

Aix Marseille Université

École doctorale des sciences et de l'environnement (ED251)

Institut Méditerranéen d'Océanologie

Equipe Cycle BiogEochimiques et roLE fonctionnel des assemblages de micro-organismes planctoniques

Thèse de doctorat spécialité : océanographie

Champ disciplinaire : biogéochimie-optique marine

Par Alain FUMENIA

Dynamique spatiale et temporelle de la biomasse organique particulaire synthétisée dans une région océanique fortement influencée par la fixation de diazote atmosphérique (campagne océanographique OUTPACE dans le Pacifique tropical sud-ouest)

Encadrée par Thierry MOUTIN et Anne PETRENKO

Présentée et soutenue le 03 Juin 2020

Devant le jury composé de :

- Sophie RABOUILLE	Centre National de Recherche Scientifique	Rapportrice
- David ANTOINE	Curtin University	Rapporteur
- Hervé CLAUSTRE	Centre National de Recherche Scientifique	Examinateur
- Bernard QUEGUINER	Université Aix-Marseille	Président de jury
- Thierry MOUTIN	Université Aix-Marseille	Directeur de thèse
- Anne PETRENKO	Université Aix-Marseille	Directrice de thèse

Résumé

À ce jour, l'océan Pacifique tropical sud-ouest (WTSP) est une des régions oligotrophes les moins explorées de l'océan global. Ce travail de thèse de doctorat s'inscrit dans le cadre de la campagne *Oligotrophy to UlTra-oligotrophy PACific Experiment* (OUTPACE, 160° E - 160° W, 18° - 20° S, Mars/Avril 2015), et concerne les cycles biogéochimiques et les écosystèmes dans cette région. En se basant sur les mesures *in situ* faites pendant la campagne et les données des flotteurs *Biogeochemical Argo* (BGC-Argo), l'objectif principal de cette étude est de définir les différents processus qui contrôlent la dynamique spatiale et temporelle de la matière organique particulaire (MOP) synthétisée dans la couche éclairée. Les résultats montrent que la dynamique de la MOP est contrôlée par deux systèmes planctoniques *à priori* distincts dans cette région oligotrophe.

Dans la couche de mélange (<30 dbar) fortement éclairée mais limitée en éléments nutritifs ($[NO_3^-] < 0.05 \mu M$), des concentrations en azote et phosphate organique particulaire (NOP et POP) relativement élevées (respectivement de 0.32-1.18 μM et 0.02-0.06 μM) sont observées dans l'Archipel Mélanésien (160° E - 170° W). La MOP produite présente un excès d'azote par rapport à la valeur attendue par la stœchiométrie de Redfield, avec un rapport N:P de 19 ± 2 . Nos résultats démontrent que l'intense fixation biologique de diazote (N_2) ($631 \pm 286 \mu mol N m^{-2} j^{-1}$ L en moyenne) mesurée dans cette région est la principale source d'azote nouveau capable de soutenir la production de MOP enrichie en N. Parallèlement, une forte augmentation du N^* est observée dans les eaux de la thermocline (100-500 dbar) de l'Archipel Mélanésien. La production de MOP enrichie en N soutenue par la fixation de N_2 , et la reminéralisation de cette MOP chutant dans la colonne d'eau sont à l'origine d'une augmentation de N^* ($\Delta N^*_{diazotrophe}$) dans les eaux de la thermocline (entre $30 \pm 19 \text{ mmol m}^{-2} a^{-1}$ et $192 \pm 87 \text{ mmol m}^{-2} a^{-1}$, en fonction du rapport N:P considéré pour l'estimation).

À partir des mesures de coefficient de rétrodiffusion particulaire (b_{bp}) combinées à des mesures *in situ* de NOP et de POP, des relations statistiquement significatives ont été observées entre les valeurs de b_{bp} et de NOP (POP) ($R^2=0.87$ et 0.91 , respectivement), permettant de définir des proxys optiques (PON^{opt} et POP^{opt}) de la biomasse organique particulaire. Sur toute la période d'étude (3 années), des augmentations significatives de PON^{opt} (de 0.16 à $0.80 \mu M$) sont observées uniquement dans l'Archipel Mélanésien et en période stratifiée. Il a été démontré que cette production de biomasse autotrophe (et de particules associées) ne pouvait être soutenue que par l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N_2 , suggérant fortement que la région du WTSP pourrait jouer un rôle relativement important sur la pompe biologique de carbone. À proximité de la base de la couche euphotique (Z_{01}), dans les eaux de subsurface faiblement éclairées mais suffisamment riches en éléments nutritifs, les résultats obtenus dans ce travail de thèse montrent la présence permanente d'un maximum de chlorophylle-a (Chla) de subsurface (SCML). Ce SCML est associé en permanence à un maximum de biomasse organique particulaire. Une corrélation significative ($R^2=0.77$) est observée entre les valeurs de Chla et de PON^{opt} , notamment entre Z_{01} et la profondeur à laquelle le PAR est réduit à 0.1% de sa valeur de surface (Z_{001}), mettant ainsi en évidence l'origine phytoplanctonique du maximum de biomasse organique particulaire associée au SCML. En utilisant les mesures d' O_2 recueillies par un flotteur Biogeochemical-Argo sur une échelle de temps saisonnière, les résultats montrent qu'une production communautaire nette relativement faible mais positive ($0.08 \pm 0.01 \text{ mmol m}^{-3} j^{-1}$ en moyenne) est associée au SCML dans les couches faiblement éclairées entre Z_{01} et Z_{001} .

Mots clés : régions oligotrophes, matière organique particulaire, fixation de N_2 , coefficient de rétrodiffusion particulaire, production communautaire nette.

Abstract

To date, the Western Tropical South Pacific (WTSP) is one of the least sampled oligotrophic regions of the world's ocean. My thesis was carried out in the framework of the *Oligotrophy to Ultra-oligotrophy PACific Experiment* cruise (OUTPACE, 160° E - 160° W, 18° - 20° S, March/April 2015), in which we investigated the biogeochemical cycles and ecosystems in this region. Based on both *in situ* measurements and Biogeochemical Argo floats' data, the main objective of this study is to get insight on the different processes controlling the spatial and temporal dynamics of particulate organic matter (POM) in the light zone. The results obtained in this thesis highlighted that the dynamics of the POM derives from two distinct planktonic systems in this oligotrophic region.

In the light-sufficient but nutrient-limited mixed layer (<30 dbar) ($[NO_3^-] < 0.05 \mu M$), relatively high concentrations of nitrogen and particulate organic phosphate (PON and POP) ($0.32\text{--}1.18 \mu M$ and $0.02\text{--}0.06 \mu M$) are observed in the mixed layer (<30 dbar) of the Melanesian Archipelago ($160^\circ E$ - $170^\circ W$). This POM presents an excess of nitrogen with respect to the Redfield stoichiometry, with a N:P ratio of 19 ± 2 . In this study, the high rates of biological dinitrogen fixation (N_2) ($631 \pm 286 \mu mol N m^{-2} d^{-1} L$) measured in this region has been pointed as the main source of new nitrogen, supporting the N-enriched POM production.

At the same time, a sharp increase in N^* is observed in the thermocline waters (100-500 dbar) of the Melanesian Archipelago. The production of N-enriched POM supported by the fixation of N_2 , and the remineralization of this POM falling downward in the water column, results in an increase of N^* (ΔN^* diazotrophic) in the thermocline waters (up to $30 \pm 19 mmol m^{-2} y^{-1}$ and $192 \pm 87 mmol m^{-2} y^{-1}$, depending on the N:P ratio considered for the estimation).

By coupling particle backscattering coefficient (b_{bp}) measurements with *in situ* measurements of PON and POP, statistically significant relationships between b_{bp} and PON (and POP) concentrations were established ($R^2 = 0.87$ and 0.91 , respectively), allowing to define, for the first time, optical proxies (PON^{opt} and POP^{opt}) of particulate organic biomass. During the stratified periods of the studied period (3 years), significant increases in PON^{opt} (from 0.16 to $0.80 \mu M$) are observed only in the Melanesian Archipelago. These recurrent increases of PON concentrations in this area can only be supported by nitrogen input *via* the N_2 fixation process, suggesting that the WTSP region could play a relatively large role on the biological carbon pump.

In the vicinity of the euphotic depth (Z_{01}), in the light-limited but nutrient-rich subsurface waters, the results obtained in this thesis show the permanent presence of a Subsurface Maximum of Chlorophyll-a (Chla) Layer (SCML). This SCML is permanently associated with a maximum of particulate organic biomass. A significant correlation ($R^2 = 0.77$) is observed between the Chla and PON^{opt} values, especially between Z_{01} and the depth in which the measured PAR is reduced to 0.1% of its surface value (Z_{001}). The significant correlation between PON^{opt} and Chla in this layer highlights the phytoplanktonic origin of the particulate organic biomass maximum associated to the SCML. By using O_2 data collected by the float F_A on a seasonal time scale, the calculated Net Community Production ($0.08 \pm 0.01 mmol m^{-3} d^{-1}$ on average) exhibited a low but positive value within the SCML, in the dimly lit layers between Z_{01} and Z_{001} .

Key words: oligotrophic regions, particulate organic matter, N_2 fixation, particle backscattering coefficient, Net Community Production.

Remerciements

Je tiens à remercier Thierry Moutin et Anne Petrenko, pour leur encadrement, leurs nombreux conseils scientifiques et rédactionnels ainsi que pour leur grande disponibilité tout au long de ces trois années. Je les remercie particulièrement pour leur soutien sur le plan personnel lors des premières semaines de thèse.

J'adresse mes remerciements aux membres du jury pour avoir évalué mon travail : Sophie Rabouille, David Antoine, Hervé Claustre et Bernard Queguiner.

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes, marins et scientifiques, qui ont contribué à l'obtention des données originales de la campagne OUTPACE, notamment Sandra Helias et Olivier Grossou pour les mesures d'éléments nutritifs, Dominique Lefèvre pour les données d'oxygène, Gilles Rougier pour les données CTD, Sophie Bonnet et Mathieu Caffin pour les données de fixation de diazote. Je remercie particulièrement Karine Leblanc pour la patience dont elle a fait preuve à mon égard pendant les analyses CHN.

Merci à Alain de Verneil pour sa disponibilité et son aide précieuse dans la compréhension de certains scripts Matlab®. Je remercie également Catherine Schmechtig et Antoine Poteau pour leur travail sur les données Bio-Argo.

Je remercie Hubert Loisel et Hervé Claustre pour leur conseils et leur participation à l'écriture des articles.

Je remercie Bernard Queguiner, Christophe Maes, Jean Christophe Poggiale et Andrea Doglioli pour leur participation aux comités de thèse.

Un grand merci à Dominique Estival qui m'a soutenu et grandement aidé pour la partie administrative depuis le tout début.

Je remercie particulièrement Kahina Djaoudi pour les conseils, les nombreuses relectures et pour son soutien personnel. Merci d'avoir eu la patience d'écouter toutes mes idées. Je remercie Hutch pour les longues marches quotidiennes propices à la réflexion et pour son soutien moral.

Sommaire

1	État de l'art	3
1.1	L'océan Pacifique	3
1.1.1	Généralités	3
1.1.2	L'océan Pacifique sud : énergies solaire et bilan évaporation moins précipitation	3
1.1.3	L'océan Pacifique : les eaux de surface	5
1.2	Biogéochimie des régions oligotrophes	8
1.2.1	L'étude des cycles biogéochimiques des éléments dans les régions subtropicales	8
1.2.2	Conversion d'azote inorganique en azote organique et vice-versa	12
1.2.3	Le processus de fixation de diazote : la diazotrophie	14
1.2.4	L'excès d'azote dans l'océan	15
1.2.5	Distribution du N* dans l'océan Pacifique sud	22
1.3	Flotteurs Biogeochemical Argo et applications	23
1.3.1	Présentation des flotteurs profileurs	23
1.3.2	Le coefficient de rétrodiffusion particulaire et ses applications	24
1.3.3	Le maximum de chlorophylle-a de subsurface, un trait commun aux régions subtropicales oligotrophes	28
1.3.4	L'oxygène, un paramètre biogéochimique clé	29
1.4	Objectifs	33
2	Matériels et méthodes	37
2.1	Analyse et traitement des données de la campagne OUTPACE	37
2.1.1	Site d'étude	37
2.1.2	Mesures CTD	38
2.1.3	Concentrations en oxygène	39
2.1.4	Analyse de la matière inorganique dissoute	39
2.1.5	Analyse de la matière organique particulaire	40
2.1.6	Calcul de l'excès d'azote inorganique dissous (N*) et organique particulaire (excès de NOP)	40
2.1.7	Taux de fixation de diazote	41
2.1.8	Tests statistiques	42
2.2	Analyse et traitement des données de flotteurs Biogeochemical-Argo	42
2.2.1	Trajectoires des flotteurs	42
2.2.2	Définition des cycles et mesures	43
2.2.3	Définition des variables dérivées	45
2.2.4	Contrôle qualité des différentes données	46
2.2.5	Concentrations en chlorophylle-a	47
2.2.6	Coefficient de rétrodiffusion particulaire	50
2.2.7	Estimation des concentrations en NOP et POP	50

2.2.8	Concentrations en oxygène	51
2.2.9	Calcul de la production communautaire nette	56
2.2.10	Estimation des concentrations en NO_3^- et PO_4^{3-} : utilisation de CANYON-B	56
2.3	Bases de données : « World Ocean Atlas 2013 » et « GLODAP version 2 »	64
2.4	Simulations numériques	67
3	Effets de la fixation de N_2 sur les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique tropical sud-ouest tracés par l'excès d'azote	71
3.1	Introduction	71
3.2	Contexte global de la circulation océanique et des différentes masses d'eau présentes dans l'océan Pacifique sud	72
3.2.1	Contexte global de la circulation océanique	72
3.2.2	Définition des masses d'eau dans l'océan Pacifique sud	73
3.2.3	Synthèse	76
3.3	Résultats	78
3.3.1	Définition du contexte environnemental pendant la campagne OUTPACE	78
3.3.2	La fixation de N_2 dans le Pacifique tropical sud-ouest	81
3.3.3	Concentrations de la matière organique particulaire (NOP, POP)	82
3.3.4	Concentrations in situ de la matière minérale (NO_3^- , PO_4^{3-})	84
3.3.5	Distribution du N^* dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique tropical sud-ouest	86
3.3.6	Calcul de l'apport d'azote via la fixation de N_2 ($\Delta\text{N}^*_{\text{diazotrophe}}$)	87
3.3.7	Distribution du N^* à l'échelle du bassin du Pacifique sud	88
3.4	Discussion	90
3.4.1	La fixation de N_2 , principale source d'azote capable de soutenir la production de matière organique particulaire dans le Pacifique tropical sud-ouest ?	90
3.4.2	Origine de l'apport d'azote en excès dans les eaux de surface et de la thermocline du Pacifique tropical sud-ouest	91
3.4.3	Incertitudes associées aux calculs de $\Delta\text{N}^*_{\text{diazotrophe}}$	95
3.4.4	Potentiel effet de la circulation et du mélange des masses d'eau sur le $\Delta\text{N}^*_{\text{mesuré}}$	97
3.4.5	Potentielle redistribution du N^* à l'échelle du bassin du Pacifique sud	100
3.5	Conclusion	102

4 Variations temporelles de la biomasse autotrophe et des particules associées dans les eaux de surface du Pacifique tropical sud-ouest : observations à partir des mesures de flotteurs Biogeochemical Argo	107
4.1 Introduction	107
4.2 Variations saisonnières des concentrations en Chlorophylle-a dans les eaux de surface du Pacifique tropical sud-ouest	108
4.2.1 Résultats	108
4.2.2 Discussion et conclusion	111
4.3 Proxy optique de l'azote organique particulaire à partir des données de flotteurs BGC-Argo (Article publié dans Optic Express)	113
4.4 Synthèse	129
5 Une production communautaire nette positive associée au maximum de chlorophylle-a de subsurface dans les eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest	133
5.1 Introduction	133
5.2 Evidence of net autotrophy associated to the subsurface chlorophyll-a maximum layer in the oligotrophic Western Tropical South Pacific	135
6 Synthèse et perspectives	151
6.1 Synthèse	151
6.1.1 L'apport d'azote via le processus de fixation de N ₂ soutient la production de MOP dans le WTSP.	151
6.1.2 Augmentation saisonnière de la biomasse organique particulaire en période stratifiée dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien.	153
6.1.3 Présence d'un maximum de biomasse particulaire de subsurface associé à une production communautaire nette positive dans les eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest.	154
6.2 Perspectives	155
6.2.1 Mise en place et contraintes d'un modèle « end member » dans l'océan Pacifique sud.	155
6.2.2 Une alternative intéressante : la modélisation numérique.	159
6.2.3 Étude des variations de biomasse organique particulaire à l'aide du POP ^{opt}	159
6.2.4 Devenir de la production communautaire nette (NCP) associée au maximum de Chla de subsurface	160
6.2.5 Estimation de la NCP dans la couche de mélange de l'Archipel Mélanésien fortement influencée par le processus de fixation de N ₂	160
6.2.6 Existe-t-il un lien entre les différents systèmes biologiques capable de favoriser le processus de fixation de N ₂ dans le WTSP ?	161
Références	165

Liste des acronymes

Lieux	
ALOHA	A Long-Term Oligotrophic Habitat Assessment
MA	Archipel Mélanésien
BATS	Bermude Atlantic Time series
ETSP	Pacifique Tropical Sud-Est
FSA	Front Subantarctique
FST	Front Subtropical
HOT	Hawai Ocean Time Series
OMZ	Zone de Minimum d'Oxygène
SPG	Gyre du Pacifique Sud
TF	Front Tasman
WTPS	Pacifique Tropical Sud-Ouest
ZCPS	Zone de Convergence du Pacifique Sud

Masses d'eau	
AAIW	Eau Intermédiaire Antarctique
EqPIW	Eau intermédiaire du Pacifique équatorial
ESPCW	Eau centrale du Pacifique sud-est
ESPIW	Eau intermédiaire du Pacifique sud-est
GPC	Courant du Golfe de Papouasie
PWD	Eau profonde du Pacifique
SAMW	Eau modale sub antarctique
SASW	Eau de surface sub antarctique
SLW	Eau inférieure subtropicale
SPESTMW	Eau modales subtropicale du Pacifique sud-est
SPSTMW	Eau modales subtropicale du Pacifique sud
STMW	Eau modale subtropicale
STUW	Eau subtropicale
SPTW	Eau tropicale du Pacifique sud
SPEW	Eau du Pacifique sud-est
TSW	Eau de surface tropicales
WSPCW	Eau centrale du Pacifique tropical sud-ouest

Courants océaniques	
CEA	Courant Est Australien
CES	Courant Équatorial Sud
CNQ	Courant Nord Queensland Subtropical
CPS	Courant Pacifique Sud
EaUC	East Australian Current
NVJ	Nord Vanuatu Jet
NCJ	Nord Calédonien Jet
SECC	Contre-Courant Équatorial Sud
STCC	Sous Courant du Pacifique

Variables physiques/biogéochimiques/optiques		
Acronymes	Définitions	Unités
b_{bp}	Coefficient de rétrodiffusion particulaire	m^{-1}
Chla	Concentration en Chlorophylle- <i>a</i>	$mg\ m^{-3}$
GPP	Production primaire brute	/
MLD	Profondeur de la couche de mélange	dbar
NCP	Production communautaire nette	/
SCML	Maximum de Chla de subsurface	$mg\ m^{-3}$
PAR	Radiation active photosynthétique	mole quanta $m^{-2}\ j^{-1}$
PAR ₀₋	PAR juste en dessous de la surface	mole quanta $m^{-2}\ j^{-1}$
PAR _(MLD)	PAR intégré en fonction de la profondeur entre la surface et la MLD	mole quanta $m^{-1}\ j^{-1}$
Z _{SCML}	Profondeur du maximum de Chla de subsurface	m
Z ₀₁	Profondeur de la zone euphotique	m
Z ₀₀₁	Profondeur à laquelle la PAR est réduit à 0.01 % de sa valeur de surface	m

Chapitre 1

-

État de l'art

1 État de l'art

1.1 L'océan Pacifique

1.1.1 Généralités

D'une surface de $176 \times 10^6 \text{ km}^2$ et d'une profondeur moyenne de 4200 m, l'océan Pacifique est le plus grand des océans. Il recouvre 40 % de la surface des océans (*Tomczak and Godfrey, 1994*) et se caractérise par une forte hétérogénéité spatiale et temporelle de ses propriétés à toutes les échelles. L'océan Pacifique peut être considéré comme un système complexe (cf. Encadré 1) comprenant en son sein une multitude de biotopes et de biocénoses qui interagissent entre eux. Pour aborder un tel système, les océanographes biogéochimistes ont dû fractionner l'océan en fonction des quantités d'énergie qu'il reçoit, des propriétés physiques qui en résultent, des fonctionnements biologique et biogéochimique associés et bien entendu de la proximité ou non des côtes.

