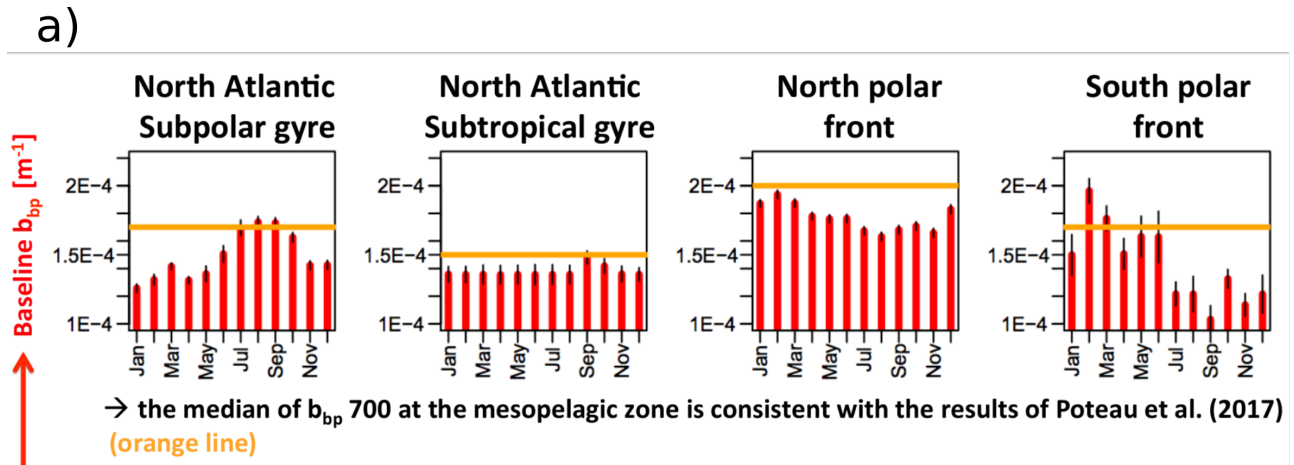


FIGURE 4.1 – Variabilité régionale et saisonnière a) des concentrations de petites particules et b) de la fréquence des spikes. Ces résultats ont été obtenus avec les mesures de b_{bp} à 1000m. Ces figures sont extraites du poster intitulé "Analysis of high frequency optical backscattering and Chla fluorescence data obtained from BGC-Argo floats at the bases of the mesopelagic zone" et présenté par Antoine Poteau lors de la conférence *Ocean Sciences Meeting* en 2018. Liste des co-auteurs : Antoine Poteau, Emmanuel Boss, Hervé Claustre, Nathan Briggs, Alexandre Mignot.

de b_{bp} à 1000m. Dans un premier temps, nous avons développé une méthode de détection des spikes et du flux de grosses particules à 1000m. Ensuite, nous avons analysé les mesures de 176 flotteurs pour caractériser la variabilité du flux dans différentes zones. Enfin, nous avons évalué le lien entre le flux à 1000m et certains paramètres en surface, comme la taille des particules et la structure de taille de la communauté phytoplanctonique.

4.2 Etude en préparation

4.2.1 Texte principal

Sinking carbon flux at 1000m from standard bio-optical measurements of BioGeoChemical-Argo floats.

Louis Terrats, Hervé Claustre, Antoine Poteau, Nathan Briggs, Léo Lacour, Antoine Mangin, and Griet Neukermans.

INTRODUCTION

The Biological Carbon Pump (BCP) is a combination of physical and biological processes transporting to the mesopelagic zone ($\sim 200\text{-}1000\text{m}$) a part of the organic carbon photosynthetically produced by phytoplankton in the sunlit surface layer. The gravitational sinking of large particles contributes to half of the BCP and includes rapidly-settling autotrophic biomass and zooplankton fecal pellets (BOYD et al. 2019), which attenuate differently in the mesopelagic layer depending in part on their size and composition set by the surface ecosystem (HENSON et al. 2012; GUIDI et al. 2015). Reaching sufficient deep waters such as below the mesopelagic zone, some of these sinking particles and their carbon content was sequestered from the atmosphere for more than 50 years before it was transported back to the surface by the ocean overturning circulation (SIEGEL et al. 2021); making the BCP an important regulator of CO_2 atmospheric levels, and the measurements of the large-particle flux at 1000m a prerequisite for a better quantification of the carbon sequestration.

Standard methods for measuring the flux of particulate organic carbon (POC) in the mesopelagic zone are based on sediment traps and radiochemical tracers that have been widely used in the last decades, but they are nevertheless labour-intensive methods and require ship support. As a result, the observations are limited to a period of days at sampling locations, and the only long temporal continuum of flux measurements are restricted to a handful of sites. The consequence is that significant observational gaps do exist and prevent to adequately characterize the regional and seasonal patterns in BCP. Improving our estimates of the BCP thus requires an observational strategy to detect the flux of mesopelagic particles over broad spatial scales and for months to years.

The BioGeoChemical-Argo floats, free-drifting platforms profiling the water column from the surface to 1000m, appears to fulfil this gap by measuring bio-optical parameters at unparalleled temporal and spatial scales. Among the core parameters are the particulate backscattering coefficient (b_{bp} , in m^{-1}), proxies for the particle concentration and used to detect large-particles (BRIGGS et al. 2011). The passing of large-particles in front of the sensors generates spikes on profile data and are used to address the flux of large particles in the mesopelagic layer with float profiles, but these estimates cover short periods as they are limited to massive flux events of several days (BRIGGS et al. 2011; BRIGGS et al. 2020). More than a hundred floats additionally measured b_{bp} during their drift phase at 1000 m and collected a multi-year continuum of particle measurements in several oceanic regions. Provided that we can detect spikes with these measurements, the floats could be used to address large particles at 1000m at unparalleled scales resulting in an opportunity to improve estimates of carbon sequestration in the global ocean.

The objective of this study is to assess the potential of the float measurements at 1000m to address the carbon flux of large particles. We first set up a detection method of b_{bp} spikes at

1000m that successfully compared with flux measurements of large sinking particles measured by an Optical Sediment Trap (OST), a sensor equipped on 11 floats to capture the particle flux at 1000m (ESTAPA et al. 2013). We subsequently analyzed spike data from 176 floats measuring b_{bp} at 1000m to retrieve the seasonal variation in the large-particle flux at 1000m in various zones, which we further compared to POC flux observations from sediment traps compiled by MOUW et al. (2016). We finally compared our results with proxies for particle size and ecosystem structure at the ocean surface, and proposed satellite and float surface predictors for the large-particle flux at 1000m over the global ocean.

MATERIALS AND METHODS

FLOAT SENSORS.

All BGC-Argo floats were equipped with the standard bio-optical sensor ECO Triplet (Three Channel Sensor ; WET Labs, Inc., USA) that measures the angular scattering coefficient of particles at 700 nm and an angle of 124°, from which we derived b_{bp} at 700 nm (BOSS et PEGAU 2001 ; SCHMECHTIG et al. 2018). This sensor also measures the fluorescence of Chlorophyll-a and Colored Dissolved Organic Matter (CDOM) at excitation/emission wavelengths of 470/695 and 370/460 nm, respectively. Eleven of these floats were equipped with the C-Rover beam transmissometer (WET Labs, Inc., USA) that measures the attenuation of light by particles at 660 nm (c_p in m^{-1}) and acts as an OST during the drift phase at 1000m.

The SBE 41 CP Conductivity-Temperature-Depth sensor (Sea-bird Scientific, USA) measures the temperature, salinity and the pressure converted to depth. These data were quality controlled following WONG et al. (2022) and converted to density. We then estimated the Mixed Layer Depth (MLD, in m) with the algorithm of HOLTE et TALLEY (2009) that relies on temperature, salinity, and density profiles.

SPIKE IDENTIFICATION

The passing of large particles corresponding to aggregates and faecal pellets caused occasional and transient spikes on time series of b_{bp} , while the unspiked signal correspond to the concentration of small particles (Figure 4.2a, BRIGGS et al. (2020) ; GARDNER et al. (2000)). We addressed the detection of large particles at 1000m by splitting the bio-optical measurements into the spiked and unspiked signal with a method similar to BRIGGS et al. (2011), which was initially developed to detect spikes on profile data and adapted here to time series at 1000m.

For each float, we first calculated the baseline by applying a 3-day running minimum and maximum filter (green line on Figure 4.2a). This baseline corresponds to most of the signal from small-particles, while the residuals represent the signal from large particles plus a “spike blank”. We estimated the upper limit for the “spike blank” as thrice the 70th percentile of all residuals in winter, when the presence of large particles was supposed to be the lowest :

$$\text{Upper limit of spike blank} = 3 \times Q^{70th} (\text{winter residuals}) \quad (4.1)$$

The residuals higher than the upper limit of spike blank are the spikes corresponding to large particles (i.e. aggregates and fecal pellets), while the residuals lower than the limit were added

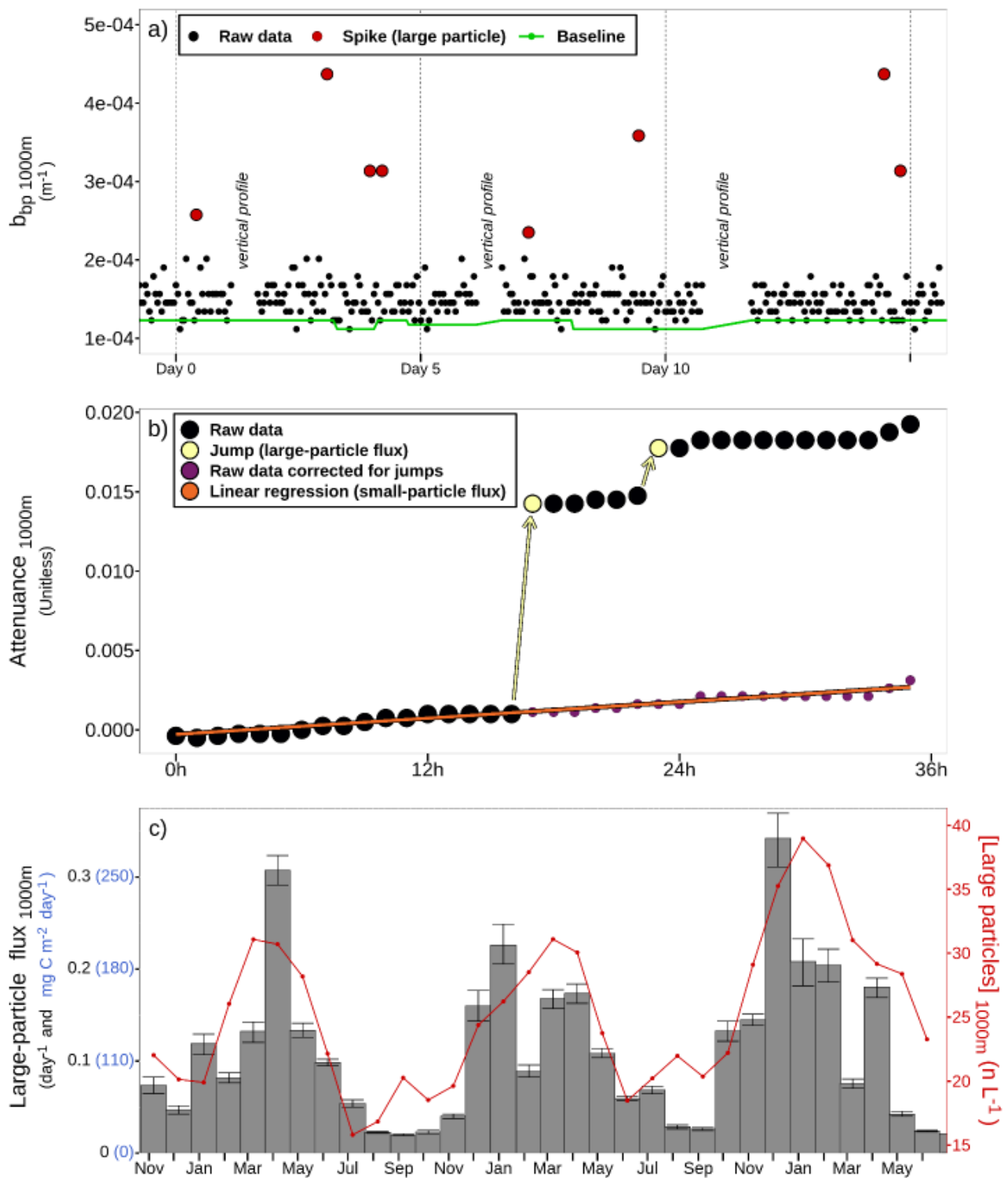


FIGURE 4.2 – Detection of large-particle a) concentration and b) flux. Plot a) shows time series of b_{bp} raw measurements at 1000m (black points) overlaid by the baseline (green line) and scanned for occurrence of spikes (red points) then converted to [Large particles]. Plot b) is time series of raw attenuation (black) with the large- (jumps) and small-particle flux represented by white arrows and the orange regression line, respectively. Plot c) overlays the time series of large-particle flux and [Large particles] of the float n°6902739.

to the baseline to form the total signal from small particles. This upper limit in spike blank corresponds to the minimal height of spikes due to large particles, which equals $2.0 \cdot 10^{-4} \pm 5.5 \cdot 10^{-5} \text{ m}^{-1}$ on average and corresponds roughly to a size threshold of $XX \text{ }\mu\text{m}$ (BRIGGS et al. 2013).

Spikes can be used to address the sinking particles through various aspects such as their concentration (REMBAUVILLE et al. 2017) or size (BRIGGS et al. 2013). We derived the concentration of large particles by dividing the number of spikes by the volume sampled over 5-day bins :

$$[\text{Large particles}] \text{ (n L}^{-1}\text{)} = \frac{n \text{ spikes}}{n \text{ measurements} \times \text{sample volume}} \quad (4.2)$$

where n spikes and n measurements are the number of spikes and measurements over the 5-day bin, respectively, and sample volume is the volume sampled at each measurement ($1.9 \cdot 10^{-3} \text{ L}$, ZHANG et al. (2021)). Estimation of particle size requires the high-frequency acquisition of b_{bp} measurements that is not parameterized during the drift phase at 1000m (BRIGGS et al. 2013), so we addressed particle size with the height of b_{bp} spikes that is a proxy for the equivalent circular diameter of particles (MCKENZIE et al. 2020).

We applied the spike-detection method on CDOM timeseries to detect and remove spikes caused by the passing of living organisms near sensors, which is another source of b_{bp} spikes and can potentially lead to over-estimation of [Large particles] (HAËNTJENS et al. 2020). We considered this bias by removing b_{bp} measurements within 6 hours of a CDOM spike which is caused by fluorescent material associated to zooplankton activity and represented 0.1% of our data.

PARTICLE FLUX

When the transmissometer is vertically oriented, the detection window acts as an OST on which sinking material settles overtime when the float is parked at 1000m (BISHOP et WOOD 2009). The accumulation of particles on the detection window leads to an increase in c_p with time (Figure 4.2b), which is a good proxy for the flux of particles (ESTAPA et al. 2013; ESTAPA et al. 2017).

We derived the particle flux using the method described in the Chapter 3 that distinguished the accumulation rate of small and large particles on the detection window. Briefly, the episodic deposits of large particles caused sudden and distinct jumps in attenuation (i.e. $c_p \times$ the sensor pathlength of 0.25m, unitless), while the regular settling of small particles caused a continuous and slight increase (Figure 4.2b). After identifying the jumps with a K -nearest neighbours algorithm, we computed the fluxes of large and small particles as the increasing rate in attenuation ascribed to the deposit of large and small particles, respectively. These fluxes, in units of day^{-1} , were finally converted in $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ using the attenuation-to-carbon global relationship of

ESTAPA et al. (2022) determined with observations from sub-tropical to sub-polar environments :

$$Particle\ flux\ (mg\ C\ m^{-2}\ day^{-1}) = 633 \times Particle\ flux\ (day^{-1})^{0.77} \quad (4.3)$$

SURFACE VARIABLES

Particle concentration at the surface was estimated with the satellite b_{bp} product (MARITORENA et SIEGEL 2005) and the float b_{bp} profiles that we corrected following standard quality control procedures and averaged in the mixed layer. We also derived particle size parameters, such as the average size of large particles from high-resolution float b_{bp} measurements in the mixed layer (1 observation per meter) (BRIGGS et al. 2013), and the proportion of micro-phytoplankton (%Micro, in %) obtained from satellite observations of the size-structure of phytoplankton assemblage (XI et al. 2020).

We paired satellite observations with float locations using a spatial and temporal resolution as small as possible, as required for strict calibration of satellite products (BAILEY et WERDELL 2006), but wide enough to obtain a continuous time-series of satellite data that describe the environment in the different zones. The optimal configuration was a 1-day average of a 5x5 pixel box of 4 km resolution satellite products so that we achieved continuous time series using acceptable temporal and spatial windows (HAËNTJENS et al. 2017). In this configuration, the spatial variability of satellite-derived b_{bp} and %Micro was within $9 \pm 8\%$ and $4 \pm 4\%$, respectively, indicating acceptable heterogeneity.

COMPUTE REGIONAL AND SEASONAL VARIABILITY

We divided data into several zones with similar hydrological and biogeochemical characteristics to obtain robust regional patterns across the global ocean. These zones were delineated with float temperature, satellite sea-ice coverage, and the coordinates of measurements (thresholds in Table S3 of CORNEC et al. (2021) and in GRAY et al. (2018) for the Southern Ocean). For each zone, we computed the monthly-climatology of each variable to obtain robust seasonal variation, and represented the inter-annual variability with the quantiles 15th and 85th.

STATISTICAL ANALYSIS

We used a piece-wise regression to fit the monthly climatology of [Large particles] to large-particle flux. This method models the regression function into several linear partitions each connected by breakpoints indicating the locations where the slope changes.

RESULTS AND DISCUSSION

ESTIMATING LARGE-PARTICLE FLUX WITH [LARGE PARTICLES]

Floats with an OST operated in a variety of trophic regimes ranging from sub-tropical to polar waters that permitted the comparison of [Large particles] with large-particle flux from the major open ocean environments (Figure 4.7 in [supporting information](#)). The [Large particles] was strongly correlated with the large-particle flux as showed on Figure 4.3, and confirmed that it can be used as a proxy for the flux at 1000m. The [Large particles] greater than 13.5 n L⁻¹ captured 85% of the variability in the carbon flux ($r^2 = 0.85$, Root Mean Square Error (RMSE) = $5.6 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1} \mid 12 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) :

$$\text{Large particle flux}_{1000m} (\text{day}^{-1}) = [\text{Large particles}]_{1000m} \times 1.86 \cdot 10^{-3} - 2.22 \cdot 10^{-2} \quad (4.4)$$

, indicating that concentration of sinking particles was the main factor conditioning the magnitude of the flux.

Small fluctuation in this relationship was noted between zones (Figure 4.8 in [supporting information](#)), suggesting that additional factors conditioned the increasing rate of flux with [Large particles] (also called the slope). South of the Polar Front, flux increased at a higher rate with [Large particles] compared to North, suggesting that particles sank at a faster rate and/or carried a greater amount of POC. Spike heights at 1000m, an optical proxy for the size of large particles (BRIGGS et al. 2013 ; MCKENZIE et al. 2020), indicated that particles were of larger size South of the Polar Front (Figure 4.9 in [supporting information](#)) and supports the hypothesis that they carried more POC and / or sank at a faster rate, consistent with float observations in the mesopelagic layer of the Southern Ocean (Chapter 3). Similarly, we reported different relationships depending on the seasons with higher slopes in Spring, Summer, and Fall while it was significantly lower in Winter (Figure 4.8 in [supporting information](#)). Again, we found that these differences were related to particle size with smaller spike heights in Winter while flux from Spring to Fall was composed of particles associated with greater spike heights (Figure 4.9 in [supporting information](#)). This apparent sensitivity of Equation 4.4 to the particle size can be represented with linear relationships between the spike height and the slope or intercept of Equation 4.4 (Figure 4.10 in [supporting information](#)), suggesting that this equation can be improved with consideration of spike height.

Variations in [Large particles] below 13.5 n L⁻¹ appear less sensitive to flux as illustrated by the negligible increase in flux despite large increase in [Large particles] (Figure 4.3). This suggests

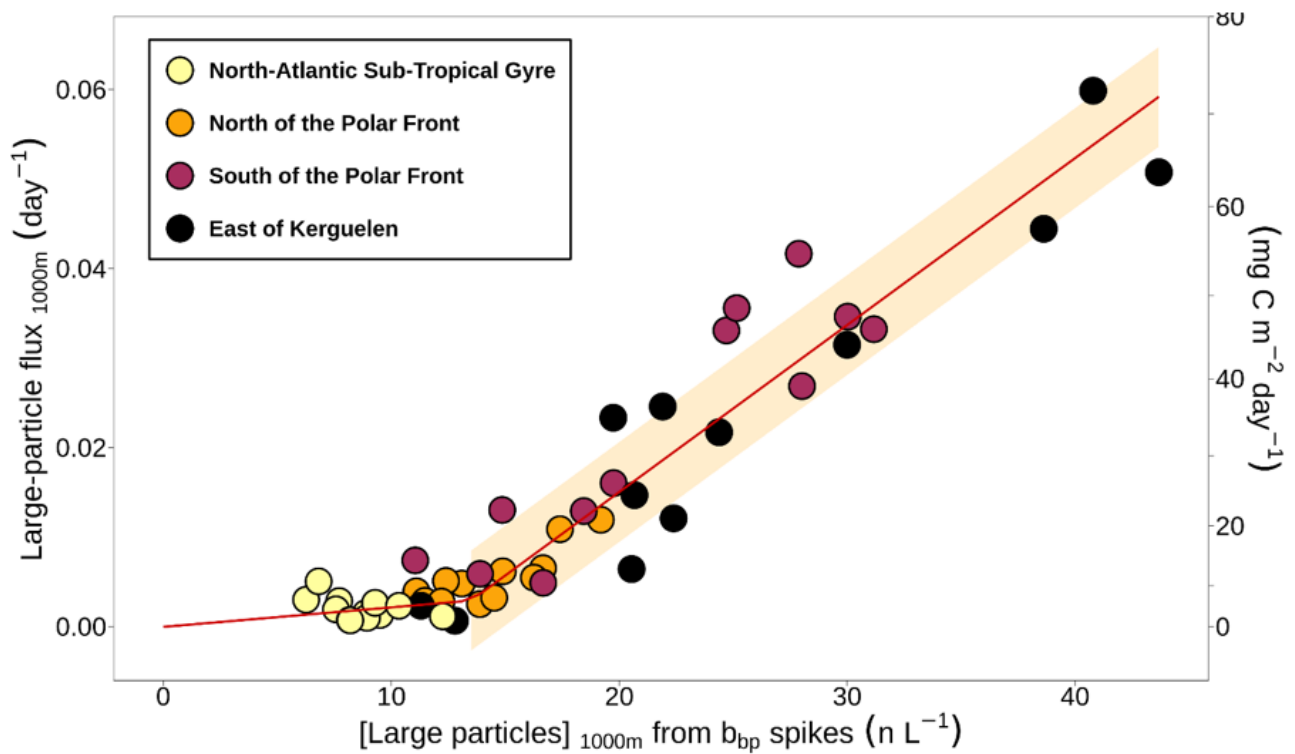


FIGURE 4.3 – Comparison of [Large particles] and the large-particle flux expressed in day⁻¹ and mg C m⁻² day⁻¹. The piece-wise regression line is in red and the yellow ribbon represents the Root Mean Square Error (RMSE) of flux estimation with Equation 4.4.

that [Large particles] inferior to 13.5 n L^{-1} mainly represent a pool of a fluctuating number of particles not caught by the OST as if they were non-sinking, an hypothesis supported by observations of mesopelagic non- or slow-sinking particles (RILEY et al. 2012), or not identified as large particles by the OST measurement processing method. Interestingly, these particles were mainly associated with spike height lower than $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$, while the sinking particles trapped by the OST corresponds to spike height greater than $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ (Figure 4.11 in [supporting information](#)). This suggests that the particles were slow-sinking and/or not identified as large particles due to their smaller size characterized here by spike height lower than $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$. Note that this value of $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ is similar to the spike height threshold of $1 \cdot 10^{-3} \text{ m}^{-1}$ used to detect large particles by REMBAUVILLE et al. (2017).

Considering a proxy for particle size should improve the accuracy of flux estimates as suggested by the different relationships between [Large particles] and flux depending on the spike height. Focusing on the subset of Figure 4.3 associated with spike height greater than $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$, we adjusted Equation 4.4 by computing the relationship between spike heights and the slope or intercept :

$$\begin{aligned} \text{Large particle flux}_{1000\text{m}} (\text{day}^{-1}) = \\ [\text{Large particles}]_{1000\text{m}} \times (1.4 \times \text{spike height}) - (17 \times \text{spike height}) \end{aligned} \quad (4.5)$$

where $(1.4 \times \text{spike height})$ and $(17 \times \text{spike height})$ were retrieved by fitting the slope or intercept of Equation 4.4 to the spike height (Figure 4.10 in [supporting information](#)). Considering spike height slightly increased the accuracy of flux estimation compared to performances of Equation 4.4 ($r^2 = 0.91$ and $\text{RMSE} = 5.0 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1} \mid 10 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), and demonstrated that proxies for particle concentration and size derived from b_{bp} measurements can be used to estimate the particle flux accurately.

REGIONAL AND SEASONAL VARIATION IN LARGE-PARTICLE FLUX AT 1000M

Using global observations of [Large particles] converted to POC flux with Equation 4.5 and 4.3, we computed the seasonal variation in the large-particle flux at 1000m across 11 zones from high to low latitudes (Figure 4.4). Intense seasonal variations were systematically observed in high-latitude waters such as the North Atlantic Sub-Polar Gyre, Northern Seas, and the Southern Ocean, where the annual flux equaled 3.2 , 3.6 , and $3.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ respectively.

In the Southern Ocean, the aggregate flux shows different patterns consistent with the presence of distinct biogeochemical environments. The Southern Ocean primarily consists in High-Nutrient Low-Chlorophyll (HNLC) waters where iron depletion limits the production of particles (MARTIN et al. 1990) and that were associated with lower carbon sequestration as illustrated North of

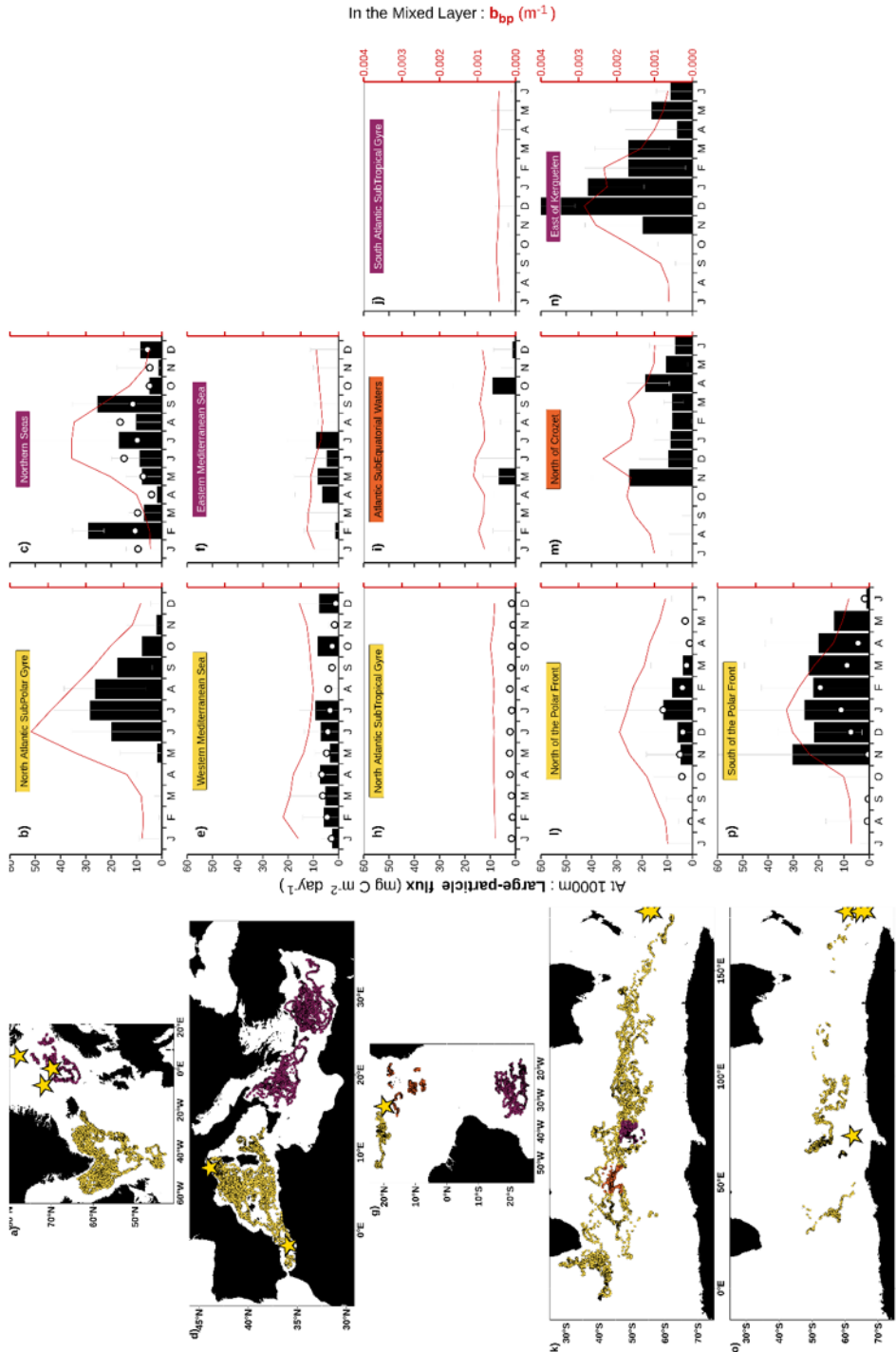


FIGURE 4.4 – Seasonal dynamics of the large-particle flux at 1000m in various zones covering polar to equatorial environments. Maps showed the sampling in various areas being from North to South : a) sub-polar North Atlantic, d) Mediterranean Sea, g) Subtropical and Equatorial Atlantic waters, k) North of Southern Ocean’s Polar Front, o) South of Southern Ocean’s Polar Front. For each zone, we computed the monthly climatological of large-particle flux at 1000m (black bars), and the b_{bp} averaged in the mixed layer (red line). Yellow stars on maps are the locations of sediment traps used to compute the monthly climatology of POC flux at 1000m and represented with white points on the monthly time series.

the Polar Front ($1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$). However, local iron inputs in these waters disrupt the planktonic ecosystem and result in a higher sequestration East of Kerguelen ($6.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) and North of Crozet ($2.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), in line with observations of distinct flux patterns between HNLC and nearby iron-fertilized areas (SAVOYE et al. 2008; SALTER et al. 2012). South of the Polar Front, the flux is four times higher compared to HNLC waters North of the Polar Front despite similar particle biomass at the surface (1.0 vs. $4.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ North and South of the Polar Front, respectively), as a result of the presence of larger and faster-sinking particles South of the Polar Front produced by the phytoplankton community dominated by micro-phytoplankton such as diatoms (Figure 4.9 in supporting information) (Chapter 3).

Fluxes were less intense in the Mediterranean Sea ($1.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), Sub-tropical gyres ($0 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), and Equatorial Waters ($0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), consistent with the lower particle biomass in the mixed layer (Figure 4.4) and the domination of small sinking particles (CAEL et al. 2020; LEUNG et al. 2021; NOWICKI et al. 2022). These systems were characterised by strong and persistent stratification that is expected to inhibit productivity, at the exception of the Mediterranean Sea where located episodes of intense vertical mixing in winter promote fertilization and productivity of surface waters (MAYOT et al. 2016; D'ORTENZIO et al. 2021; FOURRIER et al. 2022). In these waters, the nutrient replenishment revive micro-phytoplankton production through diatoms followed by intense particle aggregation and zooplankton grazing, which ultimately led to the export of large particles and a higher flux at 1000m (GOUTX et al. 2000; STEMMANN et al. 2000).

Independent observations from sediment traps were compared to our flux climatologies and validated the accuracy of our estimates as illustrated by the small error (RMSE = $7.2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) (Figure 4.4), demonstrating that float b_{bp} at 1000m is an alternative method to address the POC flux worldwide. Moreover, this also suggests that large sinking particles are the main vector of POC transport to the 1000m depth in the global ocean. Note that the largest discrepancy, observed South of the Polar Front where flux observations peaked three months later than estimates, was explained by the later sea-ice melting at sediment trap locations (Figure 4.12 in supporting information) that revives phytoplankton productivity by releasing iron and increasing light exposure of surface waters (PERSON et al. (2021) and Chapter 3).

PREDICTING LARGE-PARTICLE FLUX AT THE GLOBAL SCALE FROM SURFACE VARIABLES

Surface proxies for particle size and concentration can predict the large-particle flux at 1000m accurately, as illustrated with strong correlations between the annual flux and surface predictors averaged over the year (Figure 4.5a). The product of squared particle size and b_{bp} in the mixed layer captured 84% of the variability in the flux ($r^2 = 0.84$, RMSE = $0.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$),

confirming the potential of float surface data to estimate the deep flux wherever they operate :

$$\text{Large particle flux}_{1000m} (g C m^{-2} year^{-1}) = 0.080 \times b_{bp} \times Particle.size^2 \quad (4.6)$$

Estimating the annual flux with satellite data in a similar way requires a year-round coverage of satellite observations at every location, which is not achieved in high-latitude areas where Fall and Winter are badly covered due to the polar night, persistent cloud cover, sea-ice coverage, and the low sun angle during several months. We thus compared the annual flux to satellite data averaged over Spring and Summer, which are periods relatively well covered by satellite observations, and showed the strong co-variation between satellite predictors and deep flux ($r^2 = 0.78$, RMSE = $0.92 g C m^{-2} year^{-1}$) (Figure 4.5b) :

$$\text{Large particle flux}_{1000m} (g C m^{-2} year^{-1}) = 7178 \times b_{bp} \times \%Micro^2 \quad (4.7)$$

These relationships confirmed that surface parameters are key drivers of the gravitational flux of large sinking particles at the global scale, in line with studies pairing surface observations of the particle assemblage with intensity of flux in the mesopelagic layer (GUIDI et al. (2008) and Chapter 3). Moreover, Equation 4.7 demonstrated that we can estimate the flux over the entire open ocean waters using satellite data.

Applying Equation 4.7 to b_{bp} and $\%Micro$ Spring-Summer maps from 2014 to 2019, we computed the annual deep flux of large-particle at the global scale (Figure 4.6). The mean flux equaled $3.0 \pm 6.0 g C m^{-2} year^{-1}$ and the total flux equaled $0.70 Pg C year^{-1}$. This total sequestration flux of $0.70 Pg C year^{-1}$ indicated that about 11% of the gravitationally sinking POC flux survive in the mesopelagic layer, assuming a total export of the gravitational pump of $6.5 Pg C year^{-1}$ (BOYD et al. 2019), and that 1.3% of the net primary production (NPP) at the surface is ultimately sequestered below the 1000m depth, assuming a global NPP of $53 Pg C year^{-1}$ (JOHNSON et BIF 2021).

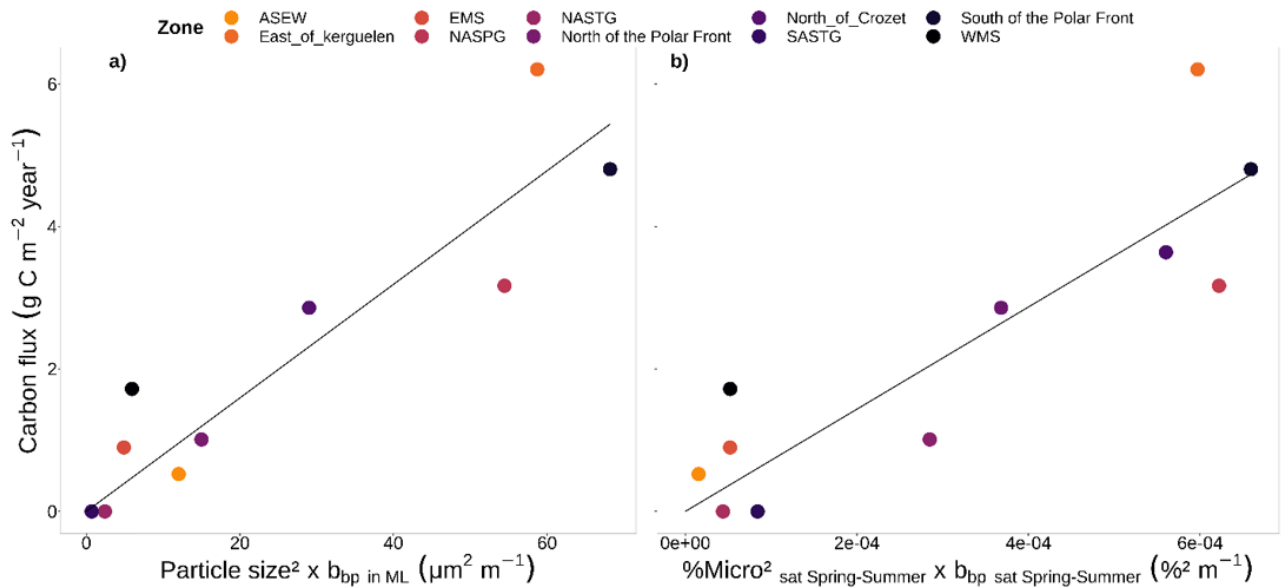


FIGURE 4.5 – Co-variation between the large-particle flux at 1000m and the product of a) squared particle size and b_{bp} from float data in the mixed layer, b) squared %Micro and b_{bp} from satellites. The points on a) are the annual average of each monthly climatology displayed on Figure 4.4, and the points on b) and the average over spring and summer seasons. The black line is the least-square regression line. The point color refers to the zones.