Encadré 1. Propriétés d'un système complexe (*Morin, 1990*)

Ce sont des systèmes **ouverts** et **dissipatifs**, composés d'un **grand nombre d'éléments**, d'un très **grand nombre d'interactions non linéaires**, présentant une **hétérogénéité** spatio-temporelle et une succession de niveaux d'intégration. Il en résulte la mise en place de **comportements imprévisibles**, adaptatifs et d'une auto organisation.

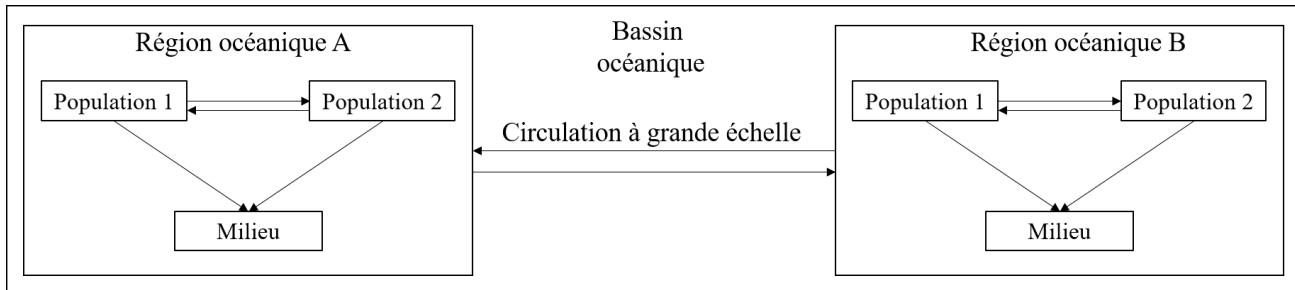


Figure 1. Représentation simplifiée d'un écosystème océanique (les flèches représentent les interactions), schéma tiré et modifié de *Frontier et al. (2004)*.

1.1.2 L'océan Pacifique sud : énergies solaire et bilan évaporation moins précipitation

Seul un milliardième de l'énergie solaire parvient sur le système terrestre (*Xuan Thuan, 1998*). Cette énergie va impacter les surfaces terrestres et océaniques inégalement principalement due à la forme quasi sphérique de la Terre et au fait que la ligne imaginaire qui relie le pôle nord au pôle sud est légèrement inclinée de 23.5° par rapport au plan de l'écliptique terrestre. Il en résulte une forte inégalité latitudinale de l'énergie reçue (Figure 2a). Dans l'océan Pacifique sud, un gradient croissant du sud au nord de la distribution du rayonnement solaire est observé, avec notamment des valeurs maximales de l'ordre de 250 W m⁻² dans le Pacifique équatorial et subtropical est et entre 210 et 230 W m⁻² dans le Pacifique subtropical ouest. Cette différence longitudinale est principalement due à la présence d'une forte

couverture nuageuse au nord-est du continent Australien liée à la présence de la Zone de Convergence du Pacifique Sud (ZCPS). La partie centrale du Pacifique sud, à l'est de 160° W de longitude, est caractérisée par un bilan évaporation-précipitation (E-P) fortement positif (Figure 2b). Cette particularité trouve son origine, d'une part, par l'éloignement de cette région de tout apport d'eau douce en provenance des fleuves et des rivières et, d'autre part, par un fort rayonnement solaire couplé à une faible couverture nuageuse et une faible intensité du vent. La zone à l'est de la côte Australienne présente également un bilan E-P positif, contrairement à la zone au nord-est de l'Australie soumise à de fortes précipitations liées à la présence de la ZCPS (Figure 2b).

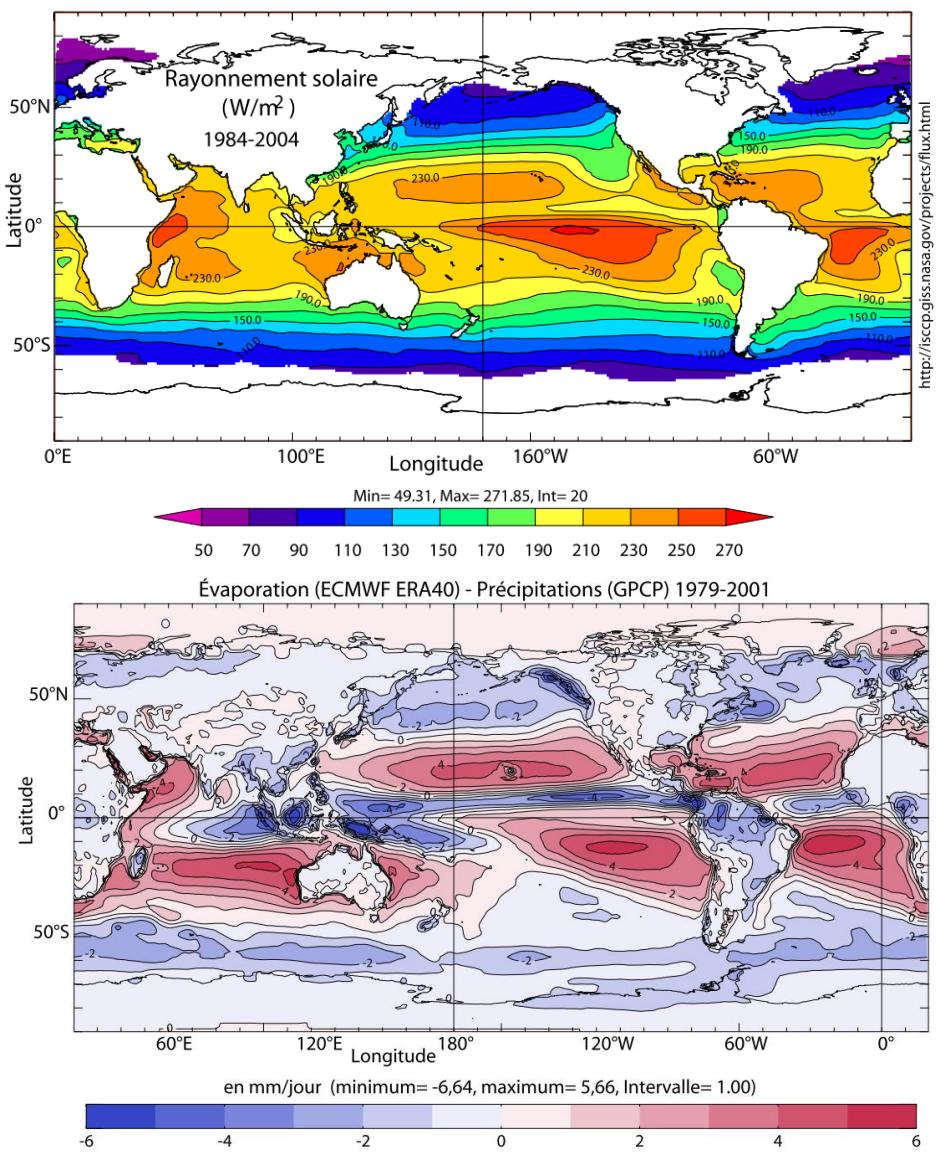


Figure 2. (a) Distribution du rayonnement solaire (W m^{-2}) à la surface de l'océan (de C. de Boyer Montégut, données moyennes 1984-2004 ISCCP/NASA, *Yu et al.*, 2008), (b) distribution du bilan évaporation moins précipitation (mm jour) dans l'océan, (de S. Masson, données moyennes, 1979-2001, GPCP et ECMWF). (Avec l'accord de M. Fieux (cf. Encadré 2), images tirées et modifiées de L'océan planétaire, *Fieux*, 2010).

Encadré 2. Michèle Fieux

Michèle Fieux est une océanographe physicienne qui a fait la plus grande partie de sa carrière au laboratoire LOCEAN, avec une trentaine d'années d'enseignement à l'école Nationale Supérieure des Techniques Avancées. Entre 1968 et jusqu'à nos jours, l'ensemble de ses travaux s'est reparti sur près de 40 publications et de nombreux ouvrages. Parmi une liste non exhaustive, ses recherches ont permis de faire avancer les connaissances, et de mieux comprendre, les processus de formation d'eau dense et la circulation océanique à grande échelle, les variations à long terme des températures océaniques de surface de l'Atlantique Nord et de l'Océan Indien, le déclenchement de la mousson de sud-ouest et ses variations interannuelles, les relations entre les variations de la température de surface des océans et la variation climatique globale. Dans « L'océan planétaire », publié en 2010 et traduit en anglais en 2017, Michèle Fieux a réussi le pari de synthétiser une grande partie de ces connaissances et de rendre accessible l'océanographie descriptive globale et régionale tant aux chercheurs du monde académique qu'aux simples curieux et étudiants. Entre autres honneurs, elle a reçu le Prix Albatros à l'EGU de Vienne en 1991, première fois que ce Prix océanographique était remis à un européen et à une femme. De plus elle a été la première occidentale à réussir à effectuer des missions dans la zone Indo-Pacifique, cruciale pour la compréhension de la circulation océanique à l'échelle globale.

1.1.3 L'océan Pacifique : les eaux de surface

Le bilan E-P et la distribution du rayonnement solaire à la surface de l'océan vont contrôler la distribution de la salinité et de la température de surface de l'océan ouvert. La partie ouest équatoriale du Pacifique sud, zone nommée *Warm Pool* (*Tomczak and Godfrey*, 1994), se démarque par des valeurs de température de surface (SST) maximales ($> 28^\circ \text{ C}$) (Figure 3b). Cela est principalement dû au fort rayonnement solaire, à la quantité proportionnelle de chaleur absorbée par les premiers mètres de l'océan et à la circulation océanique, notamment la présence du courant équatorial sud (CES).

Les eaux de surface du WTSP (autour des marqueurs noirs explicités par la suite, Figure 3), situées dans la partie sud de la *Warm Pool*, sont relativement chaudes ($23\text{-}28^\circ \text{ C}$) toute l'année. En effet, le Pacifique subtropical présente une faible amplitude annuelle de SST comprise entre 2 et 4° C , que l'on peut mettre en relation avec la faible variation annuelle de l'angle d'incidence du rayonnement solaire dans cette zone. Le WTSP est localisé à l'ouest et au nord de deux maximums de salinité de surface (>35.6), qui sont la résultante de fortes évaporations. L'un est situé au nord de la Nouvelle-Zélande et au sud de la Nouvelle-Calédonie entre 22° S et 35° S de latitude et entre 155° E et 163° W de longitude (Figure 3a). Le second maximum de salinité de surface (>35.6), couvrant une zone plus large, est observé dans la partie la plus centrale du Pacifique subtropical, au nord de 24° S et à l'est de 165° W de longitude.

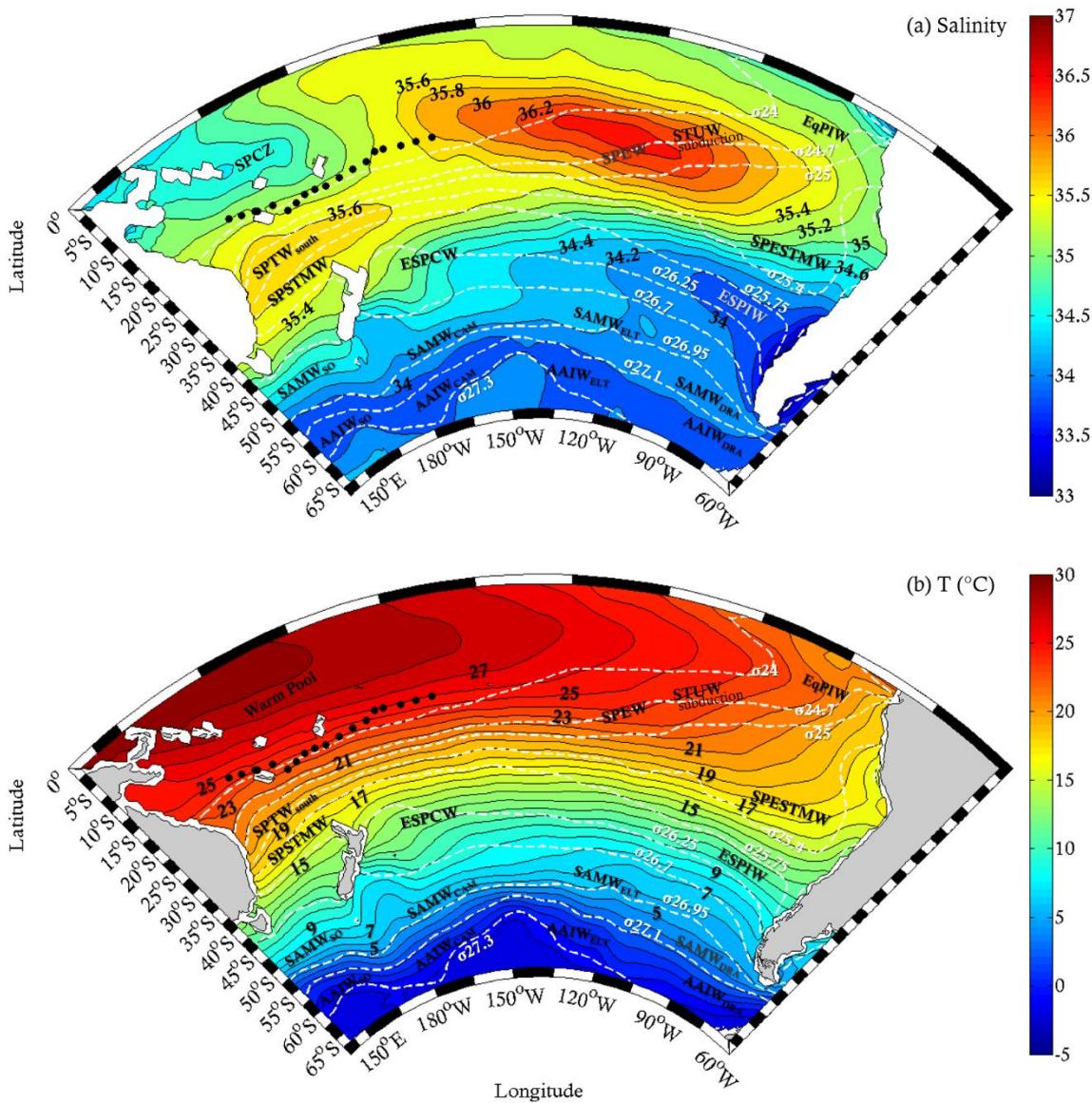


Figure 3. (a) Salinité, (b), température ($^{\circ}\text{C}$) de surface pour la période hivernale (juillet/août/septembre) dans le Pacifique sud (1955-2012, WOA 2013, Locarnini *et al.*, 2013 ; Zweng *et al.*, 2013). Les marqueurs noirs correspondent à la localisation du WTSP. Les masses d'eau sont positionnées sur leurs lieux de formation déterminés à partir de la littérature (Tableau 1), (STUW = Subtropical Underwater ; SPTW_{south} = Southern Component of South Pacific Tropical Water ; SPEW = South Pacific Equatorial Water ; SPSTMW = South Pacific Sub Tropical Modal Water ; ESPCW = Eastern South Pacific Central Water ; SPESTMW = South Pacific Eastern Subtropical Mode Water ; ESPIW = Eastern South Pacific Intermediate Water ; SAMW = Sub Antarctic Modal Water; AAIW = Antarctic Intermediate Water).

Tableau 1. Principales masses d'eau du le Pacifique sud.

Acronymes, auteurs	σ (kg m^{-3})	T ($^{\circ}\text{C}$)	S
Eaux de surface			
STUW , Subtropical Under water (<i>O'Connor et al., 2002</i>)	24.6-25.4	19- 25	35.6-36.4
Subtropical Surface Water (<i>Fiedler and Talley, 2006</i>)			
Tropical Surface Water (<i>Silva et al., 2009</i>)			
TSW , Tropical Surface Water, (<i>Emery and Meincke, 1986; Sokolov and Rintoul, 2000</i>)	/	/	35.1
Eaux de la thermocline			
SPEW , South Pacific Equatorial Water (<i>Donguy and Henin, 1977; Emery and Meincke, 1986; Tomczak and Hao, 1989</i>)	/	7-23	34.5-36
SLW_{north} , Northern Subtropical Lower Water (<i>Sokolov and Rintoul, 2000</i>)			
ESCPW , Eastern South Pacific Central Water, (<i>Sprintall and Tomczak, 1992; Emery and Meincke, 1986</i>)	/	8-24	34.4-36.4
SPTW_{south} , Southern South Pacific Tropical Water	24.5	/	/
SPTW_{north} , Northern South Pacific Tropical Water (<i>Qu and Lindstrom, 2002</i>)	24.6-25.4	20-25	35.7
WSPCW , West South Pacific Central Water (<i>Tsuchiya, 1981; Tomczak and Hao, 1989</i>)	/	6- 22	34.5-35.8
STMW , Subtropical Mode Water (<i>Roemmich and Cornuelle, 1991; Hanawa and Talley, 2001; Qu and Lindstrom, 2002</i>)	25.8-26.2	16.5	35.48
SPSTMW_{west} ,	/	19	35.65
SPSTMW_{north} South Pacific Subtropical Mode Water	/	17.6	35.35-35.65
SPSTMW_{south} (<i>Tsubouchi et al., 2006</i>)	/	16	35.35-35.65
SLW_{north} , Northern Subtropical Lower Water	24.4-24.8	21-25	35.7
SLW_{south} , Southern Subtropical Lower Water (<i>Sokolov and Rintoul, 2000</i>)	24.8-26.3	16-22	35.5-35.7
SPESTMW , South Pacific Eastern Subtropical Mode Water (<i>Wong and Johnson, 2003</i>)	25-25.7	13.3-23	34.3-36.2
ESPIW , Eastern South Pacific Intermediate Water (<i>Emery and Meincke, 1986; Schneider et al., 2003</i>)	25.7-26.2	12.15	34.22

La plupart des masses d'eau trouvent leur origine en surface. Dans les moyennes et hautes latitudes du Pacifique sud, au niveau du front subtropical, qui marque la frontière entre des eaux chaudes et salées au nord et des eaux froides et peu salées au sud (Wyrtki, 1962a), les eaux centrales se forment par subduction des eaux de subsurface et sont transportées en direction de l'équateur. La subduction est un des trois processus de formations d'une masse d'eau, causée par l'effet combiné du pompage d'Eckman et du mélange profond hivernal (Williams *et al.*, 1995 ; Tomczak, 1999). Une masse d'eau, qui va ainsi plonger en profondeur en un certain endroit du globe, emporte avec elle sa signature physique et biogéochimique acquise en surface. Au cours de leurs trajets, les eaux de la thermocline vont être soumises à certains processus biogéochimiques locaux, qui vont venir modifier leurs propriétés d'origine.

Encadré 3. Matthias Tomczak

La revue *Progress in Oceanography* a publié en 2008 un article (*Matthias Tomczak: A distinguished regional oceanographer and water-mass expert*) relatant la carrière d'océanographe de Matthias Tomczak, expert réputé dans l'analyse des masses d'eau. Dans cet article biographique, l'ensemble de ses travaux, s'étalant sur plus de 40 années, sont présentés et référencés, constituant ainsi une solide base bibliographique pour quiconque voudrait aborder la question de la circulation et du mélange des masses d'eau et cela quelle que soit la région océanique d'intérêt.

1.2 Biogéochimie des régions oligotrophes

1.2.1 L'étude des cycles biogéochimiques des éléments dans les régions subtropicales

Vladimir Vernadski est le premier scientifique en 1926 à s'intéresser à l'impact des activités humaines sur le climat parallèlement aux processus biogéochimiques (Vernadski, 1926). Il fut un visionnaire pour son époque en soupçonnant les liens entre l'apport de carbone dans l'atmosphère et le réchauffement progressif de cette dernière. Depuis le début de la période de l'Anthropocène (~1800), l'humanité a rejeté près de 515 Pg de carbone dans l'atmosphère, principalement à cause de l'utilisation de combustibles fossiles, de la fabrication de ciment et de la déforestation (GIEC, Groupe d'intervention d'étude du climat, 2014). Une des conséquences de la modification du cycle du carbone est l'augmentation progressive, à l'échelle globale, du bilan radiatif de la terre. Selon le GIEC, le scénario le moins optimiste (IPCC, A1) prévoit une augmentation de la pression partielle en dioxyde de carbone (CO₂) à 720 ppm et une élévation de la température de l'air à l'échelle globale de +5-7° C d'ici 2100. Une partie du carbone anthropique, approximativement un tiers des émissions, va être absorbée par l'océan (Takahashi *et al.*, 2002 ; Sabine *et al.*, 2004). Le CO₂ atmosphérique naturel et anthropique est transféré dans l'océan profond par des processus physiques, chimiques et biologiques, et une partie va être piégée dans un premier temps par les organismes autotrophes, qui sont les premiers maillons d'une

organisation hiérarchisée dans laquelle l'énergie et la matière circulent. Les organismes stockent transitoirement une quantité de carbone, d'azote et de phosphore, ainsi que d'autres éléments indispensables à leur développement tel que le fer. L'azote est contenu dans les protéines, les acides nucléiques, les pigments et les vitamines (*Karl et al.*, 2002). Le phosphore est quant à lui essentiel à la constitution des acides nucléiques, des phospholipides et de l'adénosine triphosphate et se trouve impliqué dans le transfert d'énergie (*Geider and Laroche*, 2002).