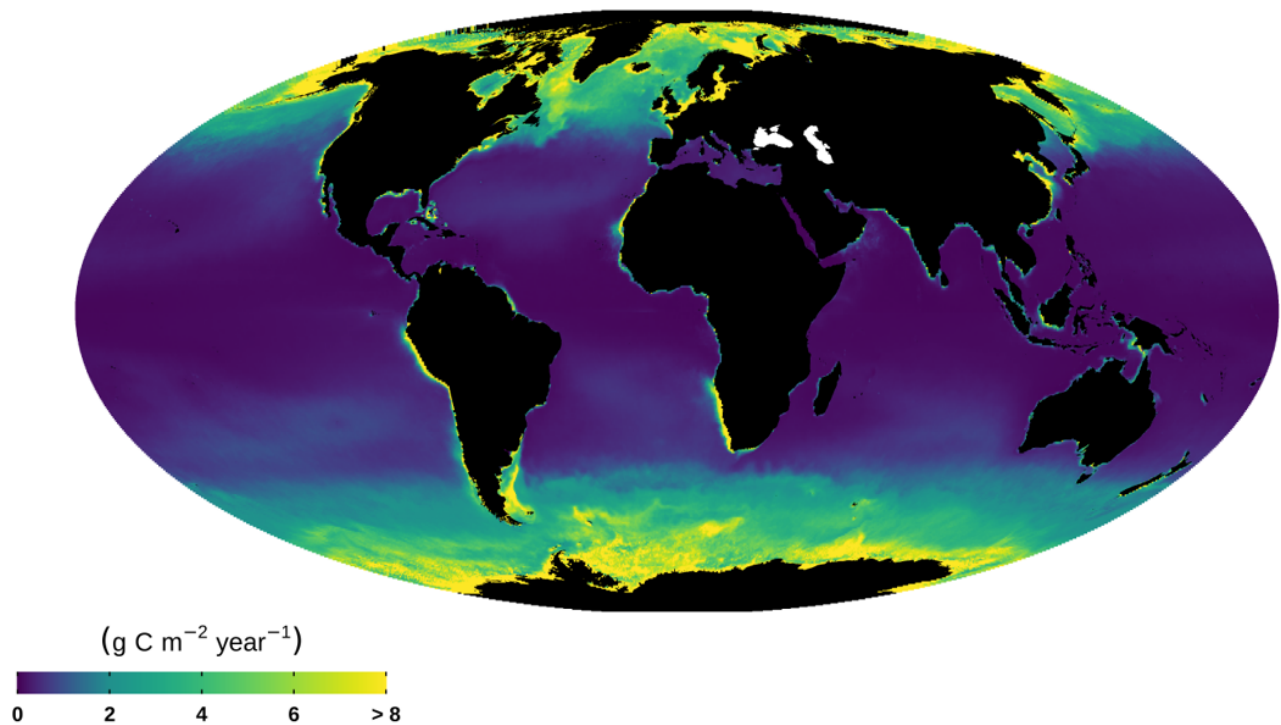


FIGURE 4.6 – Spatial variability in the large-particle flux at 1000m derived from satellite data (Equation 4.7).

4.2.2 Matériel Supplémentaire

Sommaire du présent chapitre

FIGURE 4.7. Sampling of the ocean by the 11 floats equipped with an OST.	178
FIGURE 4.8. Regional and seasonal variation in the increasing rate in flux with [large particles].	179
FIGURE 4.9. Regional and seasonal variation in spike heights of b_{bp}	180
FIGURE 4.10. Linear relationships between spike heights of b_{bp} and the slope or intercept of Equation 4.4	181
FIGURE 4.11. Mean spike heights of large particles in waters with large-particle concentration lower and higher than 13.5 n L^{-1}	182
FIGURE 4.12. Non-synchronized sea-ice melting at float and sediment trap locations..	183

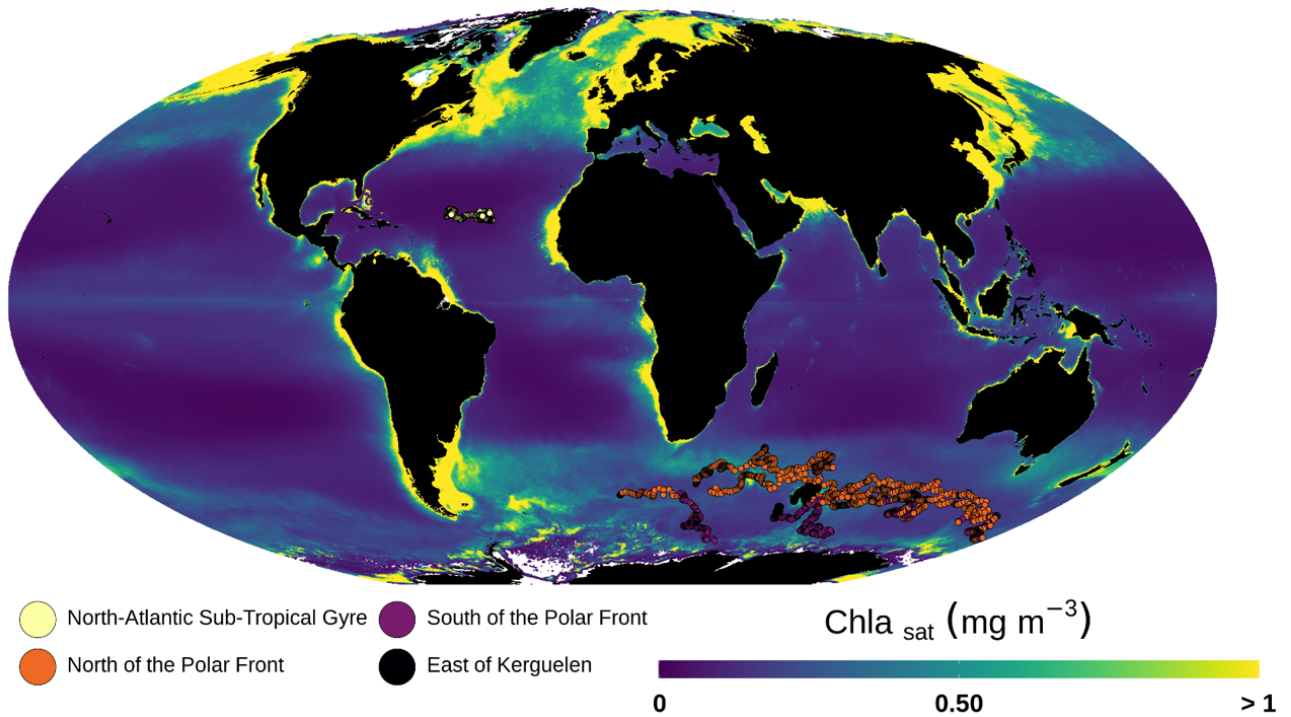
FIGURE 4.7. Sampling of the ocean by the 11 floats equipped with an OST.

FIGURE 4.7 – Sampling of the ocean by the 11 floats equipped with an OST. The dots indicate the position of profiles. The colors refer to the various zones. The background map is the spring climatology of satellite [Chl-*a*] for each hemisphere.

FIGURE 4.8. Regional and seasonal variation in the increasing rate in flux with [large particles].

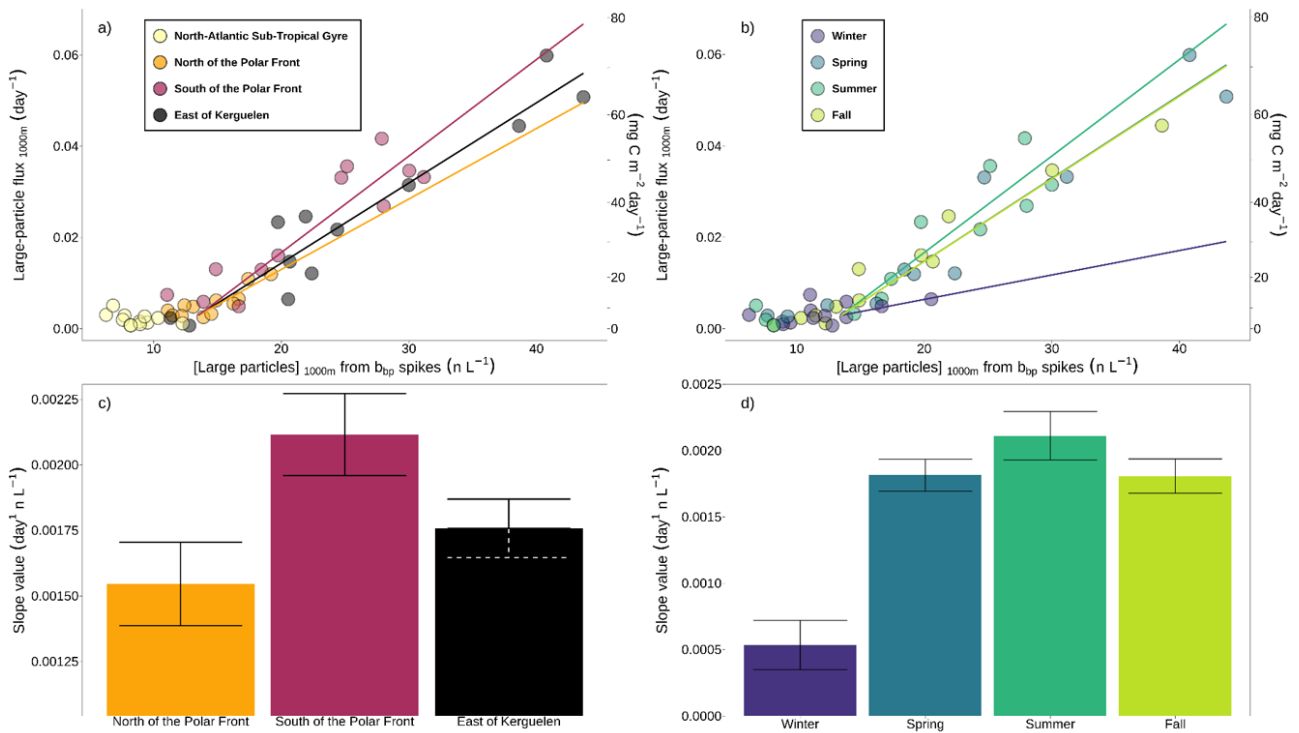


FIGURE 4.8 – Regional and seasonal variation in the increasing rate in flux with [Large particles]. Regression lines between flux and [Large particles] and their associated slopes are showed for different zones (a, c) and seasons (b, d).

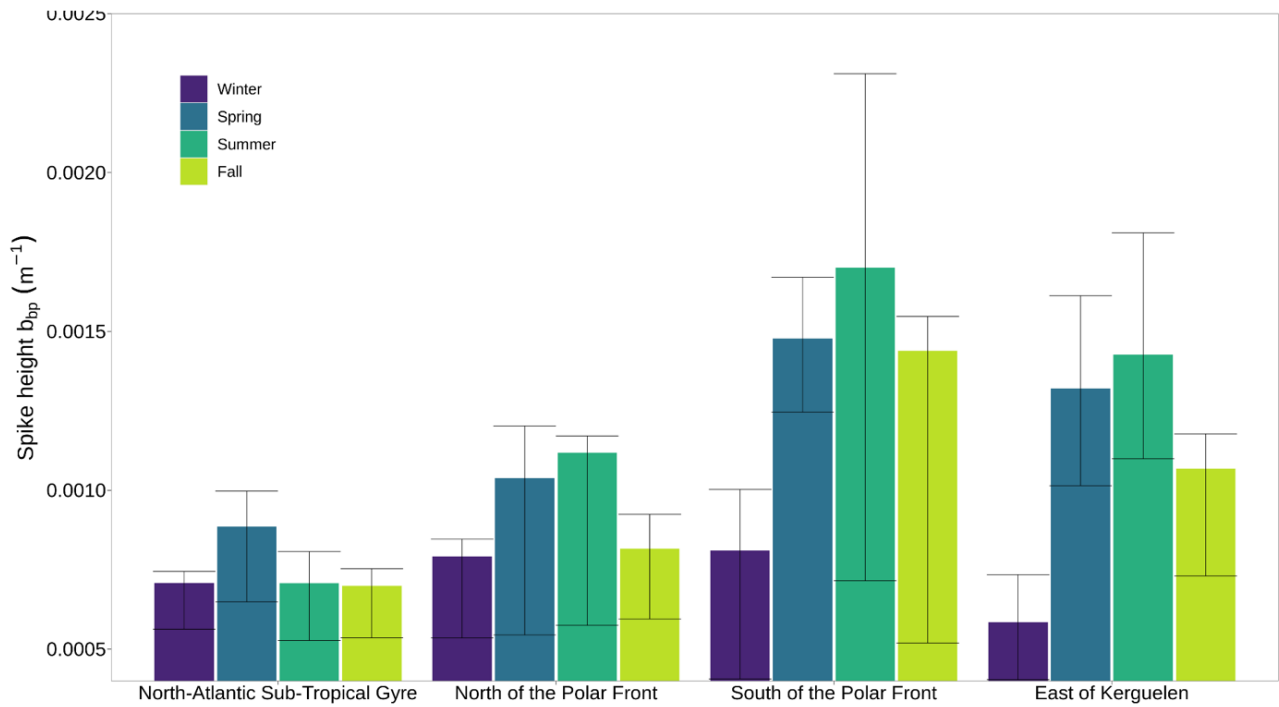
FIGURE 4.9. Regional and seasonal variation in spike heights of b_{bp} .FIGURE 4.9 – Regional and seasonal variation in spike heights of b_{bp} .

FIGURE 4.10. Linear relationships between spike heights of b_{bp} and the slope or intercept of Equation 4.4

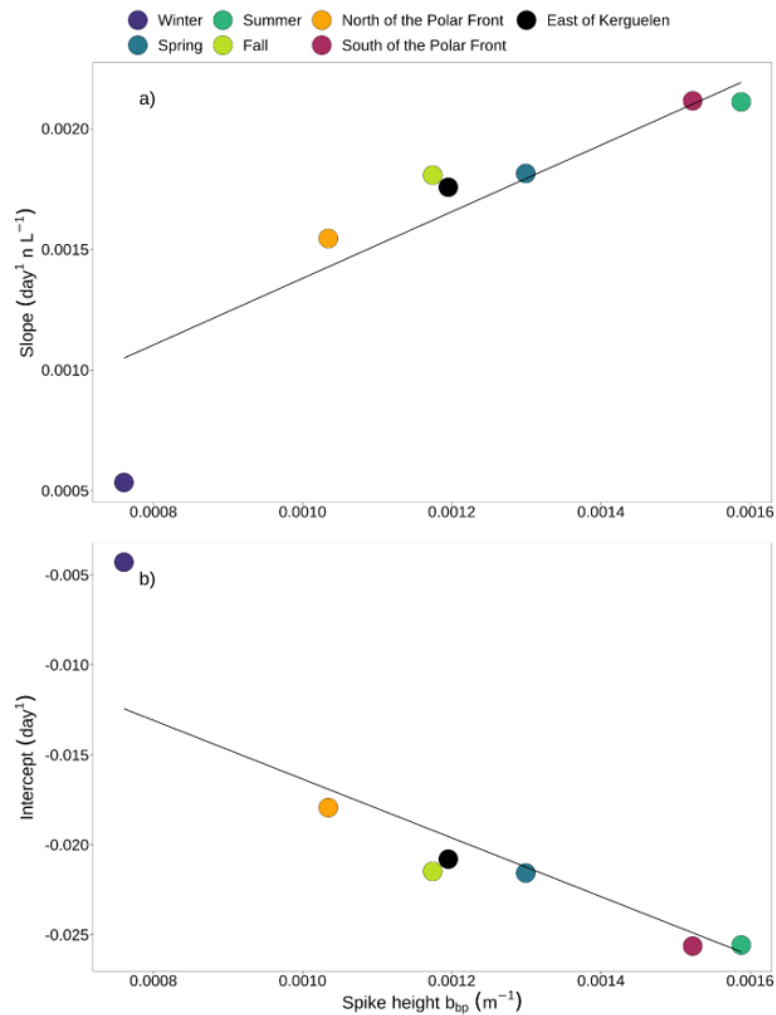


FIGURE 4.10 – Linear relationships between spike heights of b_{bp} and the a) slope or b) intercept of Equation 4.4. Slope values are from Figure 4.8 and spike heights from Figure 4.9.

FIGURE 4.11. Mean spike heights of large particles in waters with large-particle concentration lower and higher than 13.5 n L^{-1} .

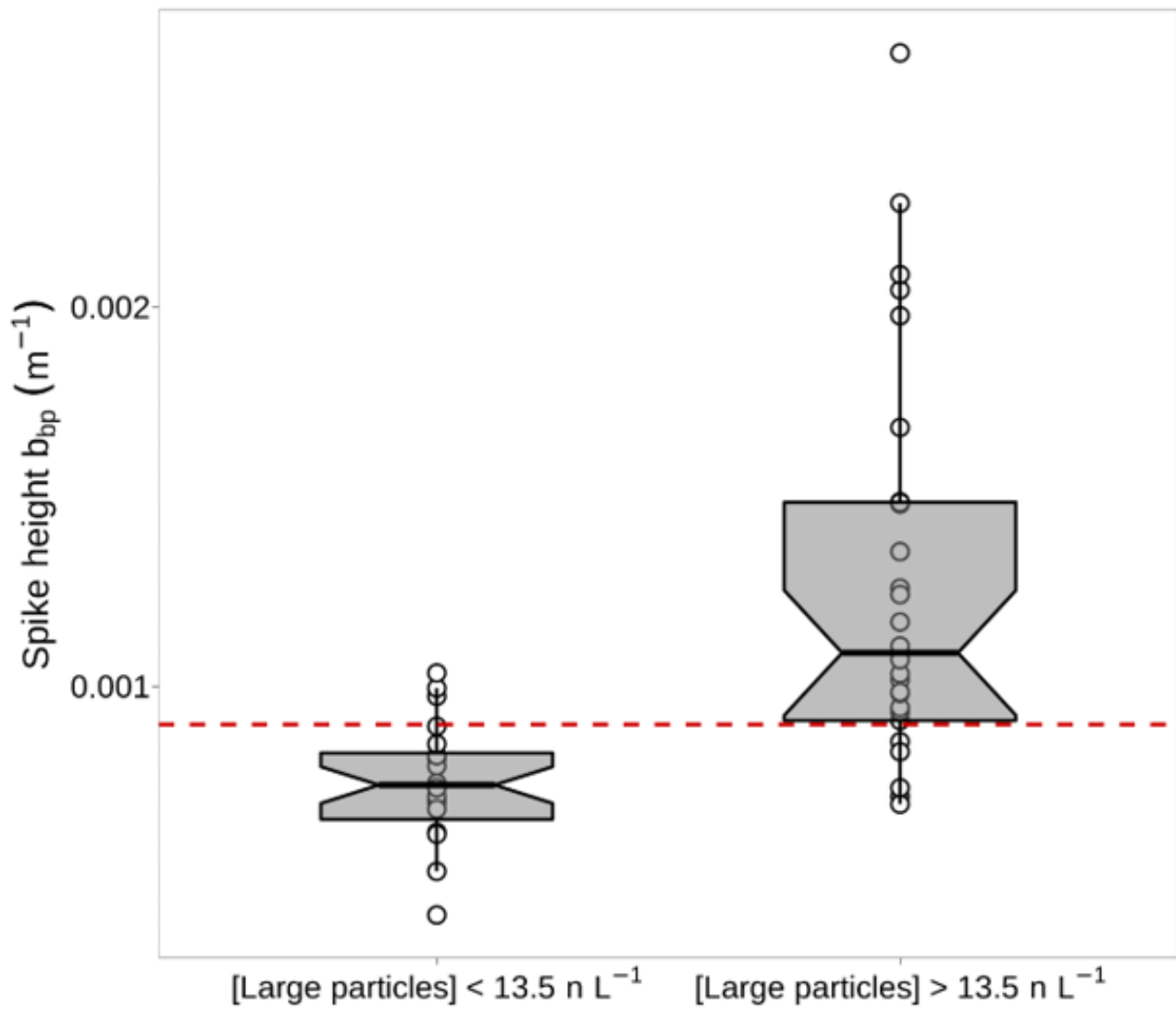


FIGURE 4.11 – Mean spike heights of large particles in waters with [Large particles] lower and higher than 13.5 n L^{-1} . The red line corresponds to the spike height of $9 \cdot 10^{-4} \text{ m}^{-1}$.

FIGURE 4.12. Non-synchronized sea-ice melting at float and sediment trap locations..

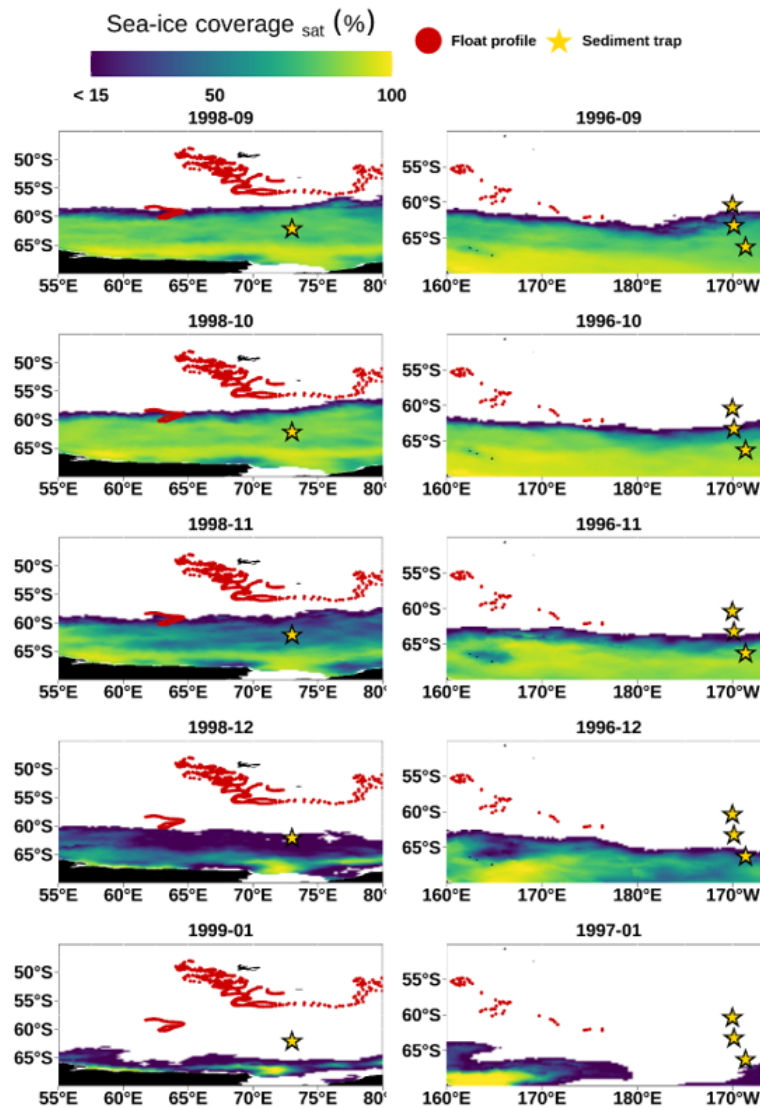


FIGURE 4.12 – Non-synchronized sea-ice melting at float and sediment trap locations. Red points are the float profiles and the gold stars are the sediment trap locations. The background maps are the monthly sea-ice coverage during the sampling periods of sediment traps (from September 1996 to January 1997, and from September 1998 to January 1999).

4.3 Conclusion du chapitre

Les résultats de cette étude confirment que les mesures de b_{bp} à 1000m peuvent être utilisées pour étudier la pompe gravitationnelle. Nous avons développé une méthode pour convertir les mesures de spikes de b_{bp} en flux de POC, sur la base d'une calibration avec les mesures d'OST et d'une validation avec les mesures de pièges à particules. Ensuite, nous avons utilisé cette méthode pour caractériser la variabilité saisonnière des flux de POC dans différentes zones, que nous avons ensuite assemblé pour constituer une étude à l'échelle globale. Pour finir, nous avons extrapolé ce flux à l'ensemble de l'océan global avec les observations satellites, après avoir déterminé le lien entre le flux et la structure de taille de la communauté phytoplanctonique.

Cette étude contribue à l'effort d'échantillonnage des flux de POC en montrant l'efficacité de simples mesures de b_{bp} à 1000m pour résoudre la variabilité de la pompe gravitationnelle. Cela ouvre de nouvelles perspectives pour l'étude des processus biogéochimiques avec le réseau des flotteurs BGC-Argo, qui devrait compter un millier de flotteurs dans un avenir proche (CLAUSTRE et al. 2020). Cette observation à 1000m, si implémentée à l'ensemble des nouveaux flotteurs déployés, permettrait d'obtenir une représentation complète de la variabilité saisonnière des flux de POC à 1000m dans chaque région océanique. Cependant, la plupart de ces flotteurs vont opérer selon le protocole standard du programme BGC-Argo, c'est à dire qu'ils ne devraient pas activer leurs capteurs à 1000m. C'est pourquoi cette étude, parmi d'autres (e.g. JUTARD et al. (2021)), auront potentiellement un rôle clés pour redéfinir la stratégie d'échantillonnage standard des flotteurs BGC-Argo.

Conclusions et perspectives

Sommaire du présent chapitre

5.1 La détection des floraisons de coccolithophoridés avec l'ensemble des flotteurs BGC-Argo	186
5.2 L'étude de la pompe gravitationnelle	187
5.2.1 Dans l'Océan Austral	187
5.2.2 Dans l'océan global	188
5.2.3 Avec les observations satellites	188
5.2.4 Avec de nouveaux instruments	189
5.2.5 Avec une meilleure estimation du temps de séquestration	190

Cette étude contribue à l'effort d'observation et de compréhension de la pompe gravitationnelle. En utilisant les mesures des flotteurs BGC-Argo, nous avons obtenu une description détaillée de la variabilité des flux de POC des grosses particules dans de nombreuses zones, allant des régions polaires jusqu'aux régions équatoriales. Nous avons également extrapolé ces flux à de larges échelles spatiales en utilisant des relations entre le flux et les mesures satellites. En complément de ce travail, nous avons développé une méthode pour détecter les floraisons de coccolithophoridés avec les flotteurs BGC-Argo.

Les principaux résultats sont synthétisés ci-dessous et accompagnés d'une évaluation des perspectives et de certaines limites.

5.1 La détection des floraisons de coccolithophoridés avec l'ensemble des flotteurs BGC-Argo

Nous avons commencé par évaluer la capacité des flotteurs à détecter les floraisons de coccolithophoridés, groupe phytoplanctonique majeur qui a potentiellement un contrôle important sur l'efficacité de transfert des flux de POC (BALCH 2018). Nous avons centré ce travail sur *Emiliana huxleyi* en raison de sa prédominance au sein de la famille des coccolithophoridés et de la possibilité d'observer ses efflorescences depuis l'espace.

Les observations satellites des floraisons d'*Emiliana huxleyi* ont été comparées aux mesures des flotteurs pour développer une méthode de détection de ces floraisons. L'analyse de cet ensemble de données a montré une augmentation significative du ratio b_{bp}/c_p mesuré par les flotteurs équipés de transmissiomètres, en adéquation avec le fort indice de réfraction des coccolithes, mais également du ratio $b_{bp}/[Chl-a]$ qui est mesuré par tous les flotteurs. Ces résultats ont confirmé la capacité de l'ensemble de la flotte BGC-Argo à détecter les floraisons de coccolithophoridés.

Ces résultats ouvrent des perspectives d'études à l'échelle globale des floraisons de coccolithophoridés. Ceci inclut l'étude de leur développement en lien avec les conditions environnementales, ainsi que de leur impact sur les cycles biogéochimiques. Malgré l'intérêt de longue date porté à *Emiliana huxleyi*, les conditions de formation et de déclin de ses efflorescences sont encore mal comprises (BALCH 2018). A l'échelle globale, l'utilisation de données satellites a permis d'apporter des éléments de réponse sur la phénologie de ces floraisons, mais le lien avec les conditions environnementales reste mal connu (TYRRELL et MERICO 2004). Notre méthode de détection peut être utilisée pour caractériser le contrôle environnemental sur les floraisons d'*Emiliana huxleyi* avec l'ensemble des mesures des flotteurs, comme le rôle des nutriments, de la disponibilité en lumière, ainsi que la stabilité de la colonne d'eau.

Les coccolithes produits par les floraisons de coccolithophoridés sont un matériel calcaire dense qui, en s'adsorbant sur les grosses particules organiques, augmente leur densité et potentiellement leur vitesse de chute dans la colonne d'eau (RIEBESELL et al. 2017). Cet effet ballast des coccolithes sur le flux de POC est particulièrement débattu au sein de la communauté scientifique, comme illustré par la succession d'études avec des conclusions contradictoires (ARMSTRONG et al. 2002; FRANCOIS et al. 2002; PASSOW 2004; PASSOW et ROCHA 2006; ENGEL et al. 2009b; ENGEL et al. 2009a; BUESSELER et BOYD 2009; SANDERS et al. 2010; HENSON et al. 2012; MOIGNE et al. 2013). La base de données de flotteurs BGC-Argo, adapté à l'étude des flux et à la détection des floraisons de coccolithophoridés, offrent la possibilité d'étudier l'effet ballast des coccolithes à l'échelle régionale et globale.

5.2 L'étude de la pompe gravitationnelle

5.2.1 Dans l'Océan Austral

Au vu de la diversité des propriétés biogéochimiques de l'Océan Austral, la caractérisation de la pompe gravitationnelle requiert un effort d'échantillonnage sans précédent. La génération de flotteurs BGC-Argo équipés d'OST a permis d'apporter un ensemble conséquent d'observations des flux de grosses particules dans l'Océan Austral. Ainsi, nous avons pu caractériser la variabilité saisonnière et régionale des flux, de leur export, et de leur efficacité de transfert en lien avec l'assemblage particulaire en surface. Ces observations ont révélé des tendances nettes, tel qu'un gradient latitudinal du flux de grosses particules à 1000m qui est plus important au Sud du Front Polaire. Ce contraste est expliqué par une meilleure efficacité de transfert du flux. Dans les zones HNLC les plus au sud, comme celles avec une couverture de glace saisonnière, le flux est aussi important qu'à l'Est de Kerguelen où la fertilisation en fer stimule la production et l'exportation de particules.

La composition de la communauté phytoplanctonique et la taille des particules dans la couche productive jouent un rôle déterminant dans ce gradient latitudinal. Nos observations ont montré que le Front Polaire marque un changement important dans la composition de la communauté phytoplanctonique en surface avec, au Sud du Front Polaire, une nette prédominance du micro-phytoplancton associée aux importants flux à 1000m. Au contraire, au Nord du Front Polaire, la présence plus importante de nano-phytoplancton est associée à de plus faibles flux à 1000m. Cette observation indique une co-variation entre la nature des particules en surface et l'amplitude du flux à 1000m. Ceci suggère la possibilité d'estimer le flux des grosses particules à 1000m avec les observations en surface, comme les observations satellites.

Les flotteurs BGC-Argo peuvent être utilisés pour améliorer la compréhension de la pompe gravitationnelle, mais les observations sont limitées à des proxys optiques du flux de POC. La conversion de ces proxys optiques en flux de POC nécessite une calibration dans un environnement représentatif de notre zone d'étude, comme la zone mésopélagique de l'Océan Austral. Malheureusement, nous ne disposons pas de tels facteurs de conversion ce qui a limité notre discussion aux tendances observées avec les proxys optiques du flux.

La détermination de tels facteurs de conversion permettrait d'accroître notre capacité d'observation des flux de POC avec les flotteurs équipés d'OST. Récemment, ESTAPA et al. (2022) ont présenté un nouveau coefficient de conversion déterminé avec un ensemble de mesures dans différentes zones, allant des régions polaires jusqu'aux zones sub-tropicales. En assumant que ce facteur de conversion est fiable dans différents environnements, il pourrait être appliqué aux résultats du Chapitre 3 pour estimer les flux de POC dans l'Océan Austral.

5.2.2 Dans l'océan global

La mesure des flux est restreinte à la dizaine de flotteurs équipés d'un OST. Cette contrainte a motivé notre travail du Chapitre 4 sur la capacité des paramètres standards à estimer les flux de particules, de façon à pouvoir caractériser les flux avec plusieurs centaines de flotteurs.

Dans le Chapitre 4, nous avons montré la corrélation entre la concentration de spikes de bbp et le flux de POC des grosses particules mesuré par l'OST (ESTAPA et al. 2022). Cette relation a permis d'étendre notre capacité d'observation des flux de POC à 1000m à plus d'une centaine de flotteurs BGC-Argo. Ainsi, nous avons pu caractériser la variabilité saisonnière et régionale des flux de POC dans de nombreuses régions.

Nous avons ensuite évalué le lien entre les caractéristiques de l'assemblage particulaire en surface et l'intensité du flux à 1000m. Nous avons confirmé, cette fois-ci à l'échelle globale, le rôle majeur de la composition de la communauté phytoplanctonique dans les flux de POC à 1000m. Cette conclusion confirme que les observations satellites peuvent représenter un outil pour extrapoler les flux de POC à 1000m à l'échelle globale.

5.2.3 Avec les observations satellites

L'estimation des flux de POC avec les observations satellites permettrait de réaliser un monitoring de la pompe gravitationnelle dans l'océan à des échelles temporelles et spatiales élevées. Pour cela, il est possible de s'appuyer sur des relations empiriques entre les mesures de flux et les observations satellites (CLAUSTRE et al. 2021).

Les résultats des chapitres 3 et 4 mettent en évidence des relations entre l'assemblage particulaire en surface et les flux à 1000m. Jugés d'une précision satisfaisante, ces relations ont été appliqués aux observations satellites pour extrapoler le flux de POC à l'ensemble de l'Océan Austral (Chapitre 3) et de l'océan global (Chapitre 4). Cette extrapolation a permis d'obtenir des cartes du flux de POC à 1000m, qui ont été utilisées pour évaluer la variabilité spatiale du flux dans des zones non échantillonnées par les flotteurs (Chapitres 3 et 4), et également pour estimer le flux global du POC à 1000m (Chapitre 4).

Ces relations empiriques sont limitées à une extrapolation du flux moyenné sur la période productive (Chapitre 3) et sur l'année (Chapitre 4). De plus, elles ne permettent pas une compréhension mécanistique du lien entre les paramètres de surface et le flux à 1000m. L'intégration de ces relations dans des modèles mécanistiques pourrait améliorer la compréhension du rôle de certains paramètres de surface, et augmenter la résolution temporelle des estimations de flux (STUKEL et al. 2015). Il s'agit d'ailleurs d'un objectif majeur du programme EXPORTS (SIEGEL et al. 2016) qui est d'établir des relations plus mécanistiques entre les observations satellites et les flux de POC.

5.2.4 Avec de nouveaux instruments

L'évolution des connaissances en océanographie est rythmée par le développement d'outils d'observations innovants (FISCHER et al. 2014). Dans le cas de l'observation avec les flotteurs, ce développement consiste en la miniaturisation d'instruments de mesures afin qu'ils puissent être équipés sur les flotteurs. Dans ce travail de thèse, nous avons illustré l'intérêt de la miniaturisation de trappes à sédiments qui nous ont permis de mesurer les flux de particules avec une dizaine de flotteurs équipés d'OST. La communauté scientifique continue à s'engager dans ce sens en poursuivant ses efforts dans le développement de nouveaux capteurs miniatures.

La miniaturisation de l'Underwater Vision Profiler (UVP) (PICHERAL et al. 2022) a permis d'équiper récemment quelques flotteurs d'une caméra capable d'observer et caractériser les larges particules. Jusqu'à présent déployé lors de campagnes océanographiques, l'UVP est utilisé pour quantifier les stocks de grosses particules, leurs tailles, leurs types et leurs flux (GUIDI et al. 2008 ; GUIDI et al. 2009 ; KIKO et al. 2022). L'adaptation de cet instrument aux flotteurs BGC-Argo permettrait d'étendre les capacités d'observation de l'UVP à la couverture spatio-temporelle de la flotte BGC-Argo. Par exemple, la distribution verticale des différents types de particules obtenue par l'UVP (e.g. pelotes fécales, agrégats, cellules phytoplanctoniques) permettrait de déterminer l'efficacité de transfert de chacun de ces types de particules, d'une façon similaire à DURKIN et al. (2021) mais avec une plus large base de données. Également, la distribution verticale de chaque classe de taille de particules permettrait de caractériser l'influence de la taille sur l'efficacité de transfert. Ceci apporterait également de nouveaux éléments sur le rôle de la fragmentation dans l'atténuation du flux qui, malgré son importante contribution (BRIGGS et al. 2020), reste un processus peu étudié dans la zone mésopélagique. Un autre avantage de l'UVP est sa reconnaissance du zooplancton (SOVIADAN et al. 2022 ; DRAGO et al. 2022), ce qui permet d'explorer la migration vertical diurnes de certains groupes d'espèces (KIKO et al. 2020). Ces mesures de migration, en complément des mesures de flux, peuvent être utilisés pour explorer la pompe de migration verticale diurne et sa contribution au flux de POC.