La concentration en matière organique particulaire (MOP) en un point donné représente l'équilibre entre le processus de production (ou d'apport) et celui de reminéralisation (ou de perte) (*Hebel and Karl*, 2001). La plus grande partie de la matière organique produite dans l'océan de surface est recyclée dans les couches superficielles (Figure 4). Une autre partie est transférée dans les couches profondes de l'océan soit par (i) une sédimentation par gravité (c'est le cas de la MOP) ; (ii) un transport par des courants verticaux (c'est le cas de la MOP mais également de la MOD) ; (iii) un transfert par le réseau trophique comprenant des espèces capables de migrer en profondeur. De nombreux processus contribuent à atténuer le flux de particules, et donc une infime, mais significative, proportion du carbone organique produit annuellement en surface, (environ 0.2 Pg C/an), sera piégée dans les sédiments océaniques (*Boyd*, 2015) et préservée de la reminéralisation. Le reste sera, au cours de sa chute en profondeur, reminéralisé *via* la respiration bactérienne (*del Giorgio and Duarte*, 2002).

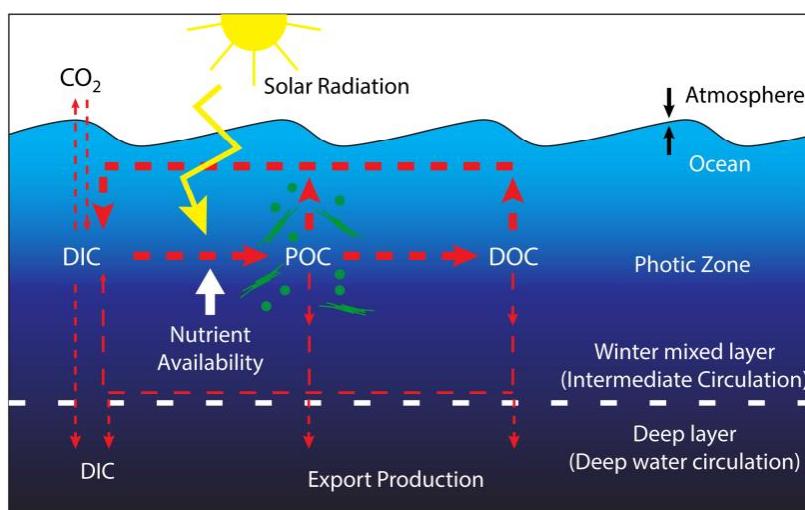


Figure 4. Représentation schématique du transfert de carbone *via* les processus biologiques dans l'océan. DIC= Carbone inorganique dissous, POC= carbone organique particulaire, DOC= carbone organique dissous. Image tirée de *Moutin et al.* (2012 ; 2017).

L'exportation de carbone dans les couches mésopélagique et bathypélagique est le processus clé permettant la séquestration de carbone sur de longues échelles de temps (*Sarmiento and Gruber*, 2006). Ce processus, appelé communément pompe biologique, a fonctionné à l'équilibre avant le début de la perturbation anthropique et a continué à le faire un certain temps. Cela s'explique par le fait que la production phytoplanctonique est contrôlée par la disponibilité en éléments nutritifs, la lumière, la

stabilité verticale et non par les concentrations en CO₂ (*Sarmiento and Gruber*, 2006). Cependant, depuis que le climat s'est écarté des conditions pré-anthropiques, le rôle de la pompe biologique de carbone change (*Passow and Carlson*, 2012 ; *Boyd*, 2015). L'augmentation du bilan radiatif terrestre est associé à une modification de la chimie et de la circulation des océans ainsi qu'à une altération de la disponibilité en lumière et en éléments nutritifs (*Behrenfeld et al.*, 2006 ; *Finkel et al.*, 2010 ; *van de Waal et al.*, 2010) et devrait dans les années à venir modifier le fonctionnement de la pompe biologique de carbone dans des proportions encore peu connues (*Passow and Carlson*, 2012 ; *Boyd*, 2015).

L'efficacité de la séquestration de carbone par l'océan dépend fortement de la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse autotrophe synthétisée dans les couches superficielles éclairées de l'océan et de sa reminéralisation. À l'échelle de l'océan global, le processus de photosynthèse réalisé par les organismes phytoplanctoniques est responsable de la moitié de la production nette mondiale estimée à 105 GT C a⁻¹ (*Field et al.*, 1998). Cependant, l'océan comme tout système complexe est hétérogène et l'intensité des processus (production/minéralisation/export), entre les différents compartiments de carbone représentés schématiquement sur la Figure 4, varie d'une région à l'autre. La distribution de la biomasse phytoplanctonique varie en fonction d'une combinaison de facteurs, à la fois biotiques (production, sénescence et consommation des cellules) et abiotiques (taux d'éclairage disponible, température, concentrations en éléments nutritifs dans la zone éclairée, advection, diffusion, intensité du mélange). Les processus régissant la distribution de la biomasse autotrophe dans l'océan sont donc complexe, d'une part à cause de la combinaison des forçages cités ci-dessus, qui peuvent varier d'une région à l'autre et, d'autre part, à cause des difficultés humaines et technologiques qu'impliquent l'acquisition de données *in situ* et/ou dérivées de ces mesures.

Les gyres subtropicaux, considérés comme des systèmes homogènes faiblement productifs et marqués par de faibles variations saisonnières, ont été définis comme oligotrophes (*Dandonneau and Lemasson*, 1987 ; *Claustre and Maritorena*, 2003). Ces régions représentent 56% de la surface de l'océan global et sont caractérisées par des concentrations en Chla de surface généralement inférieure à 0.1 mg m⁻³ (*Antoine et al.*, 1996), pouvant atteindre jusqu'à 0.3 mg m⁻³ (*Morel et al.*, 2001 ; 2010). C'est le cas du gyre subtropical du Pacifique sud qui se démarque en son centre par une vaste zone d'un bleu profond (Figure 5), reflétant la très faible productivité à la surface de ce bassin.

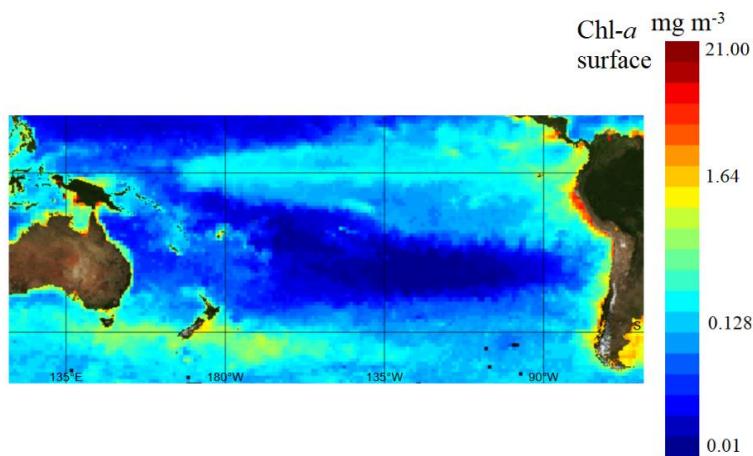


Figure 5. Concentrations en Chla (mg m^{-3}) de surface pour le mois de mars 2018 dans l’océan Pacifique sud. Image couleur de l’océan fournie par *Copernicus Marine Environment Monitoring Service* (CMEMS).

L’un des facteurs environnementaux pouvant expliquer le caractère oligotrophe à ultra oligotrophe du gyre de l’océan Pacifique sud est la faible disponibilité en azote dans la couche éclairée. L’azote, sous sa forme assimilable par les organismes phytoplanctoniques (cf. le cycle de l’azote plus bas dans le texte), est le principal facteur de contrôle du développement algal dans les zones éclairées de l’océan ouvert (Thomas, 1970 ; Ryther and Dunstan, 1971 ; Falkowski *et al.*, 1998) et il est communément admis que l’activité biologique autotrophe nette est soutenue par l’apport d’azote nouveau dans la couche euphotique (Encadré 4) (Dugdale and Goering, 1967 ; Capone *et al.*, 2005).

Encadré 4. La profondeur de la couche euphotique

La profondeur de la couche euphotique (Z_{01}) correspond à la zone dans laquelle la photosynthèse nette (photosynthèse – respiration) est positive, ou comme l’a définie de manière opérationnelle **John Ryther** en 1956, cela correspond à la profondeur à laquelle le **flux de photons est égal à 1% du flux mesuré juste au-dessus de l’interface air-mer**. Néanmoins, Ryther (1956) tient à préciser que la zone euphotique n’a pas de signification biologique autre que celle définissant une **masse d’eau au-dessous de laquelle le processus de photosynthèse ne peut se produire de manière appréciable**.

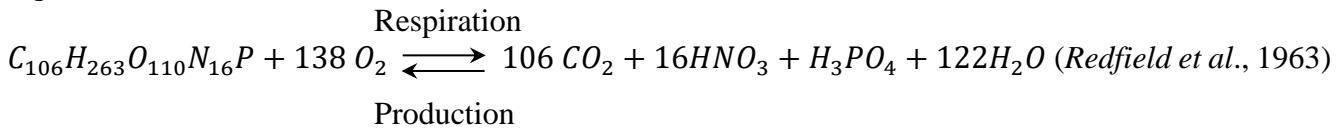
Les régions subtropicales sont caractérisées par un fort gradient vertical d’anomalie de densité et présentent une importante stabilité de la colonne d’eau. Il en résulte une diffusion lente des éléments nutritifs et une diffusion turbulente ralentie par la thermocline (Frontier *et al.*, 2004) entraînant des concentrations en éléments nutritifs, notamment en azote inorganique dissous, extrêmement faibles dans la couche de surface éclairée. Cette limitation en azote dans les eaux de surface contraint la production de matière organique.

1.2.2 Conversion d'azote inorganique en azote organique et vice-versa

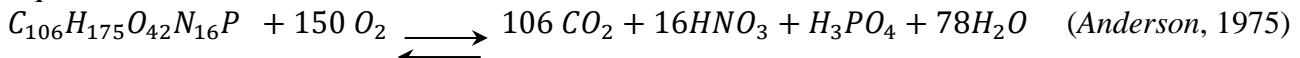
La dynamique de l'azote est relativement complexe du fait du grand nombre de formes sous lesquelles il est présent dans l'océan et de la relative complexité qui les lie ensemble (Figure 6). L'azote se décline sous six formes majeures dans l'océan. Les formes majeures de l'azote sont l'azote moléculaire (N_2), le NO_3^- , l'ions nitrite (NO_2^-), l'ammonium (NH_4^+), l'azote organique particulaire et dissous (respectivement NOP et NOD) (Michaels *et al.*, 1996).

La description simplifiée du cycle de l'azote qui s'ensuit est tirée de Michaels *et al.* (1996), Gruber (2008) et de Ward (2012). La conversion d'azote inorganique en azote organique se fait parallèlement à la photosynthèse. Les organismes phytoplanctoniques assimilent directement le NO_3^- ou le NH_4^+ pour subvenir à leurs besoins nutritionnels. La production de matière organique assimilée à la photosynthèse, réduction chimique endothermique, consomme en moyenne 106 moles de CO_2 , 16 moles de NO_3^- , 1 moles de phosphate (PO_4^{3-}) et libère 138 ou 150 moles d'oxygène (O_2), selon que l'on se base sur l'équation de Redfield *et al.* (1934 ; 1963) (Équation 1) ou d'Anderson (1975) (Équation 2). $C_{106}H_{263}O_{110}N_{16}P$ ($C_{106}H_{175}O_{42}N_{16}P$) représente donc la composition de la matière organique, moyennée sur de grandes échelles de temps et d'espace, déterminée par Redfield *et al.* (1934 ; 1963) (Anderson, 1975).

Équation 1



Équation 2



À l'échelle globale de l'océan, Redfield *et al.* (1934 ; 1963) rapporte l'existence de rapports N:P similaires entre l'azote et le phosphore de la MOP et l'azote et le phosphore de la matière inorganique dissoute. Le rapport canonique de Redfield de 106:16:1 est devenu un principe fondamental en biogéochimie marine (Deutsch and Weber, 2012). Néanmoins, le rapport (N:P) de Redfield de la MOP et de la matière inorganique dissoute est fortement variable à l'échelle régionale (Martiny *et al.*, 2013; Moore *et al.*, 2013) et va dépendre principalement des sources et des puits d'azote et de phosphate. Les déviations de ce rapport ont été utilisées par les géochimistes marins pour mettre en évidence la limitation en éléments nutritifs de la production primaire (Moore *et al.*, 2013), ou l'efficacité de la séquestration de carbone biologique (Sigman and Boyle, 2000) et ont permis d'étudier la distribution de la dénitrification et de la fixation de N_2 dans l'océan mondial (Gruber and Sarmiento, 1997).

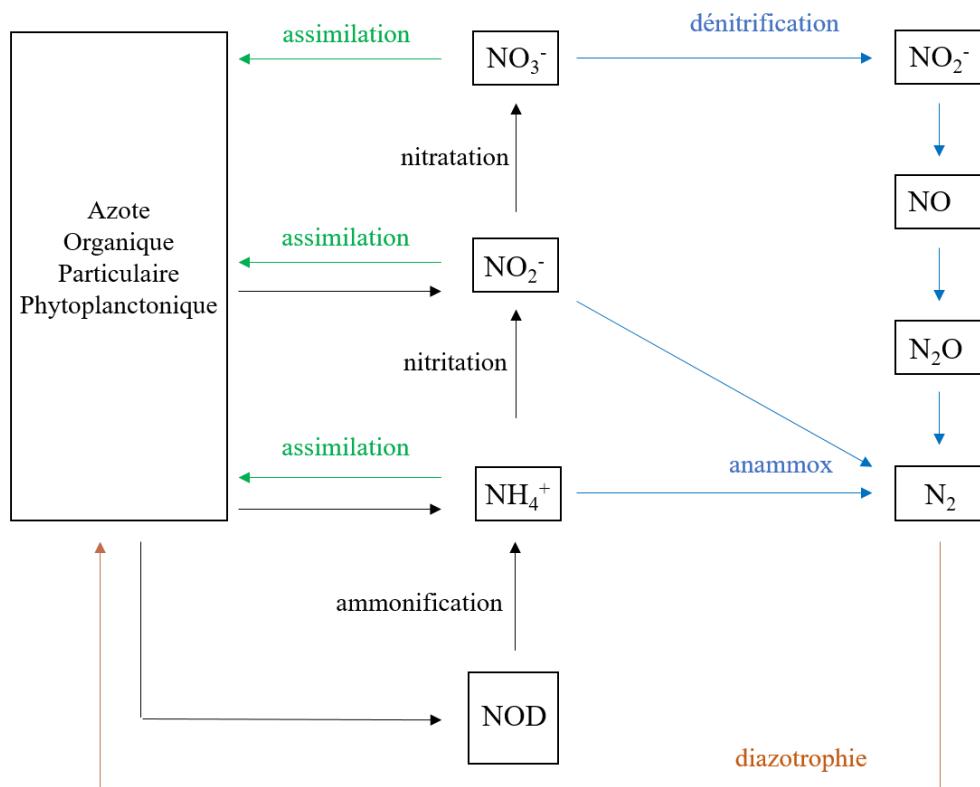
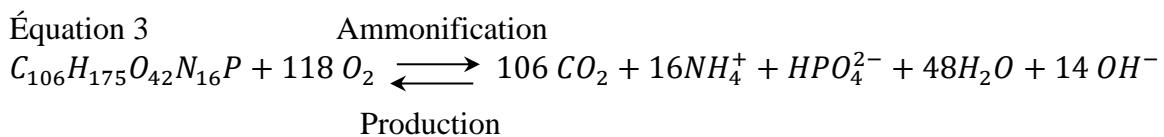
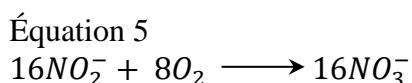
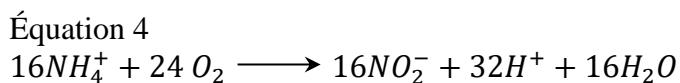


Figure 6. Cycle simplifié de l'azote dans l'océan

La plupart de l'azote organique dans l'océan retourne sous forme inorganique, dans un premier temps, par ammonification, qui correspond à la conversion d'azote organique en NH_4^+ (Équation 3; Figure 6). Cette première étape est réalisée par des bactéries hétérotrophes généralement dans la partie éclairée de la colonne d'eau (Gruber, 2008).



D'autres groupes de bactéries hétérotrophes utilisent l'oxydation du NH_4^+ en NO_3^- comme source d'énergie. Cette conversion se déroule en trois étapes, l'ammonification, la nitritation (Équation 4), la nitrification (Équation 5) ; la somme des processus est appelée nitrification. Ces deux étapes sont en général réalisées par des groupes de bactéries distincts.



Le NO_3^- ainsi formé pourra à terme être réinjecté dans la couche productive éclairée par la remontée d'eau profonde, par le mélange des masses d'eau et par diffusion (*Oschlies and Garcon*, 1998 ; *Capone et al.*, 2005). Cependant, d'autres processus distincts de la boucle biogéochimique décrite ci-dessus vont être considérés comme des sources externes d'azote dans l'océan. Par exemple, l'apport d'azote dans la couche productive peut se faire par les apports atmosphériques et fluviaux (*Hansell et al.*, 2000 ; *Jickells et al.*, 2017) et par le processus de diazotrophie (Figure 6) (*Karl et al.*, 1992).

1.2.3 Le processus de fixation de diazote : la diazotrophie

L'atmosphère est composée pour 78% ($3.5 \cdot 10^{12}$ tonnes) de N_2 (*Bange*, 2008). Du fait de sa forte solubilité (supérieure à celle de O_2), le N_2 passe du compartiment atmosphérique au compartiment océanique via des échanges gazeux à l'interface air-mer (*Frontier et al.*, 2004 ; *Bange*, 2008). Dans le compartiment océanique, le N_2 représente la forme majoritaire d'azote avec une concentration de l'ordre de $450\text{-}600 \mu\text{mol kg}^{-1}$ (*Weiss et al.*, 1970 ; *Michaels et al.*, 1996). Néanmoins, sous sa forme moléculaire, l'azote est indisponible en raison de la force de la triple liaison qui maintient les deux atomes d'azote ensemble (*Galloway et al.*, 2004). Les organismes vivants ne peuvent pas l'assimiler hormis quelques organismes particuliers que l'on nomme « organismes diazotrophes ou fixateur de N_2 ». Ces organismes sont capables de réduire le N_2 , principalement dans la couche de surface éclairée de l'océan, en deux molécules d'ammoniac (*Carpenter and Capone* 1992 ; *Karl et al.*, 2002 ; *Gruber*, 2008). Différents types d'organismes diazotrophes sont responsables de la fixation de N_2 : les cyanobactéries filamenteuses telles que *Trichodesmium*, les cyanobactéries symbiotiques telles que *Richelia intracellularis*, les cyanobactéries unicellulaires UCYN telles que *Crocospaera watsonii* (*Carpenter and Capone* 1997 ; *Knapp et al.*, 2012) et enfin des organismes diazotrophes hétérotrophes (*Moisander et al.*, 2017 ; *Benavides et al.*, 2018).

Plusieurs facteurs pouvant contrôler le processus de diazotrophie ont été mis en évidence ces dernières années. Parmi ces facteurs, la température. En effet, l'apparition des *Trichodesmium* sp. semble être favorisée dans les milieux peu turbulents, stables (*Karl et al.*, 2002 ; *Sohm et al.*, 2011) et ces organismes sont souvent observés dans la partie haute de la zone euphotique du fait de leur adaptation aux forts éclairements (*Karl et al.*, 2002). Le PO_4^{3-} et le fer, contrairement au NO_3^- , sont deux éléments essentiels au développement des organismes diazotrophes. Il est communément admis que la disponibilité en éléments traces, tels que le fer ou le molybdène, est un facteur contrôlant la productivité biologique (*Sohm et al.*, 2011). Le processus de fixation de N_2 dépend de l'expression d'un système enzymatique, qui est un complexe de protéines, la N_2 réductase (Fe-protéines) et la di-nitrogénase (Fe-Molybdène) (*Karl et al.*, 2002). Dans les régions subtropicales oligotrophes, les apports atmosphériques en fer sont généralement faibles, et certaines études ont suggéré que le fer limite la fixation de N_2 (*Falkowski*, 1997), notamment dans l'océan Pacifique (*Blain et al.*, 2008 ; *Wu et al.*, 2000 ; *Mahowald et al.*, 2005) mais

également en mer de Chine (*Wu et al.*, 2003) et saisonnièrement dans l'océan Atlantique (*Mills et al.*, 2004). Dans l'océan Pacifique sud, les concentrations en fer sont extrêmement faibles (0.1-0.2 nM) (*Blain et al.*, 2008). Cependant les concentrations en PO₄³⁻ sont supérieures d'un ordre de grandeur à celles observées dans l'océan Atlantique nord (*Moutin et al.*, 2005 ; 2008). En dépit de la biodisponibilité en phosphate, de faibles taux de fixation de N₂ ont été observés (*Raimbault and Garcia*, 2008), suggérant que les apports en fer limitent le processus de diazotrophie dans l'océan Pacifique sud (*Sohm et al.*, 2011 ; *Moutin et al.*, 2008). Un apport en fer dans ces régions pourrait permettre le développement d'organismes diazotrophes, qui pourraient à leur tour entraîner un épuisement des concentrations en PO₄³⁻ dans la couche de surface (*Moutin et al.*, 2008).

À l'échelle globale, l'apport d'azote via le processus de diazotrophie a été quantifié à 140 ± 50 Tg N par an dans l'océan de surface (*Gruber*, 2004), ce qui représente près de la moitié de l'azote nécessaire pour soutenir l'export de matière organique en dehors de la couche de surface (*Karl et al.*, 1997 ; *Brandes et al.*, 2007), contribuant ainsi à soutenir un potentiel export de carbone (*Moutin et al.*, 2017). En effet, la faible signature en δ¹⁵N des particules, mesurée dans les pièges à particules de la station *Hawai Ocean Time Serie* (HOT), suggère qu'une partie de la matière organique diazotrophe et/ou de la production de matière organique soutenue par la fixation de N₂, est exportée en dehors de la zone euphotique (*Karl et al.*, 1997 ; *Scharek et al.*, 1999). Le processus de diazotrophie est considéré comme la majeure source externe d'azote dans l'océan, devant les apports atmosphériques et fluviaux (*Gruber*, 2004). En opposition, le processus de dénitrification, qui permet la conversion de NO₃⁻ en N₂, est le principal puit d'azote dans l'océan (*Gruber and Sarmiento*, 1997 ; *Gruber*, 2016). En milieu anaérobie, les bactéries hétérotrophes vont utiliser le NO₃⁻ comme oxydant (Équation 6), ce qui conduit directement à une perte d'azote fixé (ensemble des formes azotées excepté le N₂) dans le milieu.

Équation 6



L'équilibre de ces deux processus, fixation de N₂ vs dénitrification, détermine au premier ordre la taille de l'inventaire d'azote bio-disponible, et par conséquent la productivité biologique. Les processus biologiques en interaction avec le transport et le mélange océanique contrôlent ainsi les variations spatiales et temporelles de l'ensemble des formes d'azote fixé à l'intérieur de l'océan (*Gruber*, 2008).

1.2.4 L'excès d'azote dans l'océan

Les traceurs géochimiques ont depuis longtemps été utilisés dans le but de mieux comprendre le cycle de l'azote sur de grandes échelles de temps et d'espace. *Broecker* (1974) puis *Naqvi and Sen Gupta* (1985) ont utilisé le traceur NO (NO = 9 NO₃⁻ + O₂) pour estimer le déficit en NO₃⁻ observé en mer d'Arabie. Les traceurs géochimiques ont également été utilisés pour estimer la fixation de N₂ par les

organismes diazotrophes. Le N étoile ($N^* = NO_3^- - 16 \times PO_4^{3-}$) (*Michaels et al., 1996 ; Gruber and Sarmiento, 1997 ; Deutsch et al., 2001*) ou encore l'excès de DIN (*Bates and Hansell, 2004 : Hansell et al., 2004 ; 2007*) sont des traceurs géochimiques permettant de déterminer le degré auquel les concentrations en NO_3^- sont en excès ou en déficit par rapport à la valeur attendue par la relation stœchiométrique 16:1 de Redfield. En se basant sur les déviations vis-à-vis du rapport de Redfield, la distribution spatiale et le gradient de concentration du N^* dans les eaux de la thermocline de l'océan mondial reflètent, au premier ordre, l'empreinte géochimique des pertes d'azote par dénitrification et de l'apport d'azote par fixation de N_2 (*Hansell et al., 2004 ; Gruber, 2004*). Néanmoins, malgré l'apparente simplicité de la formule proposée, une certaine complexité existe notamment dans la déconvolution des différents processus influant sur l'intensité de ce traceur.

La valeur absolue du N^* est difficilement interprétable. Cependant, des variations, spatiales et temporelles, positives de N^* indiquent une source de NO_3^- et/ou un puit de PO_4^{3-} , et des variations négatives reflètent un puit de NO_3^- et/ou une source de PO_4^{3-} dans le système, indépendants de la formation et/ou de la reminéralisation de matière organique s'effectuant selon le rapport de Redfield.

Les variations positives de N^* peuvent donc résulter : (1) d'une assimilation de PO_4^{3-} par les organismes diazotrophes dans la couche éclairée de l'océan. En effet, les organismes diazotrophes sont capables de s'affranchir de NO_3^- pour se développer du fait de leur capacité à fixer le N_2 atmosphérique. En réalisant cela, ils consomment néanmoins du PO_4^{3-} dans la couche éclairée induisant ainsi des variations positives du N^* ; (2) d'une reminéralisation de matière organique diazotrophe dans la couche éclairée mais également dans les eaux de la thermocline : la matière organique d'organismes diazotrophes a pour principale caractéristique d'être naturellement enrichie en azote (Encadré 5). Par conséquent, l'excès d'azote (par rapport au phosphate organique) contenue dans cette matière sera à terme après reminéralisation une source de NO_3^- en excès par rapport au PO_4^{3-} (*Redfield et al., 1963 ; Anderson and Sarmiento, 1995 ; Hansell et al., 2004*). Inversement, des variations négatives du N^* résultent de l'effet du processus de dénitrification (*Gruber and Sarmiento, 1997 ; Deutsch et al., 2001*) à cause de l'utilisation directe de NO_3^- comme oxydant. En supposant que la fixation de N_2 et la dénitrification sont les principales causes de variations du N^* , il a été possible de déduire des taux de fixation de N_2 (*Gruber and Sarmiento, 1997 ; Deutsch et al., 2001 ; Hansell et al., 2004 ; 2007 ; Landolfi et al., 2008 ; Singh et al., 2013*) et de construire les premiers bilans d'azote.

Les équations suivantes sont tirées de *Gruber and Sarmiento (1997)*, *Deutsch et al. (2001)*, *Hansell et al. (2004 ; 2007)* et résument les étapes nécessaires à la mise en place des bilans d'azote à partir du concept du N^* . Dans un but de simplification, l'ensemble des trois étapes ammonification, nitritation et nitratation (Équation 3, 4 et 5) sont regroupées dans la suite des explications sous le terme unique de nitrification, qui correspondra à la réaction inverse de la formation de matière organique (Équation 1). Les Équation 7 et 8, dites de continuité, vont prendre en compte le transport et les taux de variation (Γ)

du NO_3^- et du PO_4^{3-} . Le terme J correspond à l'ensemble des termes sources moins les termes puits liés à la nitrification J_{nitr} , à la dénitrification J_{denit} , et à la reminéralisation de matière organique enrichie en azote $J_{\text{N-rich}}$. Le terme ($J_{\text{up}}(P)$) correspond aux variations de PO_4^{3-} induites par les organismes diazotrophes dans la couche éclairée de l'océan (*Deutsch et al.*, 2001). Cependant, ce dernier terme peut être négligé dès lors que l'on s'intéresse uniquement aux eaux de la thermocline.

Équation 7

$$\Gamma(N) = J_{\text{nitr}}(N) + J_{\text{denit}}(N) + J_{\text{N-rich}}(N)$$

Équation 8

$$\Gamma(P) = J_{\text{nitr}}(P) + J_{\text{denit}}(P) + J_{\text{N-rich}}(P) + J_{\text{up}}(P)$$

Le concept du N* repose sur l'hypothèse que la reminéralisation de matière organique non diazotrophe se fait selon le rapport de Redfield $r^{\text{N/P}}_{\text{nitr}} = 16$ (Équation 9).

Équation 9

$$J_{\text{nitr}}(N) = r_{\text{nitr}}^{\text{N:P}} \times J_{\text{nitr}}(P)$$

Dans le cas de la dénitrification, la relation entre le phosphate et l'azote est donnée par le rapport stœchiométrique $r^{\text{N/P}}_{\text{denit}} = -1/104$ (*Gruber and Sarmiento*, 1997) (Équation 10).

Équation 10

$$J_{\text{denit}}(N) = r_{\text{denit}}^{\text{N:P}} \times J_{\text{denit}}(P)$$

De même, dans le cas de la reminéralisation de matière organique diazotrophe, la relation entre le phosphate et l'azote est donnée par le rapport stœchiométrique $r^{\text{N/P}}_{\text{N-Rich}}$ (Équation 11).

Équation 11

$$J_{\text{N-rich}}(N) = r_{\text{N-Rich}}^{\text{N:P}} \times J_{\text{N-rich}}(P)$$

En remplaçant les Équation 9 à 10 dans les Équation 7 et 8, cela donne :

Équation 12

$$\Gamma(N) = r_{\text{nitr}}^{\text{N:P}} \times J_{\text{nitr}}(P) + J_{\text{denit}}(N) + J_{\text{N-rich}}(N)$$

Équation 13

$$\Gamma(P) = J_{\text{nitr}}(P) + \frac{1}{r_{\text{denit}}^{\text{N:P}}} \times J_{\text{denit}}(N) + \frac{1}{r_{\text{N-Rich}}^{\text{N:P}}} \times J_{\text{N-rich}}(N)$$

En soustrayant $r^{\text{N/P}}_{\text{nitr}} \Gamma(P)$ à $\Gamma(N)$, le terme de nitrification est éliminé de l'Équation 12. Après simplification, on obtient l'Équation 14:

$$\begin{aligned}
\Gamma(N) - r_{nitr}^{N:P} \times \Gamma(P) &= r_{nitr}^{N:P} \times J_{nit}(P) + J_{denit}(N) + J_{N-rich}(N) - r_{nitr}^{N:P} \times J_{nit} \times (P) + \frac{r_{nitr}^{N:P}}{r_{denit}^{N:P}} \times J_{denit}(N) \\
&\quad + \frac{1r_{nitr}^{N:P}}{r_{N-rich}^{N:P}} \times J_{N-rich}(N)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\Gamma(N) - r_{nitr}^{N:P} \times \Gamma(P) &= J_{denit}(N) + \frac{r_{nitr}^{N:P}}{r_{denit}^{N:P}} \times J_{denit}(N) + r_{nitr}^{N:P} \times J_{nit}(P) - r_{nitr}^{N:P} \times J_{nit}(P) + J_{N-rich}(N) \\
&\quad + \frac{1r_{nitr}^{N:P}}{r_{N-rich}^{N:P}} \times J_{N-rich}(N)
\end{aligned}$$

Équation 14

$$\Gamma(N) - r_{nitr}^{N:P} \times \Gamma(P) = \left(1 - \frac{r_{nitr}^{N:P}}{r_{denit}^{N:P}}\right) \times J_{denit}(N) + \left(1 - \frac{1r_{nitr}^{N:P}}{r_{N-rich}^{N:P}}\right) \times J_{N-rich}(N)$$

Si on considère que lors de la formation et de la reminéralisation de matière organique non diazotrophe, la relation entre le NO_3^- et le PO_4^{3-} est linéaire, ($N^* = N - 16P$), on peut simplifier les termes situés à gauche de l'Équation 14 pour obtenir :

Équation 15

$$\Gamma(N) - r_{nitr}^{N:P} \times \Gamma(P) = \Gamma(N - r_{nitr}^{N:P} \times P) = \Gamma(N^*)$$

On obtient donc l'Équation 16, qui représente les taux de variation de l'ensemble des termes sources moins les termes puit de N^* imputables au processus de dénitrification et à la reminéralisation de matière organique diazotrophe enrichie en azote.

Équation 16

$$\Gamma(N^*) = \left(1 - \frac{r_{nitr}^{N:P}}{r_{denit}^{N:P}}\right) \times J_{denit}(N) + \left(1 - \frac{1r_{nitr}^{N:P}}{r_{N-rich}^{N:P}}\right) \times J_{N-rich}(N)$$

En considérant que le processus de fixation de N_2 et celui de dénitrification sont le plus souvent spatialement séparés, les variations de N^* observées dans certaines régions peuvent être attribuées uniquement à l'un des deux processus (*Gruber and Sarmiento, 1997*). Cette observation a permis de réaliser, à partir de l'Équation 16 combinée à des traceurs de l'âge des masses d'eau (par exemple les Chlorofluorocarbone pCFC) ou à des taux de ventilation, les premiers bilans géochimiques de l'apport d'azote par la fixation de N_2 , notamment dans l'océan Atlantique nord (*Hansell et al., 2004 ; 2007 ; Landolfi et al., 2008 ; Singh et al., 2013*). Les bilans géochimiques de l'apport d'azote par la fixation de

N_2 reposent sur le fait qu'une particule qui sédimente et qui est reminéralisée dans les eaux de la thermocline avec un rapport NOP:POP =X reflètera une augmentation de X-16 unités de N*. C'est-à-dire que chaque unité de phosphate exportée et reminéralisée apportera 16 unités d'azote et X-16 unités d'azote en excès (N*) (Hansell *et al.*, 2004 ; 2007).

Pour comprendre cela, prenons l'exemple d'une région hypothétique où il a été mesuré des taux de fixation de N_2 correspondant à N_{input} mmol N m⁻² a⁻¹ dans les eaux de surface et où le processus de dénitrification est considéré comme inexistant (Figure 7a). Dans le cas d'un système 1D, la formation et la reminéralisation de MOP en présence d'organismes diazotrophes se fait selon un rapport $r^{N:P}_{N-Rich} = X:1$ (Figure 7a). Pour former une MOP avec un rapport $r^{N:P}_{N-Rich}$, la fixation de N_{input} mmol N m⁻² a⁻¹ devrait donc s'accompagner d'un *uptake* de $N_{input}/r^{N:P}_{N-Rich}$ moles de PO₄³⁻. En considérant que la MOP produite en surface est exportée de la surface vers les eaux de la thermocline avec le rapport $r^{N:P}_{N-Rich}$ des eaux de surface, la reminéralisation de cette MOP enrichie en azote devrait donc créer une variation du N* (ΔN^* , Équation 17, Figure 7a) par rapport à un système où la formation et la reminéralisation de matière organique se ferait uniquement selon le rapport $r^{N/P}_{nitr} = 16$ de Redfield (Figure 7b):

Équation 17

$$\Delta N^* = N_{input} - r_{Nitr}^{N:P} \times \left(\frac{N_{input}}{r_{N-Rich}^{N:P}} \right)$$

Avec $r^{N:P}_{Nitr} = 16$

En reformulant l'équation ci-dessus, nous obtenons :

Équation 18

$$\Delta N^* = N_{input} \times \left(\frac{r_{N-Rich}^{N:P} - r_{Nitr}^{N:P}}{r_{N-Rich}^{N:P}} \right)$$

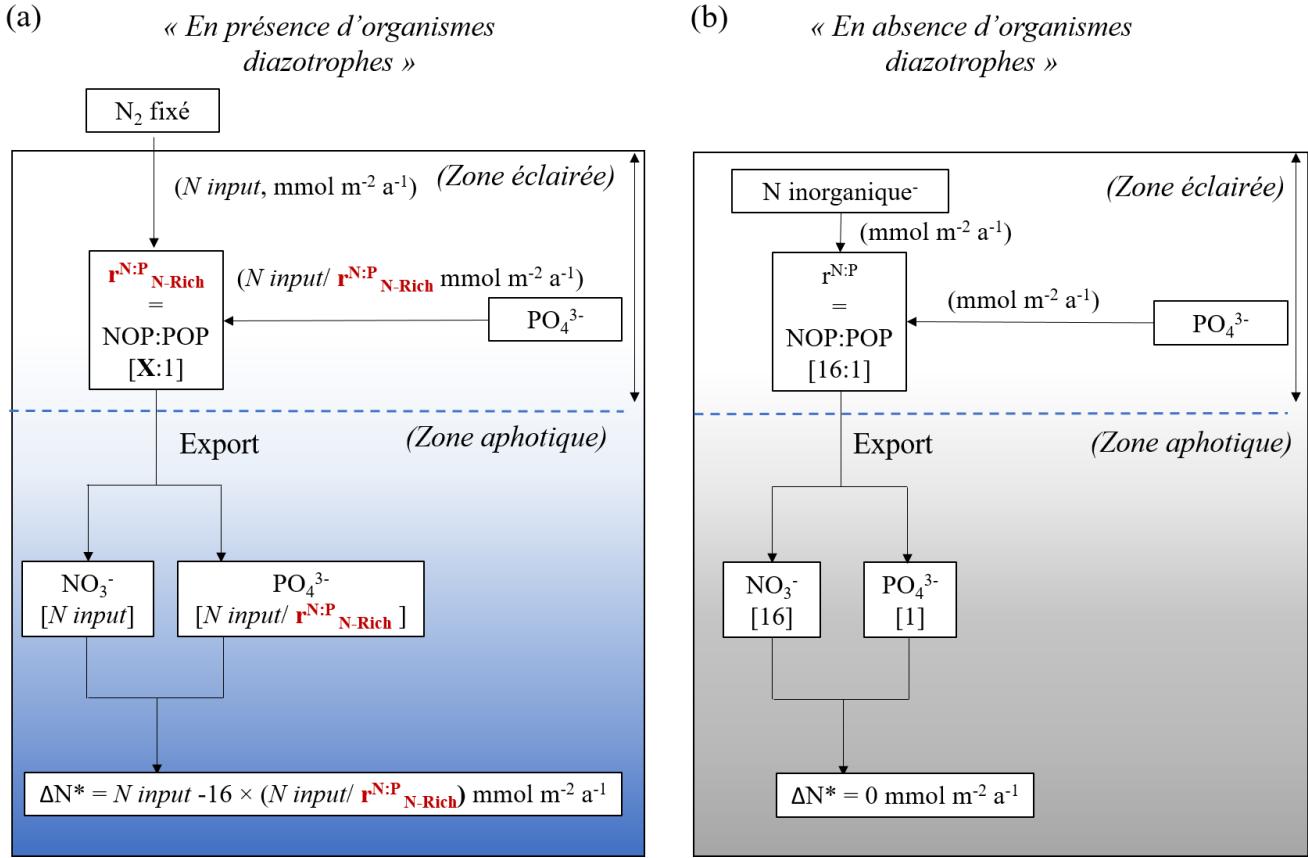


Figure 7. Représentation schématique (a) des effets de la formation et de la reminéralisation de matière organique particulière d'organismes diazotrophes sur les variations du N* (ΔN^*) dans les eaux de la thermocline, (b) des effets de la formation et de la reminéralisation de matière organique particulière sur les variations du N* (ΔN^*) dans les eaux de la thermocline dans le cas où ces processus se font selon le rapport de Redfield.

En se focalisant uniquement sur des eaux de la thermocline non soumises à un processus de dénitrification, l'Équation 18 ainsi obtenue correspond bien à l'Équation 16 de continuité proposée par *Gruber and Sarmiento* (1997), puis réutilisée par *Deutsch et al.* (2001) et *Hansell et al.* (2004, 2007). Dans cette dernière, le terme ($J_{N\text{rich}}$, Équation 16) correspond à un taux d'apport d'azote imputable à la formation de biomasse diazotrophe enrichie en azote ($N \text{ input}$, Équation 18) et le terme (ΓN^* , Équation 16) correspond à la variation de N* (ΔN^* , Équation 18) imputable à la reminéralisation de biomasse diazotrophe enrichie en azote exportée de la surface vers les eaux de la thermocline.

Selon ce principe, en connaissant le rapport $r^{N:P}_{N\text{-Rich}}$ de la matière organique produite en surface et exportée dans la thermocline, nous pouvons:

- Si nous connaissons le $N \text{ input}$, calculer les variations de N* induite par ce $N \text{ input}$, ou
- Si nous connaissons les variations de N* entre deux systèmes (ainsi que les taux de ventilation ou l'âge des masses d'eau), calculer le $N \text{ input}$ provenant de la fixation de N_2 (les bilans de l'apport d'azote via le processus de diazotrophie provenant de la littérature sont calculés sur ce principe).

Le calcul de l'apport d'azote via le processus de diazotrophie nécessite donc de connaître le rapport NOP:POP de la matière organique diazotrophe exportée. Selon le bilan considéré, le rapport $r^{N:P}_{N\text{-rich}}$ a

été fixé entre 40-45 (*Singh et al.*, 2013) et 125 (*Gruber and Sarmiento*, 1997 ; *Hansell et al.*, 2004). Cependant, il a été montré une forte variabilité des rapports NOP:POP associés aux organismes diazotrophes (Encadré 5), pouvant entraîner de fortes incertitudes sur les bilans.

Encadré 5. Focus sur la matière organique des organismes diazotrophes *Trichodesmium* sp.