Actuellement, des capteurs miniatures sont en cours de développement pour détecter les concentrations de PIC (BISHOP et al. 2022). Équipés de tels capteurs, les flotteurs BGC-Argo pourraient être utilisés pour caractériser le cycle de développement des floraisons de coccolithophoridés avec une phase de croissance et de décroissance du PIC (HOPKINS et al. 2015). Ce capteur permettrait également de déterminer la composition des particules organiques en minéraux, et ainsi de construire une base de données pour explorer l'effet ballast des coccolithes sur les flux de POC. De plus, les progrès majeurs réalisés dans le domaine du séquençage de l'ADN laissent penser que des analyses génomiques entièrement automatisées pourraient être utilisées à bord de plateformes autonomes (e.g. SCHOLIN et al. (2017)). Ceci permettrait d'obtenir une vision détaillée de la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique, et d'identifier les

espèces clés dans la pompe gravitationnelle (e.g. GUIDI et al. (2015)).

Le réseau BGC-Argo comprend un vaste ensemble de profils de mesures qui ont permis d'obtenir des résultats uniques à l'échelle régionale et globale (e.g. CORNEC et al. (2021)). L'étendue de cette base de données est amenée à croître rapidement avec le déploiement d'un millier de flotteurs et l'acquisition de nouveaux paramètres biogéochimiques, comme avec le programme GO-BGC (MATSUMOTO et al. 2022) et REFINE (CLAUSTRE et al. 2021). Avec cette expansion de BGC-Argo dans un avenir proche, ce réseau a le potentiel de devenir un système d'observation pivot de l'océan qui permettra l'observation à long terme et la compréhension de nombreux processus océaniques.

5.2.5 Avec une meilleure estimation du temps de séquestration

Dans cette étude, nous avons fait l'hypothèse que le carbone organique reminéralisé sous 1000m était séquestré dans l'océan profond durant une période supérieure à 50 ans, avant qu'il ne soit ramené en surface par la circulation océanique générale. Cette hypothèse est basée sur les résultats de SIEGEL et al. (2021) qui estiment le temps de séquestration du carbone à différentes profondeurs en utilisant un modèle de la circulation océanique (HOLZER et al. 2021) (Figure 5.1). Ces résultats montrent que notre hypothèse est valable à l'échelle de l'océan global, mais qu'elle ne peut pas être considérée comme exacte pour tous les océans.

Le temps de séquestration à 1000m peut être inférieur à 50 ans. Par exemple, il est égal à 20 ans à la station BATS (31°N 64°W) de l'Atlantique Nord, alors qu'il est de 250 ans à la station P (50°N 145°W) du Pacifique Nord dû à des différences dans la circulation océanique (SIEGEL et al. 2021). Ces résultats indiquent que notre représentation des flux de POC à 1000m à l'échelle globale (Chapitre 4) ne représente pas systématiquement un flux de carbone qui sera séquestré durant une période supérieure à 50 ans.

Pour améliorer l'étude de la séquestration du carbone par la pompe gravitationnelle, il est nécessaire de mesurer les flux à des profondeurs qui correspondent à une même durée de séquestration (e.g. > 50 ans). On obtiendrait ainsi la quantité de carbone séquestré pour une même échelle de temps. Cette étude peut être réalisée avec les flotteurs équipés d'un UVP qui permet d'estimer le flux de POC à différentes profondeurs (GUIDI et al. 2008).

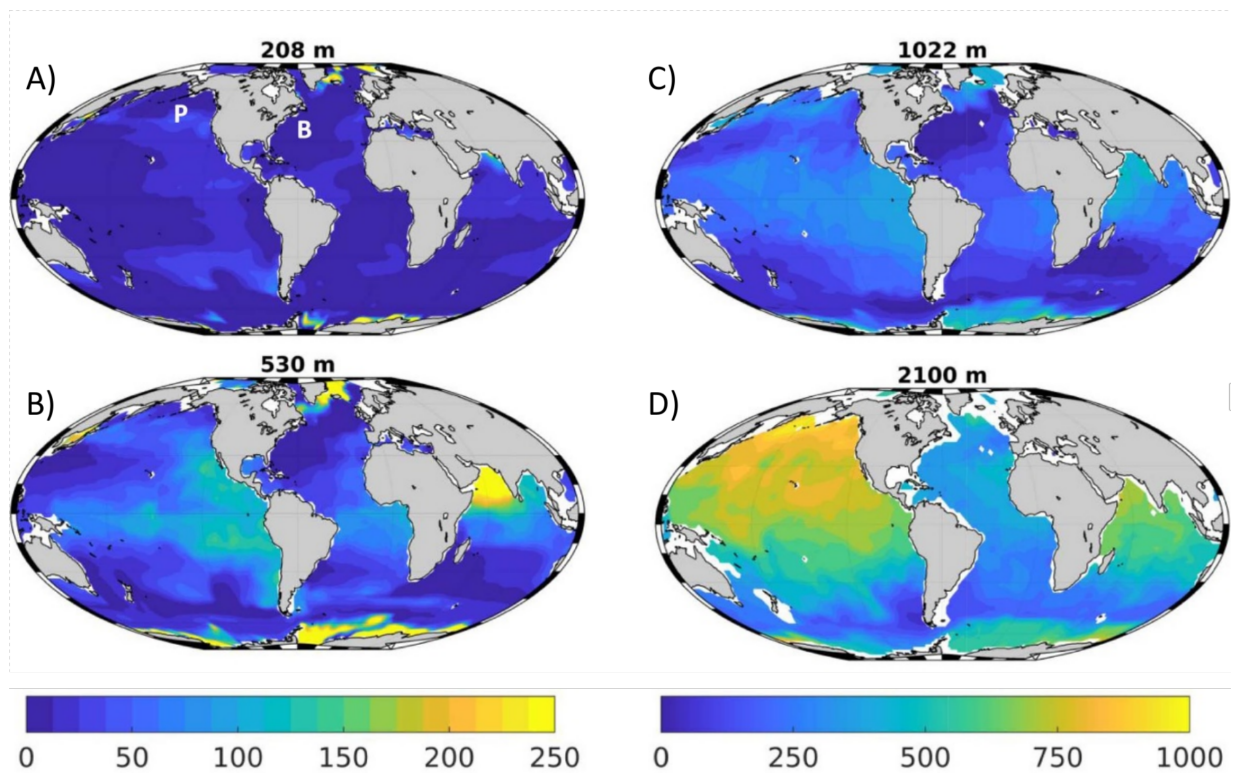


FIGURE 5.1 – Durée de séquestration du carbone reminéralisé à A) 208, B) 530, C) 1022, et D) 2100m. La barre de couleur à gauche est utilisée les cartes A) et B), alors que la barre de couleur à droite est utilisée pour les cartes C) et D). Les stations P et BATS sont indiquées sur la carte A). Figure adaptée de SIEGEL et al. (2021).

Bibliographie

- [1] AHN, BRICAUD, A. et MOREL, A. « Light backscattering efficiency and related properties of some phytoplankters ». In : *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39.11 (1992), p. 1835-1855. DOI : [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(92\)90002-B](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90002-B).
- [2] ANTOINE et MOREL. « Oceanic primary production : 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 10 (1 1996), p. 43-55. DOI : [10.1029/95GB02831](https://doi.org/10.1029/95GB02831).
- [3] ARDYNA et al. « Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean ». In : *Geophysical Research Letters* 44 (2017), p. 5016-5024. DOI : <https://doi.org/10.1002/2016GL072428>.
- [4] ARMAND et al. « Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55 (5 2008). KEOPS : Kerguelen Ocean and Plateau compared Study, p. 653-676. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.031>.
- [5] ARMSTRONG et al. « A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean based on the quantitative association of POC with ballast minerals ». In : *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49 (2002), p. 219-236. DOI : [10.1016/S0967-0645\(01\)00101-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00101-1).
- [6] ARRIGO, DIJKEN, G. L. van et STRONG, A. L. « Environmental controls of marine productivity hot spots around Antarctica ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 120 (2015), p. 5545-5565. DOI : <https://doi.org/10.1002/2015JC010888>.
- [7] ARRIGO, DIJKEN, G. L. van et BUSHINSKY, S. « Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006 ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 113.C8 (2008). DOI : <https://doi.org/10.1029/2007JC004551>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2007JC004551>.
- [8] ARTEAGA et al. « Assessment of Export Efficiency Equations in the Southern Ocean Applied to Satellite-Based Net Primary Production ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 123.4 (2018), p. 2945-2964. DOI : <https://doi.org/10.1002/2018JC013787>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2018JC013787>.
- [9] ARTEAGA et al. « Nutrient Controls on Export Production in the Southern Ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 33 (8 2019), p. 942-956. DOI : <https://doi.org/10.1029/2019GB006236>.

- [10] ASPER et SMITH. « Abundance, distribution and sinking rates of aggregates in the Ross Sea, Antarctica ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 50 (2003), p. 131-150. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00146-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00146-2).
- [11] ATKINSON et al. « An overview of Southern Ocean zooplankton data : abundance, biomass, feeding and functional relationships ». In : *Ccamlr Science* 19 (2012), p. 171-218.
- [12] BAAR et al. « Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean ». In : *Nature* 373 (1995), p. 412-415. DOI : [10.1038/373412a0](https://doi.org/10.1038/373412a0).
- [13] BAILEY et WERDELL. « A multi-sensor approach for the on-orbit validation of ocean color satellite data products ». In : *Remote Sensing of Environment* 102 (1-2 mai 2006), p. 12-23. DOI : [10.1016/j.rse.2006.01.015](https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.01.015).
- [14] BAINES et al. « Causes and biogeochemical implications of regional differences in silicification of marine diatoms ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 24 (4 2010). DOI : <https://doi.org/10.1029/2010GB003856>.
- [15] BALCH. « The Ecology, Biogeochemistry, and Optical Properties of Coccolithophores ». In : *Annual Review of Marine Science* 10.1 (2018). PMID : 29298138, p. 71-98. DOI : [10.1146/annurev-marine-121916-063319](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063319). eprint : <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063319>.
- [16] BALCH, KILPATRICK, K. A. et TREES, C. C. « The 1991 coccolithophore bloom in the central North Atlantic. 1. Optical properties and factors affecting their distribution ». In : *Limnology and Oceanography* 41 (8 1996), p. 1669-1683. DOI : [10.4319/lo.1996.41.8.1669](https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1669).
- [17] BALCH et al. « Bias in satellite-derived pigment measurements due to coccolithophores and dinoflagellates ». In : *Journal of Plankton Research* 11 (3 mai 1989), p. 575-581. DOI : [10.1093/plankt/11.3.575](https://doi.org/10.1093/plankt/11.3.575).
- [18] BALCH et al. « Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine ». In : *Limnology and Oceanography* 36 (4 1991), p. 629-643. DOI : [10.4319/lo.1991.36.4.0629](https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0629).
- [19] BALCH et al. « Optical backscattering by calcifying algae : Separating the contribution of particulate inorganic and organic carbon fractions ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 104 (C1 1999), p. 1541-1558. DOI : [10.1029/1998JC900035](https://doi.org/10.1029/1998JC900035).
- [20] BALCH et al. « Calcium carbonate measurements in the surface global ocean based on Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer data ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 110 (C7 2005). DOI : [10.1029/2004JC002560](https://doi.org/10.1029/2004JC002560).
- [21] BALCH et al. « 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 ». In : *Journal of Geophysical Research* 116 (2011). DOI : [10.1029/2011JC006941](https://doi.org/10.1029/2011JC006941).
- [22] BALCH et al. « Factors regulating the Great Calcite Belt in the Southern Ocean and its biogeochemical significance ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 30 (8 2016), p. 1124-1144. DOI : [10.1002/2016GB005414](https://doi.org/10.1002/2016GB005414).

- [23] BALCH et al. « Coccolithophore distributions of the North and South Atlantic Ocean ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 151 (2019), p. 103066. DOI : [10.1016/j.dsr.2019.06.012](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.06.012).
- [24] BARBIEUX et al. « Assessing the Variability in the Relationship Between the Particulate Backscattering Coefficient and the Chlorophyll a Concentration From a Global Biogeochemical-Argo Database ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 123 (fév. 2018), p. 1229-1250. DOI : [10.1002/2017JC013030](https://doi.org/10.1002/2017JC013030).
- [25] BEHERA, SWAIN, D. et SIL, S. « Effect of Antarctic sea ice on chlorophyll concentration in the Southern Ocean ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 178 (2020). Understanding the link between atmospheric, physical and biogeochemical processes in the Indian sector of the Southern Ocean, p. 104853. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104853>.
- [26] BELLACICCO et al. « Global Variability of Optical Backscattering by Non-algal particles From a Biogeochemical-Argo Data Set ». In : *Geophysical Research Letters* 46 (16 2019), p. 9767-9776. DOI : [10.1029/2019gl1084078](https://doi.org/10.1029/2019gl1084078).
- [27] BIANCHI et al. « Diel vertical migration : Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 27 (2013), p. 478-491. DOI : <https://doi.org/10.1002/gbc.20031>.
- [28] BIANCHI et al. « Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals ». In : *Nature Geoscience* 6 (2013), p. 545-548. DOI : [10.1038/ngeo1837](https://doi.org/10.1038/ngeo1837).
- [29] BIDDANDA et POMEROY. « Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. » In : *Marine ecology progress series. Oldendorf* 42.1 (1988), p. 79-88.
- [30] BILLETT et al. « Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos ». In : *Nature* 302 (1983), p. 520-522. DOI : [10.1038/302520a0](https://doi.org/10.1038/302520a0).
- [31] BISHOP et WOOD, T. « Year-round observations of carbon biomass and flux variability in the Southern Ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 23 (2009), p. 1-12. DOI : [10.1029/2008GB003206](https://doi.org/10.1029/2008GB003206).
- [32] BISHOP et al. « Robotic Observations of Enhanced Carbon Biomass and Export at 55°S During SOFeX ». In : *Science* 304 (2004), p. 417-420. DOI : [10.1126/science.1087717](https://doi.org/10.1126/science.1087717).
- [33] BISHOP et al. « Transmitted Cross-Polarized Light Detection of Particulate Inorganic Carbon Concentrations and Fluxes in the Ocean Water Column : Ships to ARGO Floats ». In : *Frontiers in Remote Sensing* 3 (2022). DOI : [10.3389/frsen.2022.837938](https://doi.org/10.3389/frsen.2022.837938).
- [34] BISSON, SIEGEL, D. A. et DEVRIES, T. « Diagnosing Mechanisms of Ocean Carbon Export in a Satellite-Based Food Web Model ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020). DOI : [10.3389/fmars.2020.00505](https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00505).
- [35] BITTIG et KÖRTZINGER. « Tackling Oxygen Optode Drift : Near-Surface and In-Air Oxygen Optode Measurements on a Float Provide an Accurate in Situ Reference ». In : *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 32 (8 2015), p. 1536-1543. DOI : [10.1175/JTECH-D-14-00162.1](https://doi.org/10.1175/JTECH-D-14-00162.1).
- [36] BITTIG et THIERRY. *Argo quality control manual for dissolved oxygen concentration*. 2021. DOI : <https://doi.org/10.13155/46542>.

- [37] BITTIG et al. « 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 ». In : *Frontiers in Marine Science* 5 (2018). DOI : 10.3389/fmars.2018.00328.
- [38] BITTIG et al. « Oxygen Optode Sensors : Principle, Characterization, Calibration, and Application in the Ocean ». In : *Frontiers in Marine Science* 4 (2018). DOI : 10.3389/fmars.2017.00429.
- [39] BITTIG et al. « A BGC-Argo guide : Planning, deployment, data handling and usage ». In : *Frontiers in Marine Science* 6 (2019), p. 502.
- [40] BLAIN et al. « Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean ». In : *Nature* 446 (2007), p. 1070-1074. DOI : 10.1038/nature05700.
- [41] BLAIN et al. « Synchronized autonomous sampling reveals coupled pulses of biomass and export of morphologically different diatoms in the Southern Ocean ». In : *Limnology and Oceanography* 66 (3 2021), p. 753-764. DOI : <https://doi.org/10.1002/lno.11638>.
- [42] BORRIONE et al. « Sedimentary and atmospheric sources of iron around South Georgia, Southern Ocean : a modelling perspective ». In : *Biogeosciences* 11 (7 2014), p. 1981-2001. DOI : 10.5194/bg-11-1981-2014.
- [43] BOSS et PEGAU, W. S. « Relationship of light scattering at an angle in the backward direction to the backscattering coefficient ». In : *Appl. Opt.* 40 (oct. 2001), p. 5503-5507. DOI : 10.1364/AO.40.005503.
- [44] BOSS et al. « Particulate backscattering ratio at LEO 15 and its use to study particle composition and distribution ». In : *Journal of Geophysical Research* 109 (jan. 2004). DOI : 10.1029/2002jc001514.
- [45] BOWIE et al. « Iron budgets for three distinct biogeochemical sites around the Kerguelen Archipelago (Southern Ocean) during the natural fertilisation study, KEOPS-2 ». In : *Biogeosciences* 12 (14 2015), p. 4421-4445. DOI : 10.5194/bg-12-4421-2015.
- [46] BOYD. « ENVIRONMENTAL FACTORS CONTROLLING PHYTOPLANKTON PROCESSES IN THE SOUTHERN OCEAN¹ ». In : *Journal of Phycology* 38.5 (2002), p. 844-861. DOI : <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x>. eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x>.
- [47] BOYD et TRULL. « Understanding the export of biogenic particles in oceanic waters : Is there consensus? ». In : *Progress in Oceanography* 72.4 (2007), p. 276-312. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.007>.
- [48] BOYD et al. « Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean ». In : *Nature* 568 (2019), p. 327-335. DOI : 10.1038/s41586-019-1098-2.
- [49] BRICAUD, BÉDHOMME, A.-L. et MOREL, A. " « Optical properties of diverse phytoplanktonic species : experimental results and theoretical interpretation ». In : *Journal of Plankton Research* 10 (5 1988), p. 851-873. DOI : 10.1093/plankt/10.5.851.
- [50] BRIGGS, DALLOLMO, G. et CLAUSTRE, H. « Major role of particle fragmentation in regulating biological sequestration of CO₂ by the oceans ». In : *Science* 367 (2020), p. 791-793. DOI : 10.1126/science.aay1790.