Les données portant sur la distribution des organismes diazotrophes et la composition de leurs MOP restent encore rares. Néanmoins, il a été montré que la composition chimique de la MOP diazotrophe est enrichie en NOP par rapport au POP. Le rapport NOP:POP de *Trichodesmium* sp. est compris entre **4.8 et 150** avec une valeur moyenne de **51.3** (*Laroche and Breitbarth*, 2005). *Mague et al.* (1977) ont mesuré un rapport NOP:POP de **20:1** pour une colonie de *Trichodesmium* sp. collectée à une station au nord des îles d'Hawaï. Lors d'une efflorescence de *Trichodesmium* sp. observé dans les eaux de surface de la station ALOHA en 1989, *Karl et al.* (1992) ont mesuré des rapports NOP:POP pouvant atteindre **125**. Toujours à la station ALOHA, l'analyse de la composition de colonie de *Trichodesmium* sp. a montré des rapports NOP:POP en moyenne de **42 ± 6** et compris entre **34 et 45** (*Letelier and Karl*, 1996, 1998). En fonction de la disponibilité en PO_4^{3-} , il a été montré que le rapport NOP:POP de *Trichodesmium* sp. peut varier en moyenne entre **22.4 et 89.5** (*Krauk et al.*, 2006 ; *White et al.*, 2006). Enfin, dans les eaux du nord de l'Australie, il a été mesuré des rapports NOP:POP de la MOP diazotrophe compris entre **14 et 87** (*Berman-Frank et al.*, 2001 ; *Villareal and Carpenter* 2003 ; *Kustka et al.*, 2003).

Certaines études ont montré que les variations de N* pouvaient être induites par des processus autres que la fixation de N₂ et/ou la dénitrification. Des variations positives de N* peuvent résulter (1) d'une reminéralisation de matière organique également enrichie en azote provenant d'organismes non diazotrophes : par exemple, les cyanobactéries *Prochlorococcus* et *Synechococcus* présentes dans les régions oligotrophes sont connues pour avoir des rapports NOP:POP élevés (*Bertilsson et al.*, 2003 ; *Hansell et al.*, 2007 ; *Martiny et al.*, 2013), cependant leur contribution sur les variations du N* sont actuellement inconnues ; (2) d'une reminéralisation préférentielle de NOP et/ou de NOD en NO₃⁻ par rapport à une reminéralisation de POP et/ou de POD en PO₄³⁻ ; (3) d'un dépôt atmosphérique de matériel riche en azote (*Hansell et al.*, 2007 ; *Zamora et al.*, 2010) ; (4) d'un export de matière enrichie en phosphate (*Moutin et al.*, 2008) ; (5) d'un mélange avec une masse d'eau ayant un fort N*.

Inversement, des variations négatives du N* peuvent résulter (1) d'une absorption préférentielle de NO₃⁻ par rapport au PO₄³⁻ ; (2) d'une reminéralisation de matière organique enrichie en phosphate ; (3) d'une reminéralisation préférentielle de POP et/ou de POD en PO₄³⁻ par rapport à une reminéralisation de NOP et/ou de NOD en NO₃⁻ ; (4) d'un export de matière enrichie en azote ; (5) d'un mélange avec une masse d'eau ayant un faible N*.

1.2.5 Distribution du N* dans l'océan Pacifique sud

D'un point de vue biogéochimique, l'océan Pacifique sud est une région extrêmement complexe et active. Dans sa partie la plus orientale, ce dernier se démarque par une Zone de Minimum d'Oxygène (OMZ) située en subsurface sur la côte ouest de l'Amérique du sud (Figure 8b). C'est une des trois régions de l'océan mondial où siège une forte activité de dénitrification (*Codispoti and Richards*, 1976), qui va imprégner négativement les valeurs de N* ($< -10 \mu\text{mol kg}^{-1}$, Figure 8a) (*Deutsch et al.*, 2001). De précédentes études ont montré que ces faibles valeurs de N* sont transportées au sein des eaux de la thermocline via la circulation océanique (Figure 8) en direction de l'ouest (*Deutsch et al.*, 2001 ; *Rafter et al.*, 2012 ; *Yoshikawa et al.*, 2015). En effet, des valeurs négatives de N* ont été observées jusqu'à 150° W de longitude et 20° S de latitude, et cela malgré des concentrations en O₂ suffisamment importantes dans cette région pour exclure tout processus de dénitrification (Figure 8b).

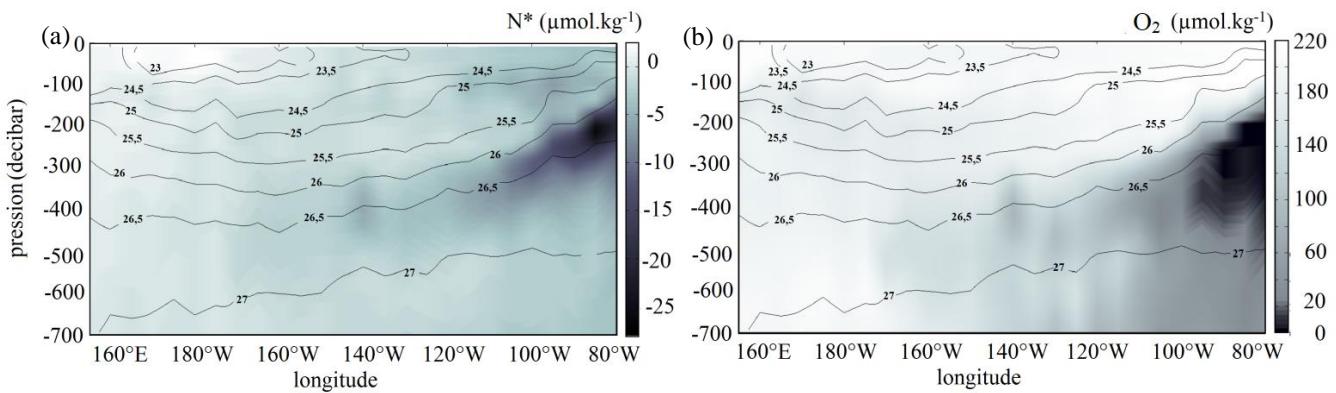


Figure 8. (a) Sections longitudinales des concentrations en N* ($\mu\text{mol kg}^{-1}$), (b) en oxygène ($\mu\text{mol kg}^{-1}$), mesurées pendant la campagne P21EW (2009) à une latitude moyenne de 17° S dans l'océan Pacifique sud subtropical. Les isopycnies sont représentées conjointement.

Deutsch et al. (2007) ont émis l'hypothèse à partir d'un modèle biogéochimique couplé à la circulation océanique qu'il existe un couplage spatial dans l'océan Pacifique sud entre les zones de forte dénitrification et les zones de forte fixation de N₂, signifiant que ces deux zones sont géographiquement proches. Ces auteurs ont suggéré que l'excès de PO₄³⁻ (par rapport à la valeur attendue en considérant la relation stœchiométrique proposée par Redfield, $P^* = \text{PO}_4^{3-} - \text{NO}_3^- / 16$), observé dans la zone de minimum d'oxygène (OMZ) de l'ETSP, crée un environnement favorable pour les organismes diazotrophes. En effet, l'absence de NO₃⁻ dans la couche productive combiné à un excès de PO₄³⁻, va fortement contribuer à limiter la production de certains organismes, à diminuer la compétition interspécifique des organismes non diazotrophes et par conséquent à favoriser les organismes adaptés physiologiquement aux milieux carencés en azote (*Deutsch et al.*, 2007), ce qui est par définition le cas des diazotrophes. Cependant, les taux de fixation de N₂ mesurés à ce jour, sont extrêmement faibles dans la région est et centrale du gyre du Pacifique sud (*Moutin et al.*, 2008 ; *Dekaezemacker et al.*, 2013 ; *Knapp et al.*, 2016) remettant ainsi le couplage entre les zones de forte dénitrification et de forte fixation de N₂ en question.

De nouvelles observations suggèrent la présence de forts taux de fixation de N₂ dans la partie ouest du bassin (*Bonnet et al.*, 2017) pouvant s'expliquer par des apports en fer considérables (*Guieu et al.*, 2018). Parallèlement, de fortes valeurs de N* ont été précédemment mises en lumière dans cette région du Pacifique (*Deutsch et al.*, 2001). Cependant la source de ces fortes valeurs de N* reste encore inconnue. Existe-t-il une relation de cause à effet entre les relatives fortes valeurs de N* observées dans le WTSP et les taux de fixation de N₂ records récemment mesurés ? À ce jour, le lien n'a jamais été abordé. Cela s'explique par le fait que les données *in situ* en éléments nutritifs et en matière organique combinées à des taux de fixation de N₂ restent encore extrêmement rares dans cette région.

1.3 Flotteurs *Biogeochemical Argo* et applications

1.3.1 Présentation des flotteurs profileurs

Jusqu'à très récemment, la plupart de nos connaissances sur l'étude de la variabilité des processus biogéochimiques s'est appuyée sur des campagnes en mer, des mesures satellites et des séries temporelles (*A Long-Term Oligotrophic Habitat Assessment* [ALOHA], HOT, *Bermude Atlantic Time serie* [BATS] entre autres) (*Johnson et al.*, 2009). Depuis les années 2000, de nombreuses innovations technologiques en océanographie instrumentale ont vu le jour, avec notamment la miniaturisation de capteurs physiques, optiques et biogéochimiques, associée à l'utilisation de flotteurs profileurs. Le programme ARGO supporté par le *National Oceanographic and Atmospheric Administration* (NOAA) et le *National Oceanographic Partnership Program*, a été créé en 1999 dans le but d'observer l'océan de surface et de subsurface et a eu pour objectif d'atteindre le nombre de 3000 flotteurs actifs dans l'océan global (*Roemmich et al.*, 1999 ; 2009). Ce premier objectif a été réalisé dès novembre 2007 et a permis ainsi de mettre à disposition de la communauté un jeu de données libres, en temps réel et ayant été soumis à des pré-contrôles qualité. Ces nouveaux outils permettent d'acquérir un jeu de données unique incluant des mesures de température et de salinité mais également de fluorescence, d'irradiance, de radiations photosynthétiques actives (PAR pour *Photosynthetic Active Radiation*), d'O₂, de matière organique dissoute colorée (CDOM pour *Colored Dissolve Organic Matter*), de NO₃⁻ et de rétrodiffusion particulaire. Ces capteurs chimiques, physiques et optiques peuvent opérer plusieurs années sans aucune intervention humaine (*Johnson et al.*, 2009 ; *Roemmich et al.*, 2019 ; *Bittig et al.*, 2019) et sont par conséquent capables d'apporter une vision des différents processus régissant l'océan sur une relativement longue échelle temporelle, notamment dans les régions encore sous échantillonnées telles que l'océan Austral et les gyres subtropicaux.

Encadré 6. Mesure de la fluorescence de la Chla

L'une des variables fréquemment utilisées pour caractériser la dynamique de la biomasse dans l'océan, que ce soit *via* des campagnes en mer ou par télédétection, est la mesure de la fluorescence de la Chla. Cette dernière est un des principaux pigments présents dans la majorité des organismes phytoplanctoniques. La lumière en se propageant dans le milieu marin va interagir avec les molécules et les particules rencontrées sur son chemin. Les organismes phytoplanctoniques vont absorber et diffuser. L'énergie radiative collectée par l'ensemble des pigments photosynthétiques peut ensuite être transmise aux molécules de Chla. Cette énergie radiative peut être réémise dans une très petite plage de longueurs d'ondes centrée sur 683 nm (*Antoine*, 1998). Cela s'appelle la fluorescence, qui correspond à une diffusion inélastique. Cette double voie empruntée par l'énergie radiative au sein des cellules phytoplanctoniques explique l'emploi de la mesure de la fluorescence comme proxy de la concentration en Chla, et donc de la biomasse phytoplanctonique (*Cullen*, 1982 ; *Siegel et al.*, 2013). La fluorescence peut refléter la concentration réelle en Chla contenue dans une cellule, d'où son utilisation comme un proxy de la biomasse, mais elle peut également refléter l'état physiologique de cette cellule, ou encore la structure de la communauté rencontrée (*Steele*, 1962 ; 1964) et ne plus alors être corrélée avec la biomasse.

1.3.2 Le coefficient de rétrodiffusion particulaire et ses applications

Bien qu'étant relativement faible à l'échelle globale (2.28 Pg de carbone entre la surface et 200 m, *Stramska*, 2009), le stock global de COP composé de phytoplanctons, de zooplanctons, de bactéries et de détritus organiques est une variable clé dans la compréhension de la pompe biologique. Dans le but de pallier le manque d'observations sur de relatives longues échelles de temps, de nombreuses études se sont penchées sur des méthodes indirectes permettant de déterminer des variables biogéochimiques à partir de données bio-optiques et ont ainsi pu estimer des flux de carbone dans l'océan global. Les gyres subtropicaux font partie des eaux dites « du large » non affectées par les apports fluviaux et plus généralement par toute influence de la côte ou du fond et sont appelées par les océanographes bio-opticiens, les eaux du cas 1 (*Morel and Prieur*, 1977 ; *Antoine*, 1998). Les propriétés optiques de ces eaux sont principalement contrôlées par les propriétés de l'eau elle-même mais également par celles du phytoplancton et de l'ensemble de ses produits dérivés (détritus organiques sous forme de particules ou dissous et organismes hétérotrophes) (*Antoine*, 1998).

Les flotteurs sont capables d'enregistrer, avec une résolution inégalee, des paramètres bio-optiques tels que la fluorescence de la Chla mais également des propriétés optiques inhérentes (IOP pour *Inherent Optical Properties*) tel que le coefficient de rétrodiffusion particulaire (b_{bp}). Contrairement à la fluorescence de la Chla, le b_{bp} n'est pas sensible aux processus de photo acclimatation. Les IOP dépendent dans l'eau de mer, au premier ordre, de la concentration des différents constituants, et au second ordre, du type des différents constituants en présence, tel que par exemple le matériel dissous et

particulaire (*Loisel et al.*, 2001). Le b_{bp} n'est pas sensible au matériel dissous mais peut par contre être utilisé comme un proxy du matériel particulaire (*Zaneveld*, 1974 ; *Loisel et al.*, 2001 ; *Stramski et al.*, 2004). Bien que les particules puissent être transportées vers l'océan par l'intermédiaire des fleuves et des dépôts atmosphériques, la majorité est formée *in situ via* des processus biologiques directs ou indirects (*Karl et al.*, 2001) notamment dans les eaux du cas 1. Le matériel particulaire comprend une large gamme de constituants (Figure 9) qui peuvent être des particules submicroniques (détritus, bactéries, virus) de 0.1 à 1 μm , du matériel particulaire organique vivant de plus grande taille (phytoplancton, zooplancton), du matériel particulaire organique détritique, et du matériel particulaire inorganique (minéraux) (*Morel et Ahn*, 1991 ; *Stramski et al.*, 2004 ; *Loisel et al.*, 2007 entre autres).

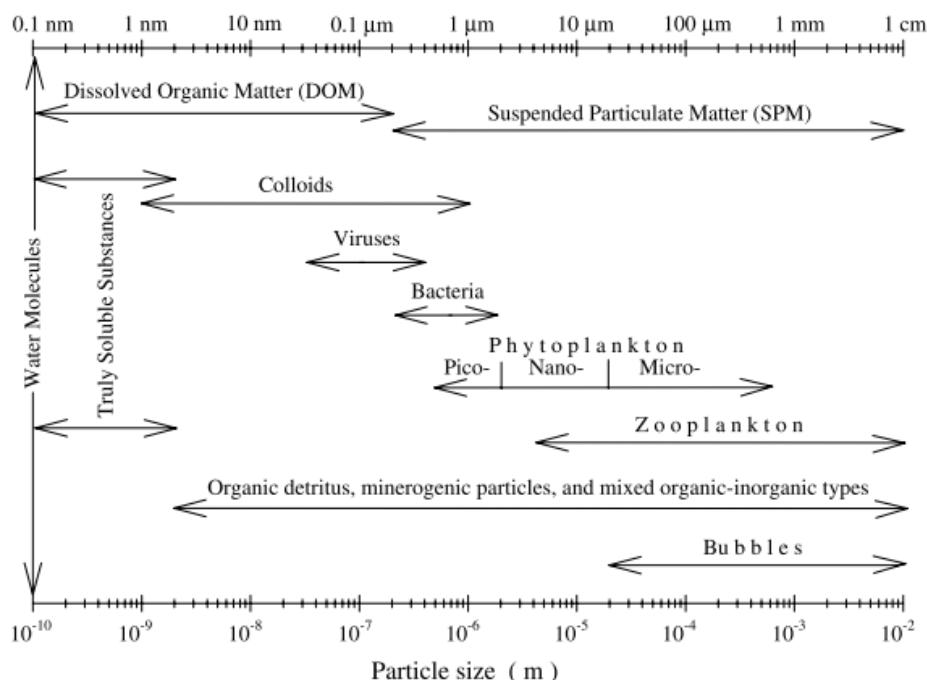


Figure 9. Diagramme schématique montrant les différents constituants de l'eau de mer en fonction de leurs gammes de taille (moléculaire à particulaire) (*Stramski et al.*, 2004).

À l'échelle globale, une covariation entre les concentrations en Chla et les valeurs de b_{bp} a été observée dans la couche productive de l'océan (*Antoine et al.*, 2011 ; *Dall'Olmo et al.*, 2009 ; *Huot et al.*, 2008 ; *Reynolds et al.*, 2001 ; *Stramska et al.*, 2003 ; *Xing et al.*, 2014). Récemment, *Barbieux et al.* (2018) ont regroupé, dans une étude sans précédent, 8500 profils de Chla et de b_{bp} mesurés entre les régions subpolaires et les gyres subtropicaux à partir de la base de données *Biogeochemical-Argo* (BGC-Argo). Ces auteurs ont confirmé, qu'à l'échelle de l'océan global, les concentrations en Chla et les valeurs de b_{bp} varient au premier ordre de manière concomitante. Cependant, dans la couche limitée en éléments nutritifs des régions subtropicales, un découplage entre les concentrations en Chla et les valeurs de b_{bp} a été mis en évidence (*Mignot et al.*, 2014 ; *Barbieux et al.*, 2018). Dans ces régions, les premières études d'images de couleur de l'océan ont montré qu'il existe un doublement entre l'été et l'hiver des

concentrations en Chla (*Yoder et al.*, 1993), contrairement aux valeurs de b_{bp} qui tendent à être constantes au cours du temps (*Mignot et al.*, 2014 ; *Barbieux et al.*, 2018). Ces variations saisonnières de Chla de surface dans les régions oligotrophes ont été attribuées à une variation du quota intra cellulaire en Chla induites par le processus de photo acclimatation, et non à une réelle variation de biomasse phytoplanctonique (*Letelier et al.*, 1993 ; *Winn et al.*, 1995 ; *Behrenfeld et al.*, 2005 ; *Morel et al.*, 2010 ; *Siegel et al.*, 2013). Au contraire, des variations concomitantes de ces deux paramètres ont notamment été observées dans les régions subpolaires et reflètent ainsi des variations de biomasse phytoplanctonique (*Huot et al.*, 2008 ; *Barbieux et al.*, 2018). Ces études ont ainsi mis en lumière que le b_{bp} co-varie avec la biomasse phytoplanctonique dans les régions productives.

À partir des mesures de b_{bp} , de nombreux produits dérivés sont apparus se basant notamment sur une relation linéaire entre le b_{bp} et le COP. Dans les eaux du cas 1, à partir des propriétés optiques et des relations liant aux particules, il a été possible d'estimer de façon indirecte les concentrations en COP (*Stramski et al.*, 2008 ; *Balch et al.*, 2001 ; *Flory et al.*, 2004 ; *Bishop et al.*, 2009 ; *Cetinić et al.*, 2012 ; *Loisel et al.*, 2001 ; 2002 ; 2007 ; *Gardner et al.*, 2006 entre autres). Cependant, il semble que la relation b_{bp} vs COP présente une forte dispersion en fonction de la région considérée (Figure 10), pointant ainsi le fait que différents assemblages particulaires avec la même concentration en COP pouvaient fournir différentes valeurs de b_{bp} (*Cetinić et al.*, 2012). *Evers-King et al.* (2017) ont montré à partir d'une étude comparative que la performance des algorithmes varie régionalement, suggérant que l'utilisation combinée d'algorithmes spécifiques régionaux devrait fournir la meilleure voie pour générer des produits globaux de COP. A l'heure actuelle, le meilleur niveau de performance de la détermination du COP provient d'après *Evers-King et al.* (2017) des algorithmes de *Loisel et al.* (2002) et de *Stramski et al.* (2008).

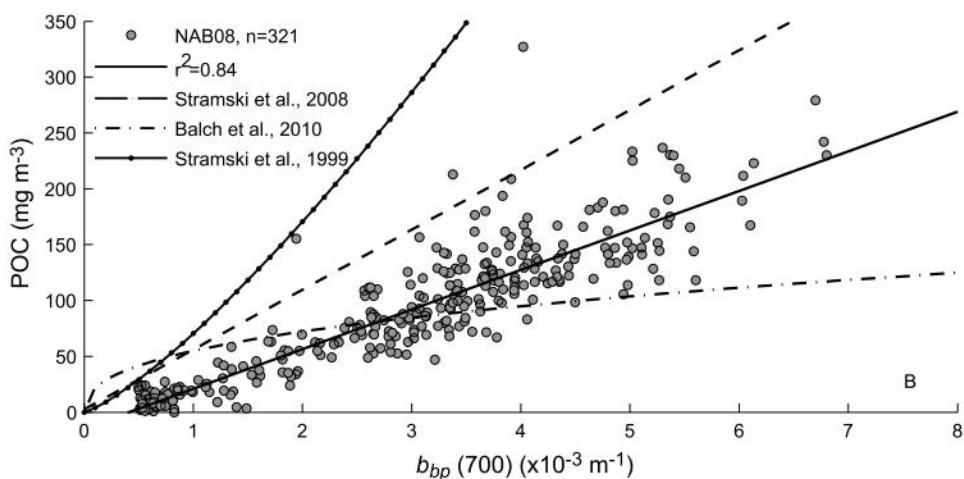


Figure 10. Ensemble de différentes relations linéaires entre les concentrations en COP et le b_{bp} (*Cetinić et al.*, 2012). Les coefficients de régression sont donnés dans la table 2 de *Cetinić et al.* (2012).

Certaines études sont parvenues à relier directement le carbone phytoplanctonique et le b_{bp} (*Behrenfeld et al., 2005 ; Martinez-Vicente et al., 2013 ; Graff et al., 2015 ; Kostadinov et al., 2016*). En dépit de différences quantitatives entre les différentes méthodes utilisées, l'ensemble des résultats publiés ont montré qu'il existe systématiquement une corrélation significative entre le b_{bp} et le carbone phytoplanctonique. Une étude récente a aussi mis en lumière une covariation entre les particules non algales et le carbone phytoplanctonique (*Martinez-Vicente et al., 2013*). Bien que très prometteurs, ces résultats ont encore besoin d'être confirmé en s'appuyant sur des mesures *in situ* incluant le carbone phytoplanctonique et la caractérisation des particules non phytoplanctoniques.

Dans les régions oligotrophes limitées en azote ou le processus de fixation de N₂ est présent, une augmentation du stock de NOP a pu être observée notamment dans le gyre subtropical nord Pacifique (*Hebel and Karl, 2001*). Les données de NOP obtenues lors de campagnes océanographiques dans l'océan Pacifique sud, ont récemment été reportées dans une base de données (*Martiny et al., 2014*). Ces données sont rares et sont principalement localisées dans la partie centrale et est du Pacifique sud (Figure 11). Le NOP est un élément fortement dynamique, cependant, sa variabilité a été très faiblement caractérisée, ce qui souligne l'importance de développer des méthodes indirectes permettant d'estimer cette variable clé à l'échelle régionale. Le développement d'un proxy optique du NOP pourrait par conséquent être un moyen de localiser dans les eaux de surface les augmentations saisonnières de biomasse phytoplanctonique induites par l'apport d'azote *via* le processus de diazotrophie dans les régions oligotrophes.

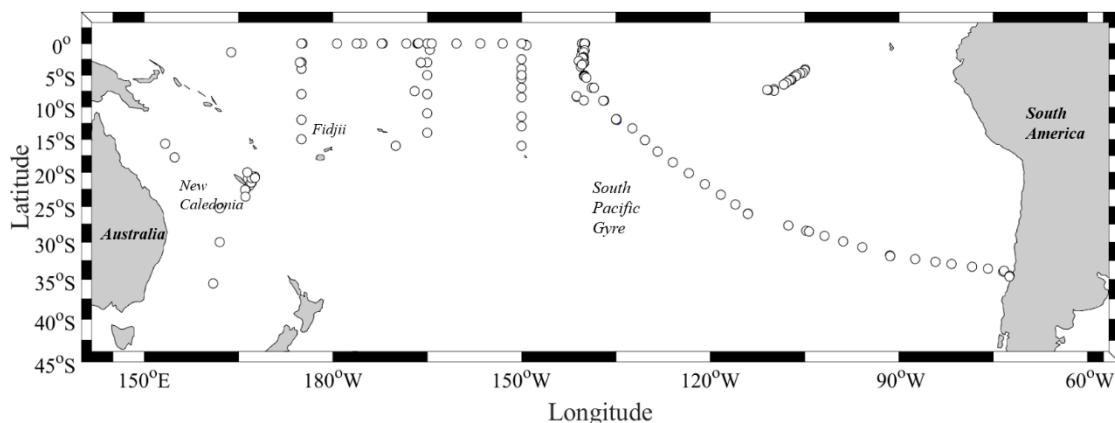


Figure 11. Localisation des stations où le NOP a été mesuré *in situ* dans l'océan Pacifique sud, d'après la base de données de *Martiny et al. (2014)*.

Outre le suivi saisonnier de la MOP dans les eaux de surface, les proxys optiques, obtenus à partir des données de flotteurs profileurs, peuvent également nous renseigner sur la distribution de la biomasse phytoplanctonique située plus en profondeur dans la colonne d'eau. Les organismes diazotrophes sont majoritairement positionnés dans les eaux de surface. Néanmoins, de nombreuses études ont montré que les régions subtropicales oligotrophes sont également peuplées d'organismes non diazotrophes. Dans

ces régions, certaines espèces de picophytoplancton, qui sont adaptées aux faibles éclairements, occupent la niche écologique à la base de la couche euphotique au niveau du maximum de Chla de subsurface (SCML) et sont capables d'utiliser l'azote inorganique dissous à de très faibles concentrations (*Martiny et al.*, 2009 ; *Singh et al.*, 2017). Les cyanobactéries non diazotrophes *Prochlorococcus* et *Synechococcus* sont les plus abondants membres de ce groupe dans les régions tropicales et subtropicales de l'océan ouvert (*Partensky et al.*, 1999 ; *Johnson and Lin*, 2009).

1.3.3 Le maximum de chlorophylle-a de subsurface, un trait commun aux régions subtropicales oligotrophes

Le SCML doit son existence à l'interaction de nombreux processus écologiques et physiques (photo acclimatation, production phytoplanctonique, reminéralisation, broutage) (*Cullen*, 1982 ; 2015). Dans les régions ultra oligotrophes considérées comme des environnements stables, certaines études convergent vers la conclusion que le SCML est principalement dû au processus de photo acclimatation (*Steele*, 1964 ; *Taylor et al.*, 1997 ; *Fennel and Boss*, 2003 ; *Perez et al.*, 2006 ; *Mignot et al.*, 2011). Néanmoins, d'autres études pointent le fait que le SCML pourrait, sous certaines conditions, refléter en plus du processus de photo acclimatation, une réelle augmentation de carbone phytoplanctonique (*Winn et al.*, 1995 ; *Claustre et al.*, 1999 ; *Letelier et al.*, 2004 ; *Beckmann and Hense*, 2007 ; *Mignot et al.*, 2014 ; *Barbieux et al.*, 2018). À partir de ces études, il a été démontré que les variations saisonnières et journalières du flux de photons peuvent avoir un effet significatif sur l'équilibre entre photosynthèse et respiration dans la partie basse de la couche euphotique limitée par la lumière (*Letelier et al.*, 2004 ; *Mignot et al.*, 2014) et par conséquent sur la quantité de MOP présente à un instant donné. A la station ALOHA, *Winn et al.* (1995) ont observé d'une part, que les concentrations en Chla présentent un cycle saisonnier entre 100 et 175 m et, d'autre part, que les taux de production primaire (déterminés à partir de la technique au ^{14}C) varient entre 100 et 175 m en phase avec les oscillations de concentrations en Chla, contrairement à ce qui a pu être observé dans les eaux de surface suffisamment éclairées mais limitées par les éléments nutritifs (0-50 m). Ces auteurs interprètent ces variations temporelles comme une variation de la production nouvelle de biomasse phytoplanctonique. *Letelier et al.* (2004) décrit la dynamique saisonnière du SCML à partir des données (irradiance, concentrations en éléments nutritifs et en Chla) provenant de la station ALOHA. Ces auteurs ont montré que la profondeur du SCML est fortement corrélée à l'irradiance et co-varie conjointement avec un certain isolome (niveau de lumière constant). Ces isolomes sont positionnés plus profondément lors des périodes de fort éclairement dû à l'effet combiné de l'augmentation de l'irradiance de surface et à la diminution de l'atténuation de la lumière dans la couche de surface. Il en résulte un approfondissement des isolomes en période estivale associé dans la partie basse de la couche éclairée à une augmentation des concentrations en Chla (*Letelier et al.*, 2004). La question de savoir si le SCML présent dans les régions subtropicales est principalement

causé par le processus de photo acclimatation ou bien s'il représente une réelle production de biomasse organique, reste encore un sujet d'actualité. Récemment, *Barbieux et al.* (2019) ont mis en lumière qu'il pouvait exister, du moins en mer Méditerranée, une large gamme de différents types de SCML comprise entre deux situations extrêmes (photo acclimatation *vs.* maximum de carbone phytoplanctonique). Dans le cas où le SCML correspond bien à un maximum de biomasse phytoplanctonique, ce dernier pourrait contribuer à un export de carbone entre les eaux de subsurface et l'océan profond (*Letelier et al.*, 2004 ; *Mignot et al.*, 2014), et pourrait donc potentiellement avoir un rôle dans la pompe biologique de carbone. L'existence d'un maximum de biomasse phytoplanctonique liée au SCML pourrait ainsi jouer un rôle important dans le contexte de l'état métabolique des régions oligotrophes, net autotrophe *vs* net hétérotrophe.

1.3.4 L'oxygène, un paramètre biogéochimique clé

Une des avancées techniques majeures de ces dernières années a été l'apparition de capteurs d' O_2 associés aux flotteurs profileurs. L' O_2 est un paramètre biogéochimique clé, qui a été utilisé à de maintes reprises comme un paramètre semi conservatif permettant de tracer les masses d'eau (*Worthington*, 1976), de déterminer la profondeur du mélange hivernal (*Reid*, 1982) et de mesurer l'activité biologique (*Williams and Purdue*, 1991). Néanmoins, l'interprétation de sa mesure peut être rendue complexe du fait que des facteurs physiques et biogéochimiques contrôlent de manière concomitante ses variations dans l'océan. L'atmosphère est la principale source d' O_2 dans l'eau de mer. Cet apport se fait dans la couche de mélange *via* de rapides échanges air-mer. Ces échanges sont principalement contrôlés par le contenu en O_2 et la solubilité de l' O_2 des eaux de surface (*Boyer et al.*, 1999). Le principal facteur contrôlant la solubilité de l' O_2 atmosphérique dans les eaux de surface est la température. Comme le montre la Figure 12, la solubilité de l' O_2 est inversement proportionnelle à la température. De ce fait, les concentrations en O_2 de l'océan de surface sont censées être corrélées aux variations saisonnières de température (*Boyer et al.*, 1999). Les processus d'advection, diffusion et de mélange vont par la suite se charger de répartir spatialement l' O_2 dans l'océan.

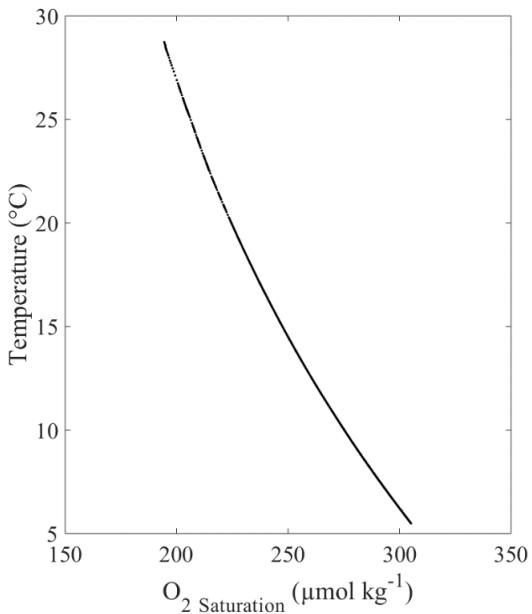


Figure 12. Exemple d'un profil type d'oxygène à saturation en fonction de la température mesuré par le flotteur 6901656 (nommé F_A dans la suite de cette étude) dans le Pacifique tropical sud-ouest en période estivale de l'année 2016.

En général, les eaux de surface sont proches de la concentration en O₂ à saturation (SOC pour *Saturation Oxygen Content*, Boyer *et al.*, 1999), définie comme la concentration en O₂ en équilibre thermodynamique avec l'atmosphère. Les valeurs de SOC vont dépendre de la température, la salinité, et la pression en un point donné et sont calculées à partir des coefficients de solubilité définis par Benson and Krause (1984), et ajustés par Garcia and Gordon (1992, 1993). Les eaux de surface peuvent parfois être sous-saturées en période hivernale, lors d'épisodes de forts mélanges qui entraînent les eaux sous-jacentes plus anciennes et donc moins oxygénées en surface. Le temps requis à la restauration de l'équilibre est relativement rapide et varie de quelques jours à quelques semaines, en fonction de la température et de l'intensité du vent. Inversement, les eaux de surface peuvent se retrouver sursaturées en O₂, c'est-à-dire contenir une concentration en O₂ supérieure à la concentration attendue en ne considérant que les échanges air-mer. Cela peut être la conséquence, d'une part, de l'augmentation de la température dans les premiers mètres de l'océan qui vient diminuer l'O₂ à saturation et, d'autre part, à cause de la production phytoplanctonique *via* le processus de photosynthèse qui est un des deux processus biologiques majeurs contrôlant les concentrations en O₂ avec la respiration bactérienne.

Deux paramètres permettent de visualiser les variations de concentration en O₂ par rapport à la saturation : (i) le pourcentage d'O₂ à saturation (Équation 19), qui est une mesure des variations d'O₂ par rapport à la valeur à saturation d'une masse d'eau en surface en faisant l'hypothèse que cette masse d'eau est restée suffisamment longtemps au contact de l'atmosphère pour être à saturation. (ii) L'utilisation apparente d'O₂ (AOU) correspond à la différence entre les concentrations à saturation et les concentrations mesurées (Équation 20).

Équation 19

$$\text{Pourcentage d'}O_2 \text{ à saturation} = \frac{O_2 \text{ mesuré}}{SOC} \times 100 \quad (\%)$$

Équation 20

$$AOU = SOC - O_2 \text{ mesuré} = \Delta O_2$$

Les variations de carbone organique et inorganique et d’O₂ sont d’un point de vue biogéochimique intrinsèquement liées et vont varier proportionnellement lors des processus de formation et de reminéralisation de matière organique (Équation 1). Les équations suivantes sont à la base du concept de l’équilibre métabolique de l’océan. La NPP (pour *Net Primary Production*) correspond à la quantité de matière organique produite par photosynthèse (GPP pour *Gross Primary Production*) moins la quantité respirée par les organismes photosynthétiques (R_A) (Équation 21). La NCP (pour *Net Community Production*) correspond à la quantité de matière organique restante après consommation de la GPP via le processus de respiration (R_C) par les organismes autotrophes, les microbes et les hétérotrophes (R_H) (Williams, 1993 ; Ducklow and Doney, 2013) (Équation 23).

Équation 21

$$NPP = GPP - R_A$$

Équation 22

$$R_C = R_A + R_H$$

Équation 23

$$NCP = GPP - R_C$$

En fonction du processus prédominant (GPP vs R_C), l’océan sera considéré comme majoritairement autotrophe ou hétérotrophe. À l’échelle de l’océan oligotrophe, la question de savoir si l’océan est majoritairement autotrophe (GPP>R) ou hétérotrophe (GPP<R) est toujours débattue à l’heure actuelle et aucun consensus scientifique n’a été à ce jour établi.

Les études, basées sur des méthodes d’incubation en bouteilles, permettent de quantifier l’O₂ produit et les taux de consommation de ce dernier sur une échelle de temps journalière dans la couche euphotique. La plupart des mesures ainsi effectuées supportent que le processus de respiration excède systématiquement le processus de production dans la couche éclairée des régions oligotropes (Figure 13), ce qui implique une NCP négative (*del Giorgio et al., 1997 ; del Giorgio and Duarte, 2002 ; Duarte and Agusti, 1998 ; Duarte et al., 2013*). *del Giorgio and Duarte* (2002) ont estimé que le taux de respiration total (R_C) dans l’océan ouvert est compris entre 56 Gt C a⁻¹ et 76 Gt C a⁻¹, ce qui est plus important que la production océanique estimée à l’échelle océanique globale (35 à 65 Gt C a⁻¹).

Inversement, les études basées sur des méthodes bio-optiques reposant sur des mesures hautes fréquence (jour/nuit) d’un proxy optique du COP (*Claustre et al., 2008*) ou bien sur des mesures d’O₂ sur une

échelle de temps saisonnière, supportent que l'équilibre métabolique des régions oligotrophes est net autotrophe ($NCP>0$) ou proche de l'équilibre ($NCP=0$) (Figure 13) (*Riser and Johnson, 2008 ; Williams, 1998, 2013*). *Williams* (1998) suggère qu'à l'échelle globale, les cent premiers mètres de la colonne d'eau sont généralement majoritairement autotropes et que les eaux chaudes (Mer d'Arabie, Méditerranée et le gyre du Pacifique nord) sont très proches de l'équilibre métabolique.

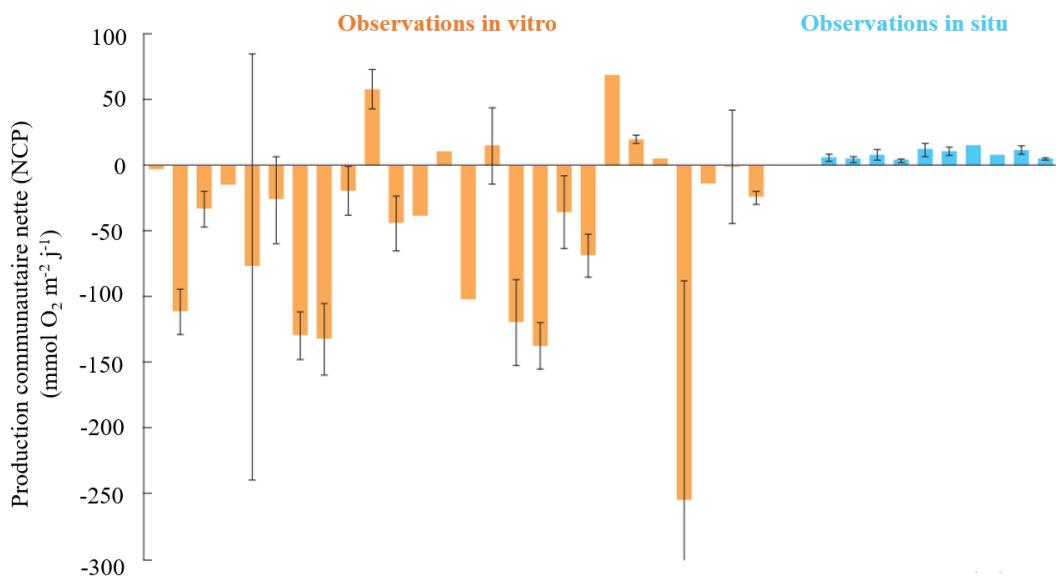


Figure 13. Synthèse des différents taux de production communautaire nette ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) précédemment reportés dans les régions oligotrophes. Cette figure est tirée de *Williams et al.* (2013). L'ensemble des références relatives à chaque mesure est donnée dans la table 1 de *Williams et al.* (2013).

Par conséquent, à ce jour, cette question reste encore ouverte, d'une part à cause des incertitudes liées aux mesures *in vitro* de GPP et, d'autre part, au fait que les approches *via* les traceurs géochimiques sont dépendantes des processus physiques, tels que le mélange vertical, les échanges de gaz ou bien encore le transport advectif latéral (*Ducklow and Doney, 2013 ; Williams et al., 2013*). Un des défis scientifiques à venir sera donc de réconcilier les différentes approches.