- [51] BRIGGS et al. « High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom ». In : *Deep-Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 58 (2011), p. 1031-1039. DOI : [10.1016/j.dsr.2011.07.007](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.07.007).
- [52] BRIGGS et al. « Method for estimating mean particle size from high-frequency fluctuations in beam attenuation or scattering measurements ». In : *Appl. Opt.* 52 (sept. 2013), p. 6710-6725. DOI : [10.1364/AO.52.006710](https://doi.org/10.1364/AO.52.006710).
- [53] BRIGGS et al. « Physical and Biological Drivers of Biogeochemical Tracers Within the Seasonal Sea Ice Zone of the Southern Ocean From Profiling Floats ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 123 (2 2018), p. 746-758. DOI : <https://doi.org/10.1002/2017JC012846>.
- [54] BUESSELER et BOYD. « Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean ». In : *Limnology and Oceanography* (2009). DOI : [10.4319/lo.2009.54.4.1210](https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.4.1210).
- [55] BUESSELER et al. « Upper ocean export of particulate organic carbon and biogenic silica in the Southern Ocean along 170°W ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 48 (19 2001). US Southern Ocean JGOFS Program (AESOPS) - Part II, p. 4275-4297. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00089-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00089-3).
- [56] BUESSELER et al. « Revisiting Carbon Flux Through the Ocean's Twilight Zone ». In : *Science* 316 (2007), p. 567-570. DOI : [10.1126/science.1137959](https://doi.org/10.1126/science.1137959).
- [57] BUESSELER et al. « Metrics that matter for assessing the ocean biological carbon pump ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (2020), p. 9679-9687. DOI : [10.1073/pnas.1918114117](https://doi.org/10.1073/pnas.1918114117).
- [58] CAEL, CAVAN, E. L. et BRITTEN, G. L. « Reconciling the Size-Dependence of Marine Particle Sinking Speed ». In : *Geophysical Research Letters* 48 (5 2021). e2020GL091771. DOI : <https://doi.org/10.1029/2020GL091771>.
- [59] CAEL et WHITE. « Sinking versus suspended particle size distributions in the North Pacific Subtropical Gyre ». In : *Geophysical Research Letters* 47 (15 2020), e2020GL087825.
- [60] CANADELL et al. *Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks*. 2021.
- [61] CARLOTTI et al. « Zooplankton community structure, biomass and role in carbon fluxes during the second half of a phytoplankton bloom in the eastern sector of the Kerguelen Shelf (January–February 2005) ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55.5-7 (2008), p. 720-733.
- [62] CARLOTTI et al. « Mesozooplankton structure and functioning during the onset of the Kerguelen phytoplankton bloom during the KEOPS2 survey ». In : *Biogeosciences* 12.14 (2015), p. 4543-4563. DOI : [10.5194/bg-12-4543-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-4543-2015).
- [63] CARTER, MCCAVE, I. N. et WILLIAMS, M. J. M. *Chapter 4 Circulation and Water Masses of the Southern Ocean : A Review*. Sous la dir. de F. FLORINDO et M. SIEGERT. T. 8. Elsevier, 2008, p. 85-114. DOI : [https://doi.org/10.1016/S1571-9197\(08\)00004-9](https://doi.org/10.1016/S1571-9197(08)00004-9).
- [64] CAVAN et al. « Attenuation of particulate organic carbon flux in the Scotia Sea, Southern Ocean, is controlled by zooplankton fecal pellets ». In : *Geophysical Research Letters* 42.3 (2015), p. 821-830. DOI : <https://doi.org/10.1002/2014GL062744>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2014GL062744>.

- [65] CAVAN et al. « Role of zooplankton in determining the efficiency of the biological carbon pump ». In : *Biogeosciences* 14.1 (2017), p. 177-186. DOI : 10.5194/bg-14-177-2017.
- [66] CAVAN et al. « The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles ». In : *Nature Communications* 10 (2019), p. 4742. DOI : 10.1038/s41467-019-12668-7.
- [67] CETINIĆ et al. « Particulate organic carbon and inherent optical properties during 2008 North Atlantic bloom experiment ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 117 (2012). DOI : 10.1029/2011JC007771.
- [68] CETINIĆ et al. « A simple optical index shows spatial and temporal heterogeneity in phytoplankton community composition during the 2008 North Atlantic Bloom Experiment ». In : *Biogeosciences* 12 (avr. 2015), p. 2179-2194. DOI : 10.5194/bg-12-2179-2015.
- [69] CHAMI et al. « Optical properties of the particles in the Crimea coastal waters (Black Sea) ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 110 (C11 2005). DOI : 10.1029/2005JC003008.
- [70] CHISHOLM. « Phytoplankton Size ». In : *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Sous la dir. de P. G. FALKOWSKI, A. D. WOODHEAD et K. VIVIRITO. Boston, MA : Springer US, 1992, p. 213-237. DOI : 10.1007/978-1-4899-0762-2_12.
- [71] CLAUSTRE, JOHNSON, K. S. et TAKESHITA, Y. « Observing the Global Ocean with Biogeochemical-Argo ». In : *Annual Review of Marine Science* 12 (2020), p. 23-48. DOI : 10.1146/annurev-marine-010419.
- [72] CLAUSTRE et al. « The Oceans Biological Carbon Pumps : Framework for a Research Observational Community Approach ». In : *Frontiers in Marine Science* 8 (2021). DOI : 10.3389/fmars.2021.780052.
- [73] CORNEC et al. « Deep chlorophyll maxima in the global ocean : Occurrences, drivers and characteristics ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 35.4 (2021), e2020GB006759.
- [74] CUNNINGHAM et al. « Transport and variability of the Antarctic Circumpolar Current in Drake Passage ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 108.C5 (2003). DOI : <https://doi.org/10.1029/2001JC001147>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2001JC001147>.
- [75] D'ORTENZIO et al. « BGC-Argo Floats Observe Nitrate Injection and Spring Phytoplankton Increase in the Surface Layer of Levantine Sea (Eastern Mediterranean) ». In : *Geophysical Research Letters* 48 (8 2021). e2020GL091649 2020GL091649, e2020GL091649. DOI : <https://doi.org/10.1029/2020GL091649>.
- [76] D'OVIDIO et al. « The biogeochemical structuring role of horizontal stirring : Lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen Plateau ». In : *Biogeosciences* 12 (19 2015), p. 5567-5581. DOI : 10.5194/bg-12-5567-2015.
- [77] DALL'OLMO et MORK, K. A. « Carbon export by small particles in the Norwegian Sea ». In : *Geophysical Research Letters* (2014). DOI : 10.1002/2014GL059244.
- [78] DALL'OLMO et al. « Substantial energy input to the mesopelagic ecosystem from the seasonal mixed-layer pump ». In : *Nature Geoscience* 9 (2016), p. 820-823. DOI : 10.1038/ngeo2818.

- [79] DEPPELER et DAVIDSON, A. T. « Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate ». In : *Frontiers in Marine Science* 4 (2017), p. 40. DOI : [10.3389/fmars.2017.00040](https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00040).
- [80] DEVER et al. « Size-differentiated export flux in different dynamical regimes in the ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 35.3 (2021), e2020GB006764.
- [81] DEVRIES. « The oceanic anthropogenic CO₂ sink : Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 28.7 (2014), p. 631-647. DOI : <https://doi.org/10.1002/2013GB004739>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2013GB004739>.
- [82] DEVRIES. « The Ocean Carbon Cycle ». In : *Annual Review of Environment and Resources* 47 (2022).
- [83] DEVRIES et WEBER. « The export and fate of organic matter in the ocean : New constraints from combining satellite and oceanographic tracer observations ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 31.3 (2017), p. 535-555. DOI : <https://doi.org/10.1002/2016GB005551>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2016GB005551>.
- [84] DILLING et ALLDREDGE. « Fragmentation of marine snow by swimming macrozooplankton : A new process impacting carbon cycling in the sea ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 47.7 (2000), p. 1227-1245. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00105-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00105-3).
- [85] DITULLIO et al. « Rapid and early export of *Phaeocystis antarctica* blooms in the Ross Sea, Antarctica ». In : *Nature* 404 (2000), p. 595-598. DOI : [10.1038/35007061](https://doi.org/10.1038/35007061).
- [86] DLUGOKENCKY et TANS. *Trends in atmospheric carbon dioxide, National Oceanic and Atmospheric Administration, Earth System Research Laboratory (NOAA/ESRL)*. 2022. URL : <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/global.html>. (accessed : March 12 2022).
- [87] DRAGO et al. « Global Distribution of Zooplankton Biomass Estimated by In Situ Imaging and Machine Learning ». In : *Frontiers in Marine Science* 9 (2022), Art-Nr.
- [88] DUCKLOW et al. « Particle export from the upper ocean over the continental shelf of the west Antarctic Peninsula : A long-term record, 1992–2007 ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55.18 (2008). Palmer, Antarctica Long Term Ecological Research, p. 2118-2131. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.028>.
- [89] DUNNE et al. « Empirical and mechanistic models for the particle export ratio ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 19.4 (2005). DOI : <https://doi.org/10.1029/2004GB002390>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2004GB002390>.
- [90] DURKIN et al. « A Visual Tour of Carbon Export by Sinking Particles ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 35.10 (2021). e2021GB006985 2021GB006985, e2021GB006985. DOI : <https://doi.org/10.1029/2021GB006985>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2021GB006985>.
- [91] DURKIN et al. « Tracing the path of carbon export in the ocean through DNA sequencing of individual sinking particles ». In : *The ISME Journal* 16 (8 2022), p. 1896-1906. DOI : [10.1038/s41396-022-01239-2](https://doi.org/10.1038/s41396-022-01239-2).

- [92] EBERSBACH et TRULL. « Sinking particle properties from polyacrylamide gels during the Kerguelen Ocean and Plateau compared Study (KEOPS) : Zooplankton control of carbon export in an area of persistent natural iron inputs in the Southern Ocean ». In : *Limnology and Oceanography* 53 (1 2008), p. 212-224. DOI : <https://doi.org/10.4319/10.2008.53.1.0212>.
- [93] EBERSBACH et al. « Controls on mesopelagic particle fluxes in the Sub-Antarctic and Polar Frontal Zones in the Southern Ocean south of Australia in summer—Perspectives from free-drifting sediment traps ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 58 (21 2011). Biogeochemistry of the Australian Sector of the Southern Ocean, p. 2260-2276. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2011.05.025>.
- [94] ENGEL et al. « Investigating the effect of ballasting by CaCO₃ in *Emiliana huxleyi*, II : Decomposition of particulate organic matter ». In : *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 56 (août 2009), p. 1408-1419. DOI : [10.1016/j.dsr2.2008.11.028](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.028).
- [95] ENGEL et al. « Investigating the effect of ballasting by CaCO₃ in *Emiliana huxleyi* : I. Formation, settling velocities and physical properties of aggregates ». In : *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 56 (août 2009), p. 1396-1407. DOI : [10.1016/j.dsr2.2008.11.027](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.027).
- [96] ESTAPA, FEEN, M. L. et BREVES, E. « Direct Observations of Biological Carbon Export From Profiling Floats in the Subtropical North Atlantic ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 33 (mars 2019), p. 282-300. DOI : [10.1029/2018GB006098](https://doi.org/10.1029/2018GB006098).
- [97] ESTAPA et al. « Autonomous, high-resolution observations of particle flux in the oligotrophic ocean ». In : *Biogeosciences* (2013). DOI : [10.5194/bg-10-5517-2013](https://doi.org/10.5194/bg-10-5517-2013).
- [98] ESTAPA et al. « Carbon flux from bio-optical profiling floats : Calibrating transmissometers for use as optical sediment traps ». In : *Deep-Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* (2017). DOI : [10.1016/j.dsr.2016.12.003](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.12.003).
- [99] ESTAPA et al. « An updated method for optical sediment trap measurements of sinking POC flux. » In : 2022.
- [100] FISCHER et al. « Sixty years of Sverdrup : A retrospective of progress in the study of phytoplankton blooms ». In : *Oceanography* 27.1 (2014), p. 222-235.
- [101] FOURRIER et al. « Impact of Intermittent Convection in the Northwestern Mediterranean Sea on Oxygen Content, Nutrients, and the Carbonate System ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 127 (9 2022). e2022JC018615 2022JC018615, e2022JC018615. DOI : <https://doi.org/10.1029/2022JC018615>.
- [102] FOWLER et KNAUER, G. A. « Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column ». In : *Progress in Oceanography* 16 (1986), p. 147-194. DOI : [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(86\)90032-7](https://doi.org/10.1016/0079-6611(86)90032-7).
- [103] FRANCOIS et al. « Factors controlling the flux of organic carbon to the bathypelagic zone of the ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 16 (déc. 2002), p. 34-1-34-20. DOI : [10.1029/2001gb001722](https://doi.org/10.1029/2001gb001722).
- [104] GARCIA et al. « Environmental conditions and bio-optical signature of a coccolithophorid bloom in the Patagonian shelf ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 116 (2011). DOI : [10.1029/2010JC006595](https://doi.org/10.1029/2010JC006595).

- [105] GARDNER, RICHARDSON, M. J. et SMITH, W. O. « Seasonal patterns of water column particulate organic carbon and fluxes in the Ross Sea, Antarctica ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 47 (2000). US Southern Ocean JGOFS Program (AESOPS), p. 3423-3449. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00074-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00074-6).
- [106] GIERING et al. « Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone ». In : *Nature* 507 (2014), p. 480-483. DOI : [10.1038/nature13123](https://doi.org/10.1038/nature13123).
- [107] GOHIN, DRUON, J. N. et LAMPERT, L. « A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters ». In : *International Journal of Remote Sensing* 23 (8 2002), p. 1639-1661. DOI : [10.1080/01431160110071879](https://doi.org/10.1080/01431160110071879).
- [108] GOLDMAN. « Potential role of large oceanic diatoms in new primary production ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 40.1 (1993), p. 159-168. DOI : [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90059-C](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90059-C).
- [109] GOLDTHWAIT et al. « Quantification of marine snow fragmentation by swimming euphausiids ». In : *Limnology and Oceanography* 49.4 (2004), p. 940-952.
- [110] GORDON et al. « Retrieval of coccolithophore calcite concentration from sea WiFS imagery ». In : *Geophysical Research Letters* 28 (8 2001), p. 1587-1590. DOI : [10.1029/2000GL012025](https://doi.org/10.1029/2000GL012025).
- [111] GOUTX et al. « High-frequency fluxes of labile compounds in the central Ligurian Sea, northwestern Mediterranean ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 47 (3 2000), p. 533-556. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00101-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00101-6).
- [112] GRAHAM et al. « Inferring source regions and supply mechanisms of iron in the Southern Ocean from satellite chlorophyll data ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 104 (2015), p. 9-25. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.05.007>.
- [113] GRAY et al. « Autonomous biogeochemical floats detect significant carbon dioxide outgassing in the high-latitude Southern Ocean ». In : *Geophysical Research Letters* 45.17 (2018), p. 9049-9057.
- [114] GRUBER et SARMIENTO. « Large-scale biogeochemical-physical interactions in elemental cycles ». In : *The sea* 12 (2002), p. 337-399.
- [115] GRUBER et al. « The oceanic sink for anthropogenic CO₂ from 1994 to 2007 ». In : *Science* 363.6432 (2019), p. 1193-1199. DOI : [10.1126/science.aau5153](https://doi.org/10.1126/science.aau5153). eprint : <https://www.science.org/doi/pdf/10.1126/science.aau5153>.
- [116] GUIDI et al. « Relationship between particle size distribution and flux in the mesopelagic zone ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 55.10 (2008), p. 1364-1374.
- [117] GUIDI et al. « Effects of phytoplankton community on production, size, and export of large aggregates : A world-ocean analysis ». In : *Limnology and Oceanography* 54 (2009), p. 1951-1963. DOI : <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6.1951>.
- [118] GUIDI et al. « A new look at ocean carbon remineralization for estimating deepwater sequestration ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 29 (juill. 2015), p. 1044-1059. DOI : [10.1002/2014GB005063](https://doi.org/10.1002/2014GB005063).

- [119] GUINEHUT et al. « High resolution 3-D temperature and salinity fields derived from in situ and satellite observations ». In : *Ocean Science* 8 (5 2012), p. 845-857. DOI : 10.5194/os-8-845-2012.
- [120] HAËNTJENS, BOSS, E. et TALLEY, L. D. « Revisiting Ocean Color algorithms for chlorophyll a and particulate organic carbon in the Southern Ocean using biogeochemical floats ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 122 (8 août 2017), p. 6583-6593. DOI : 10.1002/2017JC012844.
- [121] HAËNTJENS et al. « Detecting Mesopelagic Organisms Using Biogeochemical-Argo Floats ». In : *Geophysical Research Letters* 47 (mars 2020). DOI : 10.1029/2019GL086088.
- [122] HALFTER et al. « The Role of Zooplankton in Establishing Carbon Export Regimes in the Southern Ocean – A Comparison of Two Representative Case Studies in the Subantarctic Region ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020), p. 837. DOI : 10.3389/fmars.2020.567917.
- [123] HENSON, SANDERS, R. et MADSEN, E. « Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 26 (2012). DOI : 10.1029/2011GB004099.
- [124] HENSON et al. « A reduced estimate of the strength of the ocean's biological carbon pump ». In : *Geophysical Research Letters* 38.4 (2011). DOI : <https://doi.org/10.1029/2011GL046735>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2011GL046735>.
- [125] HOLLIGAN, CHARALAMPOPOULOU, A. et HUTSON, R. « Seasonal distributions of the coccolithophore, *Emiliania huxleyi*, and of particulate inorganic carbon in surface waters of the Scotia Sea ». In : *Journal of Marine Systems* 82 (4 2010), p. 195-205. DOI : 10.1016/j.jmarsys.2010.05.007.
- [126] HOLLIGAN et al. « Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge ». In : *Nature* 304 (1983), p. 339-342. DOI : 10.1038/304339a0.
- [127] HOLTE et TALLEY. « A New Algorithm for Finding Mixed Layer Depths with Applications to Argo Data and Subantarctic Mode Water Formation* ». In : *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 26 (2009), p. 1920-1939. DOI : 10.1175/2009JTECH0543.1.s1.
- [128] HOLTE et al. « An Argo mixed layer climatology and database ». In : *Geophysical Research Letters* 44 (11 2017), p. 5618-5626. DOI : 10.1002/2017GL073426.
- [129] HOLZER, M., DEVRIES, T. et LAVERGNE, C. de. « Diffusion controls the ventilation of a Pacific Shadow Zone above abyssal overturning ». In : *Nature Communications* 12.1 (2021), p. 1-13.
- [130] HONJO et al. « Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump : A synthesis of global sediment trap programs since 1983 ». In : *Progress in Oceanography* 76.3 (2008), p. 217-285. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2007.11.003>.
- [131] HOPKINS et al. « Phenological characteristics of global coccolithophore blooms ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 29 (2015), p. 239-253. DOI : 10.1002/2014GB004919.