L'étude des processus biogéochimiques tels que la production, la respiration, l'export, entre autres, nécessite de choisir une profondeur d'observation adéquate. En dessous de Z_{01} , il est communément admis que le processus de photosynthèse ne peut se produire de manière appréciable (Encadré 4). Grâce aux concentrations en O_2 obtenues à partir des mesures hautes fréquences des flotteurs, certaines questions ont commencé à trouver réponses. *Riser and Johnson* (2008) ont montré, à partir de données de deux flotteurs dérivants dans l'océan Pacifique nord et sud, la présence dans la couche euphotique d'un maximum d' O_2 de subsurface (SOM pour *Subsurface Oxygen Maximum*) dont l'intensité augmente de façon graduelle tout au long de l'année. Le SOM et son excès de saturation ont été observés à de nombreuses reprises (*Dittmar, 1884 ; Knudsen, 1899 ; Jacobsen, 1912 ; Shulenberger and Raid, 1981*) mais principalement près des zones littorales et sur de courtes échelles de temps. Sous la profondeur de

la couche de mélange, les eaux de la thermocline saisonnière peuvent être considérées comme un système fermé sur une longue durée de temps. Les échanges air-mer n’agissent plus. La saturation de l’O₂ est généralement inférieure à 100% à cause de la consommation de l’O₂ via la respiration bactérienne. Néanmoins, *Riser and Johnson* (2008) ont mis en évidence une accumulation d’O₂, synonyme d’une NCP positive, suggérant une production photosynthétique supérieure au taux de respiration communautaire entre la profondeur de la couche de mélange et celle de la couche euphotique. Comme il a été exposé plus haut, certaines études ont montré qu’il était préférable d’utiliser des isolumes plutôt que la profondeur de Z₀₁ pour étudier les processus biogéochimiques en lien avec la production phytoplanctonique (*Banse*, 2004 ; *Letelier et al.*, 2004 ; *Mignot et al.*, 2014). La production nette de biomasse associée au SCML sous Z₀₁ n’a, à ce jour, pas été assez étudiée en dépit du fait que, dans des régions ultra oligotrophes telles que le Pacifique tropical sud-est, 60 % du contenu en Chla dans la colonne d’eau a été répertorié entre Z₀₁ et 1.5 fois Z₀₁ (*Claustre et al.*, 2008).

1.4 Objectifs

Dans les prochaines décennies, l’augmentation de la stratification de la colonne d’eau pourrait s’accompagner d’une extension des régions oligotrophes (*Sarmiento et al.*, 2004 ; *Behrenfeld et al.*, 2006 ; *Polovina et al.*, 2008 ; *van de Waal et al.*, 2010). Le rôle de ces régions sur la pompe biologique de carbone devrait par conséquent s’étendre. Néanmoins, étant donné l’immensité de ces régions et les difficultés inhérentes à l’acquisition de données qui en résultent, le rôle de certaines régions oligotrophes sur la pompe biologique de carbone reste encore à déterminer. C’est le cas de l’océan WTSP, qui reste à ce jour une des régions oligotrophes parmi les moins explorées de l’océan global. Dans les eaux de surface, l’étude de la distribution, de la stoechiométrie et du devenir de la matière organique synthétisée est cruciale pour comprendre le rôle actuel et futur de la pompe biologique dans les régions oligotrophes. L’objectif principal de ce travail de thèse vise à définir les différents processus qui contrôlent la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse organique particulaire synthétisée dans la couche éclairée des eaux oligotrophes du WTSP et l’impact de la reminéralisation de cette dernière sur les propriétés biogéochimiques des eaux de la thermocline.

Pour ce faire, la première partie de ce travail de thèse est consacrée, d’une part à l’étude des processus qui contrôlent la distribution de la MOP dans les eaux de surface du WTSP fortement influencées par le processus de fixation de N₂. D’autre part, cette partie est consacrée à déterminer si la reminéralisation de cette MOP peut expliquer les fortes valeurs de N* rencontrées dans les eaux de la thermocline de cette région, ou bien si d’autres processus en sont à l’origine. Cette étude s’appuie sur les données de la campagne OUTPACE ayant eu lieu dans le WTSP, ainsi que sur les données GLODAP_v2 et sur les résultats de simulations numériques. Cette première partie vise à :

- ✓ Déterminer si la production de MOP dans le WTSP est soutenue principalement par l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂.
- ✓ Déterminer l'origine de l'apport d'azote en excès (excès de NOP, N*) dans les eaux de surface et de la thermocline du WTSP.
- ✓ Déterminer la redistribution éventuelle de l'azote en excès dans les eaux de la thermocline du Pacifique sud.

La seconde partie de ce travail de thèse est consacrée à l'étude de la dynamique saisonnière de la biomasse organique particulaire synthétisée dans les eaux de surface du WTSP. Cette étude s'appuie sur les données des trois flotteurs BGC-Argo déployés pendant la campagne OUTPACE et vise à :

- ✓ Définir les différents processus qui contrôlent les variations saisonnières des concentrations en Chla dans la couche de mélange du WTSP.
- ✓ Définir un nouveau proxy optique de la biomasse phytoplanctonique et des particules associées (PON^{opt}) à partir de la relation b_{bp} vs. NOP.
- ✓ Déterminer, à partir du PON^{opt}, les périodes et la localisation des épisodes de production nouvelle liées à la fixation de N₂ dans la couche de mélange du WTSP.

La troisième partie de ce travail de thèse est consacrée à l'étude de la production communautaire nette de biomasse organique particulaire associée au SCML située autour et en dessous de la profondeur de la couche euphotique. Cette étude s'appuie sur les données d'un des trois flotteurs BGC-Argo déployés pendant la campagne OUTPACE et vise à :

- ✓ Isoler, dans un premier temps, une période pendant laquelle le flotteur est resté dans une masse d'eau considérée comme homogène.
- ✓ Déterminer, dans cette masse d'eau considérée comme homogène et à partir des variations temporelles de la distribution verticale de Chla et de PON^{opt}, une couche d'observation adéquate correspondant au Maximum de Chla de subsurface.
- ✓ Estimer la NCP dans cette couche isolée de l'atmosphère en se basant sur les variations temporelles des concentrations en O₂ observées sur chaque surface isopycnale.

Chapitre 2

-

Matériels et méthodes

2 Matériels et méthodes

2.1 Analyse et traitement des données de la campagne OUTPACE

2.1.1 Site d'étude

La campagne océanographique « *Oligotrophy to the Ultra-oligotrophy PACific Experiment* » (OUTPACE) s'est déroulée du 18 février au 3 avril 2015, en fin de période estivale à bord du navire océanographique l'Atalante (*Moutin et al.*, 2017). Un trajet zonal de presque 4000 km a été réalisé entre 159° E et 160° W de longitude et 18° S et 22° S de latitude, de Nouméa (Nouvelle-Calédonie) à Papeete (Polynésie Française) (Figure 14).

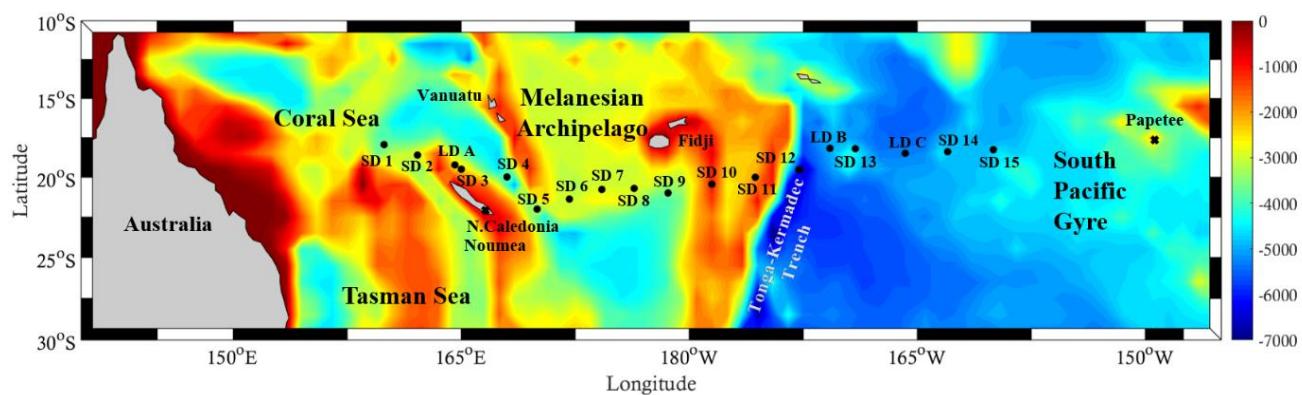


Figure 14. Localisation des stations échantillonnées lors de la campagne OUTPACE. La barre colorée représente la bathymétrie (m).

Un total de 18 stations a été échantillonné dans la partie sud de la *warm pool* (Figure 3b, Chapitre 1), le long d'un gradient d'oligotrophie : 15 stations de courte durée (SD 1 à SD 15) échantillonnées sur une durée de 8 heures et 3 stations de longue durée (LD A, LD B, LD C) échantillonnées sur une durée de une semaine. Chaque station a été échantillonnée entre la surface et 2000 dbar. Les stations situées entre SD 1 à SD 12, localisées dans le bassin de Fidji, présentent des concentrations en Chla détectables par les produits satellites de couleur de l'océan (*de Verneil et al.*, 2018). Elles sont étiquetées dans la suite de cette étude par leur localisation dans « les eaux de l'Archipel Mélanésien (MA) ». Quant aux stations situées entre SD 13 et SD 15, elles sont considérées comme faisant partie intégrante du gyre subtropical du Pacifique sud et nommées par leur localisation dans « les eaux du gyre du Pacifique sud (SPG) ». La station LD B se situe à l'est de la fosse de Tonga et fait partie géographiquement des eaux du gyre (Figure 14). Néanmoins cette dernière présente des concentrations en Chla maximales dans les eaux de surface et a donc été intégrée aux eaux de l'Archipel Mélanésien. La distinction entre les eaux de l'Archipel Mélanésien et du gyre du Pacifique sud est présentée en détail dans l'étude de *de Verneil et al.* (2018).

Tableau 2. Noms des stations (0-2000 dbar), coordonnées, et dates d'arrivée sur site échantillonné pendant la campagne OUTPACE.

Stations	CTD cast	Longitude	Latitude	Date / heure
SD 1	007	159°54,0 E	18°0,0' S	21-02-2015 20:00
SD 2	016	162°07,5 E	18°37,5' S	22-02-2015 21:45
SD 3	020	164°54' E	19°00' S	24-02-2015 03:45
LD A	067	164°41,28 E	19°12,78' S	25-02-2015 13:00
SD 4	071	168° E	20° S	04-03-2015 08:30
SD 5	075	170°S	22° S	05-03-2015 05:45
SD 6	079	172°08' E	21°22' S	06-03-2015 03:15
SD 7	083	174°16' E	20°44' S	07-03-2015 00:15
SD 8	087	176°24' E	20°06' S	07-03-2015 21:00
SD 9	091	178°39' E	20°57' S	08-03-2015 22:15
SD 10	095	178°31' W	20°28' S	10-03-2015 00:00
SD 11	099	175°40' W	19°59' S	10-03-2015 21:45
SD 12	103	172°50' W	19°29' S	11-03-2015 21:00
LD B	151	170°51,5' W	18°14,4' S	15-03-2015 12:00
SD 13	152	169°04,37 W	18°12,04 S	21-03-2015 10:30
LD C	199	165°56,38' W	18°25,15' S	23-03-2015 12:00
SD 14	210	163° W	18°25' S	30-03-2015 01:30
SD 15	213	160°W	18°16' S	31-03-2015 00:30

2.1.2 Mesures CTD

Les propriétés des masses d'eau ont été mesurées entre 0 et 2000 dbar par l'intermédiaire d'une sonde CTD (*Conductivity-Temperature-Depth*) modèle *Sea-Bird 911+*, associée à un carrousel équipé d'une rosette de 24 bouteilles Niskin® de 12 litres. Dans le cas des stations LD A, LD B, LD C, un profil toutes les trois heures a été réalisé à l'aide d'une CTD *Trace Metal Clean* modèle *Sea-Bird 911+* équipée de 24 bouteilles *Go-Flo*. Un profil supplémentaire 0-500 dbar (CTD TMC *Trace Metal Clean*) par station courte a été réalisé. Un total de 213 profils CTD a été effectué sur l'ensemble de la campagne. Chaque profil (0-2000 dbar) a été accompagné, entre autres, de prélèvements pour les mesures d' O_2 dissous, d'éléments nutritifs, de MOP et de Chla. Cette dernière a été déduite des mesures de fluorescence (unité relative) effectuées par un *Aqua Trak III* (*Chelsea Technologies Group Ltd*). Les capteurs présents sur les CTD ont permis l'obtention, entre autres, de données haute fréquence de pression (dbar), de température potentielle (°C), de salinité pratique, d'anomalie de densité (kg m^{-3}), de concentration en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$). La conversion pression (dbar)-profondeur (m) n'a pas été réalisée. Les profondeurs sont exprimées en pression dans la suite de l'étude.

2.1.3 Concentrations en oxygène

Les concentrations en O₂ dans la colonne d'eau ont été mesurées *via* un capteur électrochimique *SeabirdE43* présent sur la CTD. Le signal enregistré a été converti en concentration en O₂ *via* l'algorithme de *Owens and Millard* (1985). Des coefficients de calibration ont été déterminés après la campagne lors d'un post traitement. Les mesures des capteurs d'O₂ ont été calibrées à bord grâce à un dosage chimique des données discrètes des bouteilles par la méthode de *Winkler* (1888) modifiée par *Carpenter* (1965) et *Carritt and Carpenter* (1966) et selon le protocole décrit dans *Culberson* (1991). La détermination des concentrations d'O₂ a été effectuée en partie selon la méthode photométrique (*Williams and Jenkinson*, 1982) et en partie selon la méthode potentiométrique (Titrino 716 DMS Metrohm®). L'erreur standard (E1) associées aux concentrations en O₂ mesurées par le capteur électrochimique *SeabirdE43* présent sur la CTD est de 4.35 µmol kg⁻¹.

L'ensemble des détails relatifs à la détermination et à la calibration des concentrations en O₂ est donné à l'adresse suivante <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/outpace/outpace.php>.

2.1.4 Analyse de la matière inorganique dissoute

Les échantillons utilisés pour l'analyse de la matière minérale ont été collectés des bouteilles Niskin® dans des flacons à scintillation en polypropène de 20 mL fermés avec un bouchon en HDPE pour chaque profondeur. Après un ajout de 50 µL de HgCl₂ (20 mg L⁻¹), les échantillons ont été stockés à 4° C pour être analysés au laboratoire. Les concentrations en PO₄³⁻ et en NO₃⁻ + nitrites (NO₂⁻) ont été dosées automatiquement selon la méthode en flux continu (*Aminot and Kéroutil*, 2007) à l'aide d'un auto analyseur *SEAL Analytical AA3HR*. Les concentrations en NO₂⁻ ont été obtenues selon une méthode qui repose sur la réaction de Griess, adaptée à l'eau de mer par *Bendschneider and Robinson* (1952). Les concentrations en NO₃⁻ ont été dosées après réduction quantitative en NO₂⁻ par contact avec du cadmium amalgamé au cuivre, technique développée par *Wood et al.* (1967). L'azote inorganique dissous total correspond à la somme des NO₃⁻ + NO₂⁻ + NH₄⁺. Néanmoins les concentrations en NO₂⁻ et en NH₄⁺ sont généralement négligeables par rapport à celles en NO₃⁻ et n'ont pas été prises en compte dans la suite de cette étude. Les concentrations en PO₄³⁻ ont été obtenues selon la méthode adaptée à l'eau de mer par *Murphy and Riley* (1962), qui repose sur la formation d'un complexe phosphomolybdique à partir de la réaction entre le PO₄³⁻ et le molybdate en présence d'antimoine (*Aminot and Kéroutil*, 2007).

Les blancs ont été déterminés en posant sur la rampe de filtration un filtre GFF calciné et en l'humidifiant légèrement avec de l'eau MilliQ, avant d'avoir été mis sous vide quelques instants, puis traités et analysés comme un échantillon. La limite de quantification pour l'ensemble des sels nutritifs est de 0.05 µM. L'ensemble des données de la station SD8 n'est pas disponible.

2.1.5 Analyse de la matière organique particulaire

Les échantillons utilisés pour l'analyse de l'azote et du phosphate organique particulaire (respectivement NOP et POP) ont été collectés directement des bouteilles Niskin®. Un volume de 1.2 L a été collecté pour chaque profondeur dans des bouteilles polycarbonates et directement filtré sur des filtres pré calcinés Whatman 47 mm GF/F à 450° C pendant quatre heures. Les concentrations en NOP et en POP ont été analysées en utilisant la méthode d'oxydation humide basée sur une digestion au persulfate à 120° C (*Pujo-Pay and Raimbault, 1994*). L'azote et le PO₄³⁻ formés par oxydation ont été analysés à l'aide de l'auto analyseur *SEAL Analytical AA3HR*. Les limites de quantification des concentrations de NOP et de POP, calculées comme dix fois l'écart type de dix mesures de blancs (*Currie, 1999*) sont respectivement de 0.02 µM et de 0.001 µM.

Le carbone organique particulaire (COP) et un second jeu de données de concentrations en NOP ont été obtenus par l'intermédiaire d'un *CHN Perkin Elmer* (2400 série II, CHNS/O). Les échantillons de matière particulaire ont été collectés à partir de prélèvement des bouteilles Niskin® et, dans la mesure du possible, sur la même bouteille. Un volume d'eau de 2 L a été filtré sur des filtres Whatman GF/F 25 mm pré-calcinés pendant 4 heures sur une colonne en verre également pré calcinée à 450° C.

Le CHN est caractérisé par une première chambre de combustion chauffée à 925° C où les échantillons sont brûlés en présence d'O₂ en excès. Cette étape est à l'origine de la transformation de la matière organique contenue sur les filtres en gaz, qui sont réduits en CO₂, N₂O et H₂O dans une seconde colonne dite de réduction, chauffée à 640° C. L'étape suivante consiste à homogénéiser l'échantillon dans une colonne de mélange, chauffée à 85° C puis à séparer les différents gaz en présence. L'étape de quantification se fait par l'intermédiaire d'un détecteur à conductivité thermique, plus précisément un pont de *Wheastone*. Les résultats sont transmis directement à un ordinateur et traités dans un premiers temps par le logiciel EA2400. Les limites de quantification des concentrations de COP et de NOP, calculées comme dix fois l'écart type de dix mesures de blancs (*Currie, 1999*), sont respectivement de 4.35 µM et de 0.014 µM.

2.1.6 Calcul de l'excès d'azote inorganique dissous (N*) et organique particulaire (excès de NOP)

Les valeurs de N* ont été calculées à partir de la définition de *Hansell et al. (2004)* (Équation 24).

Équation 24

$$N^* = NO_3^- - 16 \times PO_4^{3-} (\mu M)$$

PO₄³⁻ est la concentration de « *soluble reactive phosphate* » (µM). Les quantités de NO₃⁻ et PO₄³⁻ sont liées entre elles par le rapport stœchiométrique N:P=16 déterminé par *Redfield et al. (1963)* et *Takahashi et al. (1985)*.

Dans le but de visualiser les variations du N* dans les eaux de la thermocline de la section OUTPACE, le N* a été représenté sur les surfaces isopycnales $\sigma 24.70$ et $\sigma 26.30$, correspondant respectivement aux cœurs des eaux de la thermocline supérieure et de la thermocline inférieure, observés sur le diagramme Θ-S (Figure 36a). Les données d'anomalie de densité, de NO_3^- , de PO_4^{3-} et de N* ont été interpolées linéairement entre $\sigma 24.65$ et $\sigma 24.75$ et entre $\sigma 26.25$ et $\sigma 26.35$. La moyenne et l'écart type des valeurs du N* interpolées ont été calculés pour l'ensemble des stations sur $\sigma 24.7 \pm 0.05$ et $\sigma 26.3 \pm 0.05$.

L'excès de NOP représente l'écart entre les concentrations en NOP mesurées et les concentrations calculées à partir des concentrations en POP en considérant le rapport canonique de Redfield (NOP : POP = 16 : 1). Il a été calculé de la manière suivante :

Équation 25

$$NOP_{exces} = NOP_{mesuré} - 16 \times POP_{mesuré} \ (\mu M)$$

2.1.7 Taux de fixation de diazote

Les taux de fixation de N_2 ont été mesurés en triplicatas à toutes les stations (excepté pour la station SD 13) en utilisant la méthode du traceur $^{15}\text{N}_2$ (*Montaya et al.*, 1996) adaptée et décrite par *Bonnet et al.* (2018). Les échantillons ont été collectés à partir des bouteilles Niskin® de 2.3 L en polycarbonate à 6 profondeurs (75, 54, 19, 10, 1 et 0.1 % du PAR de surface). Par la suite, 2.5 mL de $^{15}\text{N}_2$ (99 atom% ^{15}N , Eurisotop) ont été injectés dans chaque bouteille à travers un bouchon septum à l'aide d'une seringue étanche au gaz. Après 24 heures d'incubation dans des incubateurs de pont, les échantillons ont été filtrés sur des filtres Whatman 25 mm GF/F pré calcinés à 450°C pendant quatre heures. Les filtres ont été conservés dans des tubes en verre calciné (450°C , 4h) à -20°C jusqu'à la fin de la campagne, séchés à l'étuve à 60°C pendant 24 heures puis ramenés au laboratoire pour y être analysés en spectrométrie de masse selon la méthode de *Montoya et al.* (1996). La limite de détection associées aux mesures est de 0.14 nmol $\text{L}^{-1} \text{j}^{-1}$.