- [132] HOPKINS et al. « Regional Characteristics of the Temporal Variability in the Global Particulate Inorganic Carbon Inventory ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 33.11 (2019), p. 1328-1338. DOI : <https://doi.org/10.1029/2019GB006300>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2019GB006300>.
- [133] HU, LEE, Z. et FRANZ, B. « Chlorophyll a algorithms for oligotrophic oceans : A novel approach based on three-band reflectance difference ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 117 (1 2012). DOI : [10.1029/2011JC007395](https://doi.org/10.1029/2011JC007395).
- [134] HUISMAN et SOMMEIJER, B. « Maximal sustainable sinking velocity of phytoplankton ». In : *Marine Ecology Progress Series* 244 (2002). [10.3354/meps244039](https://doi.org/10.3354/meps244039), p. 39-48.
- [135] IRIGOIEN et al. « Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean ». In : *Nature Communications* 5 (2014), p. 3271. DOI : [10.1038/ncomms4271](https://doi.org/10.1038/ncomms4271).
- [136] IVERSEN et PLOUG. « Temperature effects on carbon-specific respiration rate and sinking velocity of diatom aggregates—potential implications for deep ocean export processes ». In : *Biogeosciences* 10.6 (2013), p. 4073-4085.
- [137] IVERSEN et al. « High resolution profiles of vertical particulate organic matter export off Cape Blanc, Mauritania : Degradation processes and ballasting effects ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 57 (6 2010), p. 771-784. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.03.007>.
- [138] JACKSON. « Comparing observed changes in particle size spectra with those predicted using coagulation theory ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 42.1 (1995), p. 159-184.
- [139] JOHNSON et BIF. « Constraint on net primary productivity of the global ocean by Argo oxygen measurements ». In : *Nature Geoscience* 14 (10 2021), p. 769-774. DOI : [10.1038/s41561-021-00807-z](https://doi.org/10.1038/s41561-021-00807-z).
- [140] JOHNSON et CLAUSTRE, H. *The scientific rationale, design and implementation plan for a Biogeochemical-Argo float array*. Report. 2016. DOI : <https://doi.org/10.13155/46601>.
- [141] JOHNSON et al. « Biogeochemical sensor performance in the SOCCOM profiling float array ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 122.8 (2017), p. 6416-6436. DOI : <https://doi.org/10.1002/2017JC012838>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/2017JC012838>.
- [142] JÓNASDÓTTIR et al. « Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (2015), p. 12122-12126. DOI : [10.1073/pnas.1512110112](https://doi.org/10.1073/pnas.1512110112).
- [143] JOOS et SPAHNI. « Rates of change in natural and anthropogenic radiative forcing over the past 20,000 years ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105.5 (2008), p. 1425-1430. DOI : [10.1073/pnas.0707386105](https://doi.org/10.1073/pnas.0707386105). eprint : <https://www.pnas.org/doi/pdf/10.1073/pnas.0707386105>.
- [144] JOUANDET et al. « Rapid formation of large aggregates during the spring bloom of Kerguelen Island : observations and model comparisons ». In : *Biogeosciences* 11 (16 2014), p. 4393-4406. DOI : [10.5194/bg-11-4393-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-4393-2014).
- [145] JUTARD et al. « Correction of Biogeochemical-Argo radiometry for sensor temperature-dependence and drift : protocols for a delayed-mode quality control ». In : *Sensors* 21.18 (2021), p. 6217.

- [146] KARAKUS et al. « Modeling the Impact of Macrozooplankton on Carbon Export Production in the Southern Ocean ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 126 (2021). e2021JC017315 2021JC017315, e2021JC017315. DOI : <https://doi.org/10.1029/2021JC017315>.
- [147] KEMP et al. « The “Fall dump” — a new perspective on the role of a “shade flora” in the annual cycle of diatom production and export flux ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 47 (9 2000), p. 2129-2154. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00019-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00019-9).
- [148] KHEIREDDINE et al. « Organic Carbon Export and Loss Rates in the Red Sea ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 34 (2020). e2020GB006650 2020GB006650, e2020GB006650. DOI : [10.1029/2020GB006650](https://doi.org/10.1029/2020GB006650).
- [149] KIKO et al. « Zooplankton-mediated fluxes in the eastern tropical North Atlantic ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020), p. 358.
- [150] KIKO et al. « A global marine particle size distribution dataset obtained with the Underwater Vision Profiler 5 ». In : *Earth System Science Data* 14.9 (2022), p. 4315-4337. DOI : [10.5194/essd-14-4315-2022](https://doi.org/10.5194/essd-14-4315-2022).
- [151] KLAAS et ARCHER. « Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea : Implications for the rain ratio ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 16.4 (2002), p. 63-1-63-14. DOI : <https://doi.org/10.1029/2001GB001765>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2001GB001765>.
- [152] LACOUR et al. « Phytoplankton biomass cycles in the North Atlantic subpolar gyre : A similar mechanism for two different blooms in the Labrador Sea ». In : *Geophysical Research Letters* 42 (13 2015), p. 5403-5410. DOI : [10.1002/2015GL064540](https://doi.org/10.1002/2015GL064540).
- [153] LACOUR et al. « Unexpected winter phytoplankton blooms in the North Atlantic subpolar gyre ». In : *Nature Geoscience* 10 (11 2017), p. 836-839. DOI : [10.1038/ngeo3035](https://doi.org/10.1038/ngeo3035).
- [154] LACOUR et al. « The Intraseasonal Dynamics of the Mixed Layer Pump in the Subpolar North Atlantic Ocean : A Biogeochemical-Argo Float Approach ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 33 (3 2019), p. 266-281. DOI : <https://doi.org/10.1029/2018GB005997>.
- [155] LANCELOT et al. « Spatial distribution of the iron supply to phytoplankton in the Southern Ocean : a model study ». In : *Biogeosciences* 6 (12 2009), p. 2861-2878. DOI : [10.5194/bg-6-2861-2009](https://doi.org/10.5194/bg-6-2861-2009).
- [156] LASBLEIZ et al. « Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean ». In : *FEMS Microbiology Ecology* 92.11 (août 2016). fiw171. DOI : [10.1093/femsec/fiw171](https://doi.org/10.1093/femsec/fiw171). eprint : <https://academic.oup.com/femsec/article-pdf/92/11/fiw171/16735847/fiw171.pdf>.
- [157] LAURENCEAU-CORNEC et al. « Phytoplankton morphology controls on marine snow sinking velocity ». In : *Marine Ecology Progress Series* 520 (2015), p. 35-56.
- [158] LAWS et al. « Temperature effects on export production in the open ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 14.4 (2000), p. 1231-1246. DOI : <https://doi.org/10.1029/1999GB001229>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/1999GB001229>.

- [159] LEGENDRE et FEVRE. « Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans ». In : *Aquatic Microbial Ecology* 09 (1 1995). 10.3354/ame009069, p. 69-77.
- [160] LEGENDRE et al. « The microbial carbon pump concept : Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean ». In : *Progress in Oceanography* 134 (2015), p. 432-450. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.01.008>.
- [161] LEMOIGNE. « Pathways of Organic Carbon Downward Transport by the Oceanic Biological Carbon Pump ». In : *Frontiers in Marine Science* 6 (2019), p. 634. DOI : 10.3389/fmars.2019.00634.
- [162] LEUNG et al. « Variable particle size distributions reduce the sensitivity of global export flux to climate change ». In : *Biogeosciences* 18 (1 2021), p. 229-250. DOI : 10.5194/bg-18-229-2021.
- [163] LEVY et al. « Physical pathways for carbon transfers between the surface mixed layer and the ocean interior ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 27 (2013), p. 1001-1012. DOI : <https://doi.org/10.1002/gbc.20092>.
- [164] LIDE. *Physical and optical properties of minerals*. Sous la dir. de B. R. FLA. CRC PRESS. 1997, pp. 4.130-4.136.
- [165] LLORT et al. « Evaluating Southern Ocean Carbon Eddy-Pump From Biogeochemical-Argo Floats ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 123 (2 2018), p. 971-984. DOI : <https://doi.org/10.1002/2017JC012861>.
- [166] LOISEL et MOREL. « Light scattering and chlorophyll concentration in case 1 waters : A reexamination ». In : *Limnol. Oceanogr* 43 (1998), p. 847-858. DOI : 10.4319/lo.1998.43.5.0847.
- [167] MADIN. « Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters ». In : *Marine Biology* 67 (1982), p. 39-45. DOI : 10.1007/BF00397092.
- [168] MARITORENA et SIEGEL. « Consistent merging of satellite ocean color data sets using a bio-optical model ». In : *Remote Sensing of Environment* 94 (4 2005), p. 429-440. DOI : 10.1016/j.rse.2004.08.014.
- [169] MARSAY et al. « Attenuation of sinking particulate organic carbon flux through the mesopelagic ocean ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (jan. 2015), p. 1089-1094. DOI : 10.1073/pnas.1415311112.
- [170] MARTIN, GORDON, R. M. et FITZWATER, S. E. « Iron in Antarctic waters ». In : *Nature* 345 (1990), p. 156-158. DOI : 10.1038/345156a0.
- [171] MARTIN et al. « VERTEX : carbon cycling in the northeast Pacific ». In : *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 34.2 (1987), p. 267-285. DOI : [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90086-0](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90086-0).
- [172] MARTIN et al. « Sedimentation of acantharian cysts in the Iceland Basin : Strontium as a ballast for deep ocean particle flux, and implications for acantharian reproductive strategies ». In : *Limnology and Oceanography* 55 (2010), p. 604-614. DOI : <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.2.0604>.
- [173] MARTIN et al. « The oceans twilight zone must be studied now, before it is too late ». In : *Nature* 580 (avr. 2020), p. 26-28. DOI : 10.1038/d41586-020-00915-7.

- [174] MATSUMOTO et al. « The Global Ocean Biogeochemistry (GO-BGC) Array of Profiling Floats to Observe Changing Ocean Chemistry and Biology ». In : *Marine Technology Society Journal* 56.3 (2022), p. 122-123.
- [175] MAYOT et al. « Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites ». In : *Biogeosciences* 13 (6 2016), p. 1901-1917. DOI : 10.5194/bg-13-1901-2016.
- [176] MAZUECOS et al. « Temperature control of microbial respiration and growth efficiency in the mesopelagic zone of the South Atlantic and Indian Oceans ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 95 (2015), p. 131-138.
- [177] MCKENZIE et al. « Three-Dimensional Imaging Lidar for Characterizing Particle Fields and Organisms in the Mesopelagic Zone ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020). DOI : 10.3389/fmars.2020.558745.
- [178] MIGNOT, FERRARI, R. et CLAUSTRE, H. « Floats with bio-optical sensors reveal what processes trigger the North Atlantic bloom ». In : *Nature communications* 9.1 (2018), p. 1-9.
- [179] MITCHELL et al. « Estimating Particulate Inorganic Carbon Concentrations of the Global Ocean From Ocean Color Measurements Using a Reflectance Difference Approach ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 122 (11 nov. 2017), p. 8707-8720. DOI : 10.1002/2017JC013146.
- [180] MOHAN et al. « Ecology of coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean ». In : *Marine Micropaleontology* 67 (1-2 2008), p. 30-45. DOI : 10.1016/j.marmicro.2007.08.005.
- [181] MOIGNE, L. et al. « Enhanced rates of particulate organic matter remineralization by microzooplankton are diminished by added ballast minerals ». In : *Biogeosciences* 10 (2013), p. 5755-5765. DOI : 10.5194/bg-10-5755-2013.
- [182] MOLINE et al. « Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend ». In : *Global Change Biology* 10.12 (2004), p. 1973-1980.
- [183] MOREL et al. « Optical properties of the “clearest” natural waters ». In : *Limnology and Oceanography* 52.1 (2007), p. 217-229. DOI : <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0217>. eprint : <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.4319/lo.2007.52.1.0217>.
- [184] MOUW et al. « Phytoplankton size impact on export flux in the global ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 30 (2016), p. 1542-1562. DOI : <https://doi.org/10.1002/2015GB005355>.
- [185] MULET et al. « A new estimate of the global 3D geostrophic ocean circulation based on satellite data and in-situ measurements ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 77-80 (2012). *Satellite Oceanography and Climate Change*, p. 70-81. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.04.012>.
- [186] NEUKERMANS et FOURNIER. « Optical Modeling of Spectral Backscattering and Remote Sensing Reflectance From *Emiliania huxleyi* Blooms ». In : *Frontiers in Marine Science* 5 (mai 2018). DOI : 10.3389/fmars.2018.00146.

- [187] NEUKERMANS et al. « In situ variability of mass-specific beam attenuation and backscattering of marine particles with respect to particle size, density, and composition ». In : *Limnology and Oceanography* 57 (2012), p. 124-144. DOI : <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.1.0124>.
- [188] NIELSDÓTTIR et al. « Seasonal and spatial dynamics of iron availability in the Scotia Sea ». In : *Marine Chemistry* 130-131 (2012), p. 62-72. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2011.12.004>.
- [189] NISSEN et al. « Southern Ocean Phytoplankton Community Structure as a Gatekeeper for Global Nutrient Biogeochemistry ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 35 (2021). e2021GB006991 2021GB006991, e2021GB006991. DOI : <https://doi.org/10.1029/2021GB006991>.
- [190] NOWICKI, DEVRIES, T. et SIEGEL, D. A. « Quantifying the Carbon Export and Sequestration Pathways of the Ocean's Biological Carbon Pump ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 36.3 (2022). e2021GB007083 2021GB007083, e2021GB007083. DOI : <https://doi.org/10.1029/2021GB007083>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2021GB007083>.
- [191] O'REILLY et al. « Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 103 (C11 1998), p. 24937-24953. DOI : 10.1029/98JC02160.
- [192] O'REILLY et al. « Ocean color chlorophyll-a algorithms for SeaWiFS, OC2, and OC4 : Version 4. » In : *SeaWiFS Postlaunch Technical Report Series* 11 (Part. 3 2000), p. 9-23.
- [193] OMAND et al. « Eddy-driven subduction exports particulate organic carbon from the spring bloom ». In : *Science* 348 (2015), p. 222-225. DOI : 10.1126/science.1260062.
- [194] OMAND et al. « Sinking flux of particulate organic matter in the oceans : Sensitivity to particle characteristics ». In : *Scientific Reports* 10 (1 2020), p. 5582. DOI : 10.1038/s41598-020-60424-5.
- [195] ORGANELLI et al. « A novel near-real-time quality-control procedure for radiometric profiles measured by bio-argo floats : Protocols and performances ». In : *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 33 (5 2016), p. 937-951. DOI : 10.1175/JTECH-D-15-0193.1.
- [196] ORGANELLI et al. « Two databases derived from BGC-Argo float measurements for marine biogeochemical and bio-optical applications ». In : *Earth System Science Data* 9 (2 2017), p. 861-880. DOI : 10.5194/essd-9-861-2017.
- [197] ORGANELLI et al. « The open-ocean missing backscattering is in the structural complexity of particles ». In : *Nature Communications* 9 (déc. 2018). DOI : 10.1038/s41467-018-07814-6.
- [198] ORSI, WHITWORTH, T. et NOWLIN, W. D. « On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 42 (1995), p. 641-673. DOI : [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00021-W](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00021-W).
- [199] PARK et al. « Direct observations of the ACC transport across the Kerguelen Plateau ». In : *Geophysical Research Letters* 36 (18 2009). DOI : <https://doi.org/10.1029/2009GL039617>.

- [200] PASSOW. « Switching perspectives : Do mineral fluxes determine particulate organic carbon fluxes or vice versa ? » In : *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 5 (avr. 2004). DOI : 10.1029/2003GC000670.
- [201] PASSOW et CARLSON. « The biological pump in a high CO₂ world ». In : *Marine Ecology Progress Series* 470 (2012), p. 249-271.
- [202] PASSOW et ROCHA. « Accumulation of mineral ballast on organic aggregates ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 20 (mars 2006). DOI : 10.1029/2005GB002579.
- [203] PATIL et al. « Biogeographic distribution of extant Coccolithophores in the Indian sector of the Southern Ocean ». In : *Marine Micropaleontology* 137 (déc. 2017), p. 16-30. DOI : 10.1016/j.marmicro.2017.08.002.
- [204] PAULI et al. « Krill and salp faecal pellets contribute equally to the carbon flux at the Antarctic Peninsula ». In : *Nature Communications* 12 (2021), p. 7168. DOI : 10.1038/s41467-021-27436-9.
- [205] PERSON, R. et al. « Continental and Sea Ice Iron Sources Fertilize the Southern Ocean in Synergy ». In : *Geophysical Research Letters* 48 (23 2021). e2021GL094761 2021GL094761, e2021GL094761. DOI : <https://doi.org/10.1029/2021GL094761>.
- [206] PHILLIPS, KREMER, P. et MADIN, L. P. « Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean ». In : *Marine Biology* 156 (2009), p. 455-467. DOI : 10.1007/s00227-008-1099-4.
- [207] PICHERAL et al. « The Underwater Vision Profiler 6 : an imaging sensor of particle size spectra and plankton, for autonomous and cabled platforms ». In : *Limnology and Oceanography : Methods* 20.2 (2022), p. 115-129.
- [208] PLANCHON et al. « Carbon export in the naturally iron-fertilized Kerguelen area of the Southern Ocean based on the ²³⁴Th approach ». In : *Biogeosciences* 12 (2015), p. 3831-3848. DOI : 10.5194/bg-12-3831-2015.
- [209] PLOUG et al. « Production, oxygen respiration rates, and sinking velocity of copepod fecal pellets : Direct measurements of ballasting by opal and calcite ». In : *Limnology and Oceanography* 53 (2 2008), p. 469-476. DOI : <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.2.0469>.
- [210] POTEAU, BOSS, E. et CLAUSTRE, H. « Particulate concentration and seasonal dynamics in the mesopelagic ocean based on the backscattering coefficient measured with Biogeochemical-Argo floats ». In : *Geophysical Research Letters* 44.13 (2017), p. 6933-6939.
- [211] POULTON et al. « Biometry of detached *Emiliana huxleyi* coccoliths along the Patagonian Shelf ». In : *Marine Ecology Progress Series* 443 (2011), p. 1-17.
- [212] POULTON et al. « Coccolithophore ecology in the tropical and subtropical Atlantic Ocean : New perspectives from the Atlantic meridional transect (AMT) programme ». In : *Progress in Oceanography* 158 (2017). The Atlantic Meridional Transect programme (1995-2016), p. 150-170. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.01.003>.
- [213] PUIGCORBE, MASQUE, P. et LE MOIGNE, F. A. C. « Global database of ratios of particulate organic carbon to thorium-234 in the ocean : improving estimates of the biological carbon pump ». In : *Earth System Science Data* 12.2 (2020), p. 1267-1285. DOI : 10.5194/essd-12-1267-2020.

- [214] PUIGCORBE et al. « Particulate organic carbon export across the Antarctic Circumpolar Current at 10°E : Differences between north and south of the Antarctic Polar Front ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 138 (2017). Eddy-Pump : Pelagic processes along the eddying Antarctic Polar Front with influence on the carbon pump in the Atlantic Sector of the Southern Ocean, p. 86-101. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.05.016>.
- [215] QUÉGUINER. « Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 90 (2013). Southern Ocean Natural Iron Fertilization, p. 43-54. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.024>.
- [216] READ, POLLARD, R. T. et ALLEN, J. T. « Sub-mesoscale structure and the development of an eddy in the Subantarctic Front north of the Crozet Islands ». In : *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 54 (18-20 sept. 2007), p. 1930-1948. DOI : [10.1016/j.dsr2.2007.06.013](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.013).
- [217] REMBAUVILLE. « Ecological vectors of carbon and biomineral export in the Southern Ocean ». 2016PA066561. Thèse de doct. 2016.
- [218] REMBAUVILLE et al. « Strong contribution of diatom resting spores to deep sea carbon export fluxes in the naturally iron fertilized waters downstream of South Georgia ». In : *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* 115 (sept. 2016), p. 22-35. DOI : [10.1016/j.dsr.2016.05.002](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.05.002).
- [219] REMBAUVILLE et al. « Strong contribution of diatom resting spores to deep-sea carbon transfer in naturally iron-fertilized waters downstream of South Georgia ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 115 (2016), p. 22-35. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.05.002>.
- [220] REMBAUVILLE et al. « Plankton Assemblage Estimated with BGC-Argo Floats in the Southern Ocean : Implications for Seasonal Successions and Particle Export ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 122 (2017), p. 8278-8292. DOI : <https://doi.org/10.1002/2017JC013067>.
- [221] REMBAUVILLE et al. « Annual particulate matter and diatom export in a high nutrient, low chlorophyll area of the Southern Ocean ». In : *Polar Biology* 41 (2018), p. 25-40. DOI : [10.1007/s00300-017-2167-3](https://doi.org/10.1007/s00300-017-2167-3).
- [222] REYNOLDS et al. « Daily High-Resolution-Blended Analyses for Sea Surface Temperature ». In : *Journal of Climate* 20 (22 2007), p. 5473-5496. DOI : [10.1175/2007JCLI1824.1](https://doi.org/10.1175/2007JCLI1824.1).
- [223] RIEBESELL et al. « Competitive fitness of a predominant pelagic calcifier impaired by ocean acidification ». In : *Nature Geoscience* 10 (jan. 2017), p. 19-23. DOI : [10.1038/ngeo2854](https://doi.org/10.1038/ngeo2854).
- [224] RILEY et al. « The relative contribution of fast and slow sinking particles to ocean carbon export ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 26 (1 2012). DOI : <https://doi.org/10.1029/2011GB004085>.
- [225] RISER et al. « Fifteen years of ocean observations with the global Argo array ». In : *Nature Climate Change* 6.2 (2016), p. 145-153.

- [226] ROCHA et PASSOW. « Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump ». In : *Deep-Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 54 (mars 2007), p. 639-658. DOI : 10.1016/j.dsr2.2007.01.004.
- [227] ROEMMICH et al. « Argo : The global array of profiling floats ». In : *CLIVAR Exchanges* 13.4 (3) (1999), p. 4-5.
- [228] ROESLER et al. « Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers : A global analysis of WET Labs ECO sensors ». In : *Limnology and Oceanography : Methods* 15 (juin 2017), p. 572-585. DOI : 10.1002/lom3.10185.
- [229] ROHR et al. « Variability in the mechanisms controlling Southern Ocean phytoplankton bloom phenology in an ocean model and satellite observations ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 31 (5 2017), p. 922-940. DOI : <https://doi.org/10.1002/2016GB005615>.
- [230] ROSENGARD et al. « Carbon export and transfer to depth across the Southern Ocean Great Calcite Belt ». In : *Biogeosciences* 12 (13 2015), p. 3953-3971. DOI : 10.5194/bg-12-3953-2015.
- [231] SABINE et al. « The Oceanic Sink for Anthropogenic CO₂ ». In : *Science* 305.5682 (2004), p. 367-371. DOI : 10.1126/science.1097403. eprint : <https://www.science.org/doi/pdf/10.1126/science.1097403>.
- [232] SABU et al. « The influence of air-sea-ice interactions on an anomalous phytoplankton bloom in the Indian Ocean sector of the Antarctic Zone of the Southern Ocean during the austral summer, 2011 ». In : *Polar Science* 8 (4 2014), p. 370-384. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.polar.2014.08.001>.
- [233] SACKMANN, PERRY, M. J. et ERIKSEN, C. C. « Fluorescence quenching from Seaglider Seaglider observations of variability in daytime fluorescence quenching of chlorophyll-a in Northeastern Pacific coastal waters Fluorescence quenching from Seaglider ». In : *Biogeosciences Discuss* 5 (2008), p. 2839-2865. DOI : 10.5194/bgd-5-2839-2008.
- [234] SALTER et al. « Estimating carbon, silica and diatom export from a naturally fertilised phytoplankton bloom in the Southern Ocean using PELAGRA : A novel drifting sediment trap ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 54 (2007). The Crozet Natural Iron Bloom and Export Experiment, p. 2233-2259. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.008>.
- [235] SALTER et al. « Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron-fertilized bloom in the Southern Ocean ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 26 (1 2012). DOI : <https://doi.org/10.1029/2010GB003977>.
- [236] SANDERS et al. « Does a ballast effect occur in the surface ocean? » In : *Geophysical Research Letters* 37 (avr. 2010). DOI : 10.1029/2010GL042574.
- [237] SARMIENTO et GRUBER. *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press, 2006, p. 1-503. DOI : 10.1017/S0016756807003755.
- [238] SAUZÈDE et al. « 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 ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 121 (4 2016), p. 2552-2571. DOI : <https://doi.org/10.1002/2015JC011408>.

- [239] SAUZÈDE et al. « Estimates of Water-Column Nutrient Concentrations and Carbonate System Parameters in the Global Ocean : A Novel Approach Based on Neural Networks ». In : *Frontiers in Marine Science* 4 (2017). DOI : 10.3389/fmars.2017.00128.
- [240] SAVOYE et al. « ²³⁴Th-based export fluxes during a natural iron fertilization experiment in the Southern Ocean (KEOPS) ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55 (2008). KEOPS : Kerguelen Ocean and Plateau compared Study, p. 841-855. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.036>.
- [241] SCHLITZER. « Carbon export fluxes in the Southern Ocean : results from inverse modeling and comparison with satellite-based estimates ». In : *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 49.9-10 (2002), p. 1623-1644.
- [242] SCHMECHTIG et al. *Processing Bio-Argo chlorophyll-a concentration at the DAC level*. Argo data management *Processing Bio-Argo chlorophyll-a concentration at the DAC level*. 2015. DOI : <https://doi.org/10.13155/39468>.
- [243] SCHMECHTIG et al. *Processing Bio-Argo particle backscattering at the DAC level*. 2018. DOI : <https://doi.org/10.13155/39459>.
- [244] SCHOLIN et al. « The Quest to Develop Ecogenomic Sensors : A 25-Year History of the Environmental Sample Processor (ESP) as a Case Study ». In : *Oceanography* (2017).
- [245] SEEGER et al. « Performance metrics for the assessment of satellite data products : an ocean color case study ». In : *Optics Express* 26 (6 mars 2018), p. 7404. DOI : 10.1364/oe.26.007404.
- [246] SERGI et al. « Interaction of the Antarctic Circumpolar Current With Seamounts Fuels Moderate Blooms but Vast Foraging Grounds for Multiple Marine Predators ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020). DOI : 10.3389/fmars.2020.00416.
- [247] SIEGEL et al. « Global assessment of ocean carbon export by combining satellite observations and food-web models ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 28.3 (2014), p. 181-196.
- [248] SIEGEL et al. « Prediction of the export and fate of global ocean net primary production : The EXPORTS science plan ». In : *Frontiers in Marine Science* 3 (2016), p. 22.
- [249] SIEGEL et al. « Assessing the sequestration time scales of some ocean-based carbon dioxide reduction strategies ». In : *Environmental Research Letters* 16.10 (2021), p. 104003. DOI : 10.1088/1748-9326/ac0be0.
- [250] SIEGEL et al. « Quantifying the Ocean's Biological Pump and Its Carbon Cycle Impacts on Global Scales ». In : *Annual Review of Marine Science* 15 (2022).
- [251] SMITH et al. « The influence of environmental variability on the biogeography of coccolithophores and diatoms in the Great Calcite Belt ». In : *Biogeosciences* 14 (2017), p. 4905-4925. DOI : 10.5194/bg-14-4905-2017.
- [252] SOVIADAN et al. « Patterns of mesozooplankton community composition and vertical fluxes in the global ocean ». In : *Progress in Oceanography* 200 (2022), p. 102717. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102717>.
- [253] STEINBERG et LANDRY, M. R. « Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle ». In : *Annual Review of Marine Science* 9 (2017). PMID : 27814033, p. 413-444. DOI : 10.1146/annurev-marine-010814-015924.

- [254] STEMMANN, PICHERAL, M. et GORSKY, G. « Diel variation in the vertical distribution of particulate matter (>0.15mm) in the NW Mediterranean Sea investigated with the Underwater Video Profiler ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 47 (3 2000), p. 505-531. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00100-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00100-4).
- [255] STRAMSKI et al. « The role of seawater constituents in light backscattering in the ocean ». In : *Progress in Oceanography* 61 (2004), p. 27-56. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.07.001>.
- [256] STRAMSKI et al. « Relationships between the surface concentration of particulate organic carbon and optical properties in the eastern South Pacific and eastern Atlantic Oceans ». In : *Biogeosciences* 5.1 (2008), p. 171-201. DOI : [10.5194/bg-5-171-2008](https://doi.org/10.5194/bg-5-171-2008).
- [257] STUKEL et al. « Using Lagrangian-based process studies to test satellite algorithms of vertical carbon flux in the eastern North Pacific Ocean ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 120.11 (2015), p. 7208-7222.
- [258] STUKEL et al. « The role of subduction and gravitational sinking in particle export, carbon sequestration, and the remineralization length scale in the California Current Ecosystem ». In : *Limnology and Oceanography* 63 (1 2018), p. 363-383. DOI : <https://doi.org/10.1002/lno.10636>.
- [259] TAGLIABUE et al. « Surface-water iron supplies in the Southern Ocean sustained by deep winter mixing ». In : *Nature Geoscience* 7 (2014), p. 314-320. DOI : [10.1038/ngeo2101](https://doi.org/10.1038/ngeo2101).
- [260] TAKEDA. « Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters ». In : *Nature* 393 (6687 1998), p. 774-777. DOI : [10.1038/31674](https://doi.org/10.1038/31674).
- [261] TAMSITT et al. « Spiraling pathways of global deep waters to the surface of the Southern Ocean ». In : *Nature Communications* 8 (1 2017), p. 172. DOI : [10.1038/s41467-017-00197-0](https://doi.org/10.1038/s41467-017-00197-0).
- [262] TERRATS et al. « Detection of Coccolithophore Blooms With BioGeoChemical-Argo Floats ». In : *Geophysical Research Letters* 47 (23 2020). e2020GL090559 2020GL090559, e2020GL090559. DOI : <https://doi.org/10.1029/2020GL090559>.
- [263] THOMALLA et al. « Using Optical Sensors on Gliders to Estimate Phytoplankton Carbon Concentrations and Chlorophyll-to-Carbon Ratios in the Southern Ocean ». In : *Frontiers in Marine Science* 4 (2017). DOI : [10.3389/fmars.2017.00034](https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00034).
- [264] TRÉGUER et ROCHA. « The World Ocean Silica Cycle ». In : *Annual Review of Marine Science* 5 (2013). PMID : 22809182, p. 477-501. DOI : [10.1146/annurev-marine-121211-172346](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172346).
- [265] TRÉGUER et al. « Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump ». In : *Nature Geoscience* 11 (1 2018), p. 27-37. DOI : [10.1038/s41561-017-0028-x](https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x).
- [266] TRULL et al. « Moored sediment trap measurements of carbon export in the Subantarctic and Polar Frontal zones of the Southern Ocean, south of Australia ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 106 (2001), p. 31489-31509. DOI : <https://doi.org/10.1029/2000JC000308>.
- [267] TURNER. « Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms ». In : *Aquatic Microbial Ecology* 27 (2002). 10.3354/ame027057, p. 57-102.

- [268] TURNER. « Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump ». In : *Progress in Oceanography* 130 (2015), p. 205-248.
- [269] TWARDOWSKI et al. « 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 ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* 106 (2001), p. 14129-14142. DOI : [10.1029/2000JC000404](https://doi.org/10.1029/2000JC000404).
- [270] TYRRELL et MERICO. « *Emiliana huxleyi* : bloom observations and the conditions that induce them ». In : *Coccolithophores*. Springer, 2004, p. 75-97.
- [271] VENKATARAMANA et al. « Temperature and phytoplankton size class biomass drives the zooplankton food web dynamics in the Indian Ocean sector of the Southern Ocean ». In : *Polar Biology* 42 (2019), p. 823-829. DOI : [10.1007/s00300-019-02472-w](https://doi.org/10.1007/s00300-019-02472-w).
- [272] VENKATARAMANA et al. « Distribution of zooplankton in the Indian sector of the Southern Ocean ». In : *Antarctic Science* 32 (2020), p. 168-179. DOI : [10.1017/S0954102019000579](https://doi.org/10.1017/S0954102019000579).
- [273] VERNET et al. « The Weddell Gyre, Southern Ocean : Present Knowledge and Future Challenges ». In : *Reviews of Geophysics* 57 (3 2019), p. 623-708. DOI : <https://doi.org/10.1029/2018RG000604>.
- [274] VILJOEN et al. « Phytoplankton response in growth, photophysiology and community structure to iron and light in the Polar Frontal Zone and Antarctic waters ». In : *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 141 (2018), p. 118-129. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.09.006>.
- [275] VINOGRADOV. *Some Problems of Vertical Distribution of Meso- and Macroplankton in the Ocean*. Sous la dir. de J. H. S. BLAXTER et al. T. 32. Academic Press, 1997, p. 1-92. DOI : [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60015-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60015-2).
- [276] WAGENER et al. « Revisiting atmospheric dust export to the Southern Hemisphere ocean : Biogeochemical implications ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 22.2 (2008). DOI : <https://doi.org/10.1029/2007GB002984>. eprint : <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1029/2007GB002984>.
- [277] WAITE et al. « Sinking rate versus cell volume relationships illuminate sinking rate control mechanisms in marine diatoms ». In : *Marine Ecology Progress Series* 157 (1997). [10.3354/meps157097](https://doi.org/10.3354/meps157097), p. 97-108.
- [278] WEBER et al. « Deep ocean nutrients imply large latitudinal variation in particle transfer efficiency ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113.31 (2016), p. 8606-8611.
- [279] WIEDMANN et al. « Arctic Observations Identify Phytoplankton Community Composition as Driver of Carbon Flux Attenuation ». In : *Geophysical Research Letters* 47 (14 2020). e2020GL087465 2020GL087465, e2020GL087465. DOI : <https://doi.org/10.1029/2020GL087465>.
- [280] WILLIAMS et FOLLOWS, M. J. *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle : Principles and Mechanisms*. Cambridge University Press, 2011. DOI : [10.1017/CB09780511977817](https://doi.org/10.1017/CB09780511977817).
- [281] WONG, THIERRY, C. et ROBERT, K. *Argo Quality Control Manual for CTD and Trajectory Data*. 2022. DOI : <https://doi.org/10.13155/33951>.

- [282] WONG et al. « Argo Data 1999–2019 : Two Million Temperature-Salinity Profiles and Subsurface Velocity Observations From a Global Array of Profiling Floats ». In : *Frontiers in Marine Science* 7 (2020). DOI : 10.3389/fmars.2020.00700.
- [283] WOODWARD. *Probability and information theory, with applications to radar*. McGraw-Hill, 1953, 128 p.
- [284] WYNN-EDWARDS et al. « Particle Fluxes at the Australian Southern Ocean Time Series (SOTS) Achieve Organic Carbon Sequestration at Rates Close to the Global Median, Are Dominated by Biogenic Carbonates, and Show No Temporal Trends Over 20-Years ». In : *Frontiers in Earth Science* 8 (2020), p. 329. DOI : 10.3389/feart.2020.00329.
- [285] XI et al. « Global retrieval of phytoplankton functional types based on empirical orthogonal functions using CMEMS GlobColour merged products and further extension to OLCI data ». In : *Remote Sensing of Environment* 240 (2020), p. 111704.
- [286] XING et al. « Seasonal variations of bio-optical properties and their interrelationships observed by Bio-Argo floats in the subpolar North Atlantic ». In : *Journal of Geophysical Research : Oceans* (2014). DOI : 10.1002/2014JC010189.
- [287] XING et al. « Improved correction for non-photochemical quenching of in situ chlorophyll fluorescence based on a synchronous irradiance profile ». In : *Optics Express* 26 (sept. 2018), p. 24734. DOI : 10.1364/oe.26.024734.
- [288] YOON, KIM, S. et HAN, K. « Morphology and sinking velocities of fecal pellets of copepod, molluscan, euphausiid, and salp taxa in the northeastern tropical Atlantic ». In : *Marine Biology* 139 (2001), p. 923-928. DOI : 10.1007/s002270100630.
- [289] YOUNG, WINTER, A. et SIESSER, W. « Functions of coccoliths ». In : *Coccolithophores* 63 (1994), p. 82.
- [290] ZHANG et al. « Experimental Estimates of Optical Backscattering Associated With Submicron Particles in Clear Oceanic Waters ». In : *Geophysical Research Letters* 47 (4 2020). e2020GL087100 2020GL087100. DOI : 10.1029/2020GL087100.
- [291] ZHANG et al. « Deriving the angular response function for backscattering sensors ». In : *Appl. Opt.* 60 (28 oct. 2021), p. 8676-8687. DOI : 10.1364/AO.437735.