Dabundo et al. (2014) a reporté une potentielle contamination du stock commercial de $^{15}\text{N}_2$ avec des lots enrichis en NH_4^+ , NO_3^- et/ou NO_2^- . Néanmoins, cela n'a pas affecté nos résultats de manière significative, comme expliqué par *Caffin et al.* (2018a) dans un article du numéro spécial de OUTPACE. Dans leur étude, *Dabundo et al.* (2014) ont analysé diverses marques de $^{15}\text{N}_2$ (*Sigma, Cambridge Isotopes, Campro Scientific*) et ont montré que la marque *Cambridge Isotopes* (celle utilisée dans cette étude) contenait de faibles concentrations de contaminants $^{15}\text{N}_2$. En utilisant ce niveau de contamination, le taux de fixation potentiellement surestimé du N_2 modélisé serait compris entre un niveau indétectable et 0.02 nmol $\text{N L}^{-1} \text{j}^{-1}$. Les taux de fixation de N_2 mesurés dans notre étude étaient en moyenne d'environ 10 nmol $\text{N L}^{-1} \text{j}^{-1}$, ce qui suggère que la contamination du stock était trop faible pour affecter les résultats présentés ici. Pour vérifier cela, nous avons fait analyser les lots d'isotopes Cambridge couramment

utilisés par notre équipe dans le laboratoire de Julie Granger et Richard Dabundo. Les résultats ont confirmé que la contamination du stock de gaz $^{15}\text{N}_2$ était faible : 1.4×10^{-8} moles de $^{15}\text{NO}_3^-$ par mole de $^{15}\text{N}_2$ et 1.1×10^{-8} moles de NH_4^+ par mole de $^{15}\text{N}_2$ (*Caffin et al.*, 2018a ; <https://www.biogeosciences-discuss.net/bg-2017-468/bg-2017-468-RC1-supplement.pdf>). L'application de ce niveau de contamination à nos échantillons à l'aide du modèle décrit dans *Dabundo et al.* (2014) indique que nos taux de fixation de N_2 ne pourraient être surestimés que de 0.01 à 0.12 %, ce qui confirme que le problème de la contamination des stocks n'a pas affecté les résultats présentés ici.

2.1.8 Tests statistiques

Une analyse statistique (*Spearman's correlation*) a été faite entre les taux de fixation de N_2 et les concentrations en MOP (NOP, POP et excès de NOP). L'égalité entre les concentrations moyennes mesurées dans les eaux de l'Archipel Mélanésien et celles mesurées dans les eaux du gyre du Pacifique sud a été testée de la manière suivante : dans un premier temps, un test de *Fisher-Snedecor* a été fait entre les deux jeux de données permettant ainsi d'établir l'égalité des variances. Dans un second temps, un *Student's test* (*p-value* = 0.01) a été fait dans le cas où les variances étaient égales entre les deux jeux de données. Dans le cas contraire, un *Satterthwaite's approximate t-test* a été effectué.

2.2 Analyse et traitement des données de flotteurs *Biogeochemical-Argo*

2.2.1 Trajectoires des flotteurs

La Figure 15 présente les trajectoires relatives aux 3 flotteurs PROVOR-type Argo déployés pendant la campagne OUTPACE et identifiés sur la plateforme <ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/coriolis/> par les numéros 6901656/58/60. Dans la suite de cette étude, les flotteurs 6901656, 6901658 et 6901660 seront nommés respectivement F_A , F_B , et F_C . La période étudiée du flotteur F_A est comprise entre le 03 mars 2015 et le 27 juillet 2018 (= 1243 jours). Celle du flotteur F_B est comprise entre le 21 mars 2015 et le 13 juillet 2017 (= 846 jours) et, enfin, celle du flotteur F_C s'étend du 29 mars 2015 au 24 juillet 2018 (= 1235 jours). Le flotteur F_A a été transporté d'est en ouest sur l'ensemble de sa période d'action entre 164.46° E et 148.32° E de longitude et 19.21° S et 15.34° S de latitude. Le flotteur F_B est resté confiné entre 171.13° W et 173.76° W de longitude et entre 19.88° S et 16.44° S de latitude pendant la première année d'échantillonnage (mars 2015-avril 2016), avant d'être transporté en direction de l'ouest au nord des îles Fidji lors de la seconde année d'échantillonnage.

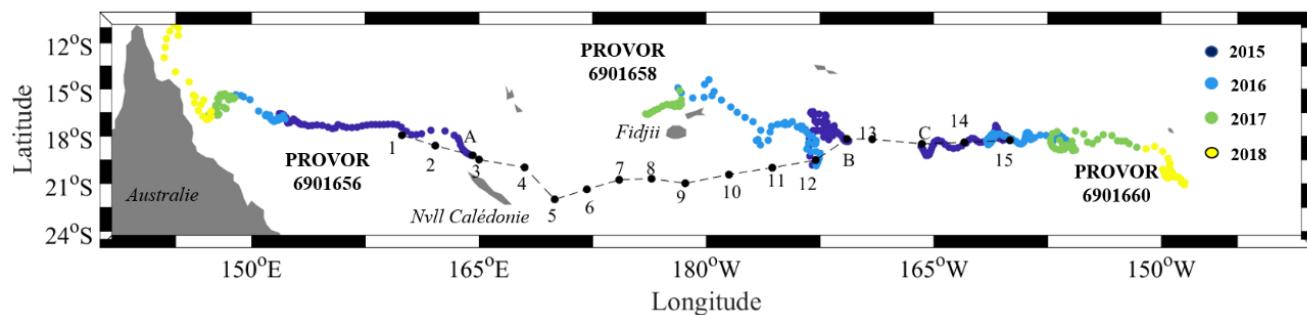


Figure 15. Trajectoires des flotteurs PROVOR-type Argo (6901656/6901658/6901660) déployés pendant la campagne OUTPACE. Le code couleur renvoie aux différentes années (marqueurs bleus foncés = 2015, bleus clairs = 2016, verts = 2017, jaune = 2018).

Contrairement à la trajectoire des flotteurs précédents, le flotteur F_C a été transporté d'ouest en est entre 165.83° W et 153.83° W de longitude lors des 3 années d'échantillonnage. Les flotteurs F_A et F_C continuent, à ce jour, d'enregistrer des données. Le flotteur F_B a arrêté de fonctionner le 13 juillet 2017. Le flotteur F_A est positionné depuis juillet 2018 en mer de Salomon (autour de 12° S de latitude), hors de notre zone d'étude et les données acquises après le 27 juillet 2018 n'ont pas été considérées.

Tableau 3. Résumé des informations relatives aux trois flotteurs PROVOR-type Argo utilisés dans cette étude.

	F_A	F_B	F_C
Numéros des flotteurs	6901656	6901658	6901660
Dates des mesures	03/03/2015 – 27/07/2018 (1243 jours)	21/03/2015 - 13/07/2017 (846 jours)	29/03/2015 - 24/07/2018 (1235 jours)
Déploiement	19.13° S/ 164.29° W	18.16° S/ 170.43° W	18.28° S/ 165.46° W
Nombre de profils	186	146	178
CTD les plus proches	CTD 067	CTD 151	CTD 199
Dates des mesures CTD	03/03/2015	20/03/2015	28/03/2015
Distance (km) entre les mesures CTD et le premier profil mesuré par les flotteurs	14.9	9.7	2.9
Paramètres utilisés dans cette étude	Latitude ; Longitude ; Temps (jours) ; Pression (dbar) ; Salinité ; Température ($^\circ$ C) ; Oxygène ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) ; Chla (mg m^{-3}) ; b_{bp} (m^{-1}) ; PAR ($\mu\text{mol Quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ;		

2.2.2 Définition des cycles et mesures

Les flotteurs utilisés dans cette étude ont permis l'acquisition de données radiométriques, physiques et biogéochimiques. Les données radiométriques sont des paramètres clés permettant d'étudier la variabilité des processus biologiques dans un contexte environnemental et de définir le statut optique des masses d'eau de surface et de subsurface de l'océan ouvert. La Figure 16 présente une représentation schématique du mode d'acquisition des données des flotteurs utilisés dans cette étude. Entre chaque profil, les flotteurs étaient stationnés à la profondeur parking de 1000 dbar suivant le protocole ARGO.

Les mesures sont faites lors de la remontée des flotteurs (occasionnellement lors de la descente), et des mesures lors des phases de parking en subsurface ont parfois eu lieu. Les données de comptage électronique sont transmises à terre par une communication Iridium fonctionnant dans les deux sens et permettant de modifier la stratégie d'échantillonnage. Dans la suite de cette étude, les profils effectués lors des phases descendantes et lors des phases de parking en subsurface ont été éliminés, seuls les profils ascendants ont été utilisés.

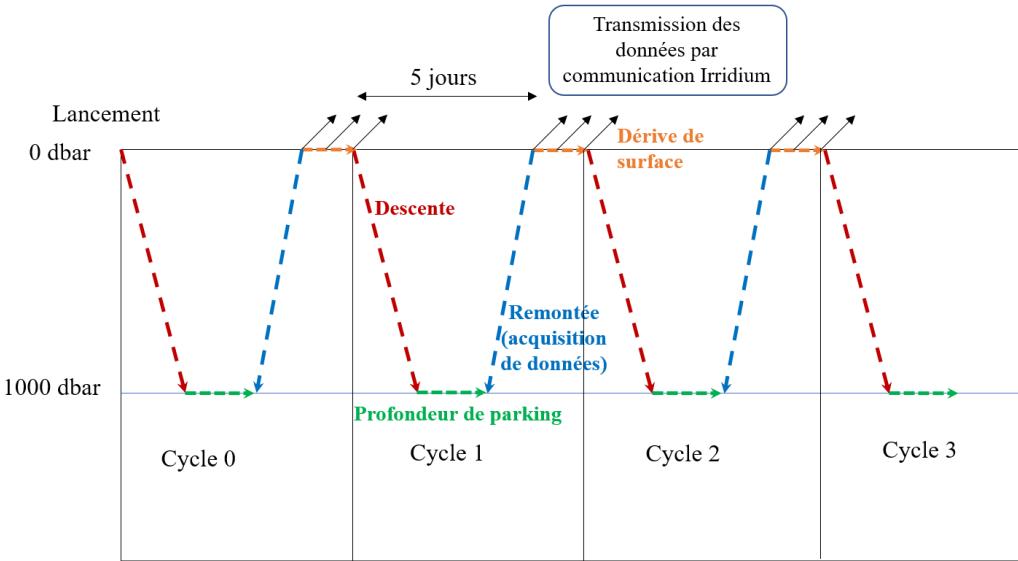


Figure 16. Représentation schématique du fonctionnement des flotteurs PROVOR-type Argo utilisés dans cette étude.

Les trois flotteurs exploités sont munis de capteurs *Seabird standart* (SBE41CP) *conductivity-temperature-depth* (CTD) (*Seabird Inc., USA*) permettant la mesure de température *in situ* ITS-90 et de salinité pratique, ainsi que de capteurs additionnels : le *WET labs Environmental Characterization Optics triplet puck* (ECO3, *Seabird Inc., USA*) qui est constitué de deux fluorimètres mesurant les fluorescences de la Chla (excitation à 470 nm - émission à 695 nm) et de la matière organique dissoute (CDOM) (excitation à 370 nm - émission à 460 nm) et d'un capteur de rétrodiffusion mesurant le b_{bp} (700 nm). L'éclairement descendant (Ed) à trois longueurs d'ondes (380, 412, 490 nm) et le *Photosynthetically Active Radiation* (PAR) sont mesurés par un radiomètre multi spectral *Satlantic OCR504*. Des mesures des concentrations en O₂ sont réalisées via un capteur optode *Aaderaa 4330* uniquement pour les flotteurs F_A et F_B. Les profils sont effectués à une fréquence de 1 à 5 jours. Les données radiométriques, telles que le PAR et l'Ed, sont collectées entre 0 et 250 dbar de profondeur avec une résolution verticale d'approximativement 1dbar. Les données physiques de température *in situ* ITS-90, de salinité pratique et biogéochimiques liées à l'O₂ sont acquises avec une résolution approximative de 1 dbar entre la surface et 240 dbar, puis avec une résolution approximative de 10 dbar entre 250 et 1000 dbar. Les données optiques de b_{bp} , de fluorescence de la Chla, et de la CDOM sont mesurées entre 0 et 1000 dbar avec une résolution approximative de 1 dbar entre la surface et 350 dbar et de 10 dbar entre 350 dbar et 1000 dbar. Un total de 5100 profils (1860 pour F_A, 1460 pour F_B, et 1780 pour F_C) a

été réalisé sur une période de trois années. Les données ont été récupérées en format netCDF et ont été traitées *via* le logiciel interactif de programmation scientifique MATLAB® (MATrix LABoratory).

2.2.3 Définition des variables dérivées

2.2.3.1 Profondeur de la couche de mélange

La couche de mélange, au sein de laquelle toutes les propriétés sont en théorie homogènes et dans laquelle on devrait retrouver une large fraction de la biomasse phytoplanctonique (*Brainerd and Gregg, 1995*), a été calculée à partir des données d'anomalie de densité. La profondeur de la couche de mélange (MLD) correspond à la profondeur à laquelle une variation d'anomalie de densité de 0.03 kg m^{-3} a été mesurée par rapport à l'anomalie de densité mesurée à un niveau de référence fixé à 10 dbar (*De Boyer et al., 2004*).

2.2.3.2 Profondeur de la couche euphotique et de la couche productive

Le PAR mesuré sous la surface (PAR_{0-}) correspond pour chaque profil à la moyenne des valeurs de PAR mesurées entre la surface et 1 dbar (Équation 26). La zone euphotique (Z_{01}) correspond à la profondeur à laquelle le PAR est réduit à 1% de PAR_0 (Encadré 4 ; Équation 27) et Z_{001} correspond à la profondeur à laquelle le PAR est réduit à 0.1% de PAR_0 . (Équation 28).

Équation 26

$$\text{PAR}_{(0-)} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{PAR}(z) \text{ avec } z \leq 1 \quad (\text{mol quanta m}^{-2} \text{ j}^{-1})$$

Équation 27

$$Z_{01} = \frac{\text{PAR}_{0-}}{100} \quad (\text{m})$$

Équation 28

$$Z_{001} = \frac{\text{PAR}_{0-}}{1000} \quad (\text{m})$$

Le coefficient d'atténuation diffuse (K_{PAR}) a été calculé entre la surface et la profondeur de la couche euphotique, de la manière suivante. Pour chaque profil, une valeur moyenne de PAR a été calculé entre 0 et 5 dbar ($\text{PAR}_{(0-5)}$) (Équation 29) et entre la profondeur de $Z_{01} - 2.5$ dbar et $Z_{01} + 2.5$ dbar ($\text{PAR}_{(Z01)}$) (Équation 30). Les valeurs de K_{PAR} pour chaque profil correspondent à la pente calculée entre les valeurs de $\text{PAR}_{(0-5)}$ et de $\text{PAR}_{(Z01)}$ (Équation 31).

Équation 29

$$\text{PAR}_{(0-5)} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{PAR}(z) \text{ avec } z \leq 5 \quad (\text{mol quanta m}^{-2} \text{ j}^{-1})$$

Équation 30

$$PAR_{(Z01)} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n PAR(z) \text{ avec } Z01 - 2.5 \leq z \leq Z01 + 2.5 \quad (\text{mol quanta m}^{-2} \text{ j}^{-1})$$

Équation 31

$$K_{PAR} = \frac{(ln PAR_{(0-5)} - ln PAR_{(Z01)})}{Z01 - 2.5} \quad (m^{-1})$$

2.2.3.3 Intégration du PAR dans la couche de mélange

L'énergie moyenne de radiation que les cellules phytoplanctoniques reçoivent en une journée a été calculée à partir des études de *D'Asaro* (2008) et *Mignot et al.* (2014), qui ont fait l'hypothèse que les cellules phytoplanctoniques effectuent une révolution complète par jour dans la ML en Atlantique Nord. Étant donné que la MLD dans le WTSP est beaucoup plus faible que dans l'Atlantique nord, il est raisonnable de faire l'hypothèse que les cellules effectuent une révolution complète en moins d'une journée dans la ML. En conséquent, l'énergie moyenne de radiation que les cellules phytoplanctoniques reçoivent en une journée a été calculée en intégrant les profils verticaux de PAR sur la profondeur de la MLD (PAR_{MLD}) selon l'Équation 32.

Équation 32

$$PAR_{(MLD)} = \frac{1}{MLD} \int_{-MLD}^0 PAR(z) \times dz \quad (\text{mol quanta m}^{-2} \text{ j}^{-1})$$

2.2.4 Contrôle qualité des différentes données

Une standardisation des procédures de traitement a été mise en place au cours des années 2000-2010 (*Johnson et al.*, 2009 ; *Wong et al.*, 2013 ; *Organelli et al.* 2016). Les données issues des flotteurs ont été transmises lors de la phase de dérive de surface. Un contrôle qualité standard (*Wong et al.*, 2013) a été directement appliqué aux données CTD. Un second contrôle qualité reposant sur le protocole BGC-Argo a été appliqué à l'ensemble des données. De manière simplifiée, des marques 1 à 4 sont assignées à chaque point de données de chaque profil vertical : « 1 » pour les « bonnes » données, « 2 » pour les données « probablement bonnes », « 3 » pour les données « probablement mauvaises », « 4 » pour les données « mauvaises », et « 5 » pour les données qui ont été corrigées du « *non-photochemical quenching* » (NPQ). Les marques 6 et 7 sont pour l'instant non utilisées, en réserve au cas pour le futur. La marque « 3 » est utilisée pour identifier les données radiométriques affectées par les nuages, les vagues et les conditions instables du ciel (*Organelli et al.*, 2016). Dans la suite de cette étude, seules les données marquées « 1 et 2 » ont été considérées comme bonnes et utilisées.

Enfin, l'ensemble des profils de tous les paramètres et de tous les flotteurs a subi un contrôle visuel. Les résultats aberrants et ceux qui sont sous- ou sur-estimés par rapport à la gamme d'acquisition des

différents capteurs ont été éliminés. Certains paramètres (b_{bp} , PAR, Chla, O₂) ont nécessité la mise en place d'étapes de calibration et de contrôles qualité supplémentaires.

2.2.5 Concentrations en chlorophylle-a

À partir de la mesure de la fluorescence de la Chla, une succession d'étapes ont été suivies afin d'obtenir les concentrations en Chla (en mg m⁻³).

Étape 1 : les mesures de fluorescence brutes de la Chla ont été converties en concentrations en Chla à partir de l'Équation 33 (Schmechtig *et al.*, 2014).

Équation 33

$$Chla = (F_{Chla} - Dark_{Chla}) \times Scale\ Chla$$

« *FChla* » correspond au signal de fluorescence de Chla mesuré par le capteur, « *Dark Chla* » se rapporte à la mesure de la fluorescence de l'eau dans l'obscurité et « *Scale Chla* » correspond à un facteur de calibration (pente de calibration de l'équation). Ces deux derniers sont fournis par le fabricant du capteur (WETLabs, 2016).

Étape 2 : la seconde étape a consisté à contrôler l'équation de calibration à partir de la dernière valeur de « *Dark Chla* » fournie, nommée « *Last Dark Chla* », et qui est considérée comme « bonne » pour la calibration. Les mesures de Chla avec une valeur de « *Dark Chla* » différente de « *Last Dark Chla* » ont été directement attribuées du marqueur 3 et n'ont pas été utilisées dans la suite de cette étude. L'ensemble de cette étape est détaillé dans (Schmechtig *et al.*, 2014). Schmechtig *et al.* (2014) soulignent le fait que 90 % des concentrations en Chla de l'océan global sont inférieures à 1 mg m⁻³. Ces auteurs ont ainsi établi qu'une concentration en Chla sera considérée comme « bonne » si elle est comprise entre -0.1 et 50 mg m⁻³. Les valeurs de concentrations en Chla ayant passées et réussies les deux étapes précédentes sont nommées *Chla_adjusted* et les fichiers bruts sont directement disponibles via la plateforme Coriolis. Après chargement de ces derniers, les données de concentrations en Chla ont nécessité des étapes de corrections supplémentaires.

Étape 3 : pour un même profil, certaines valeurs de Chla isolées sont fortement différentes des valeurs adjacentes. Dans le cas où celles-ci sont positives, les valeurs isolées différentes des valeurs adjacentes ont été conservées. Les valeurs négatives isolées différentes des valeurs adjacentes ont été supprimées (Schmechtig *et al.*, 2014).

Étape 4 : la Figure 17a, b et c présente les premiers profils verticaux de concentrations en Chla accessibles directement après les premières étapes de calibration décrites ci-dessus, respectivement pour les flotteurs F_A, F_B et F_C. La grande majorité des valeurs en Chla observées est inférieure à zéro en dessous du SCML et cela pour l'ensemble des profils verticaux. L'étape suivante a consisté à corriger ce biais. Pour chaque profil vertical, la plus profonde valeur de Chla a été soustraite à l'ensemble des

valeurs du profil ce qui a permis d'ajuster les valeurs de Chla pour qu'elles soient égales à zéro dans la couche non éclairée.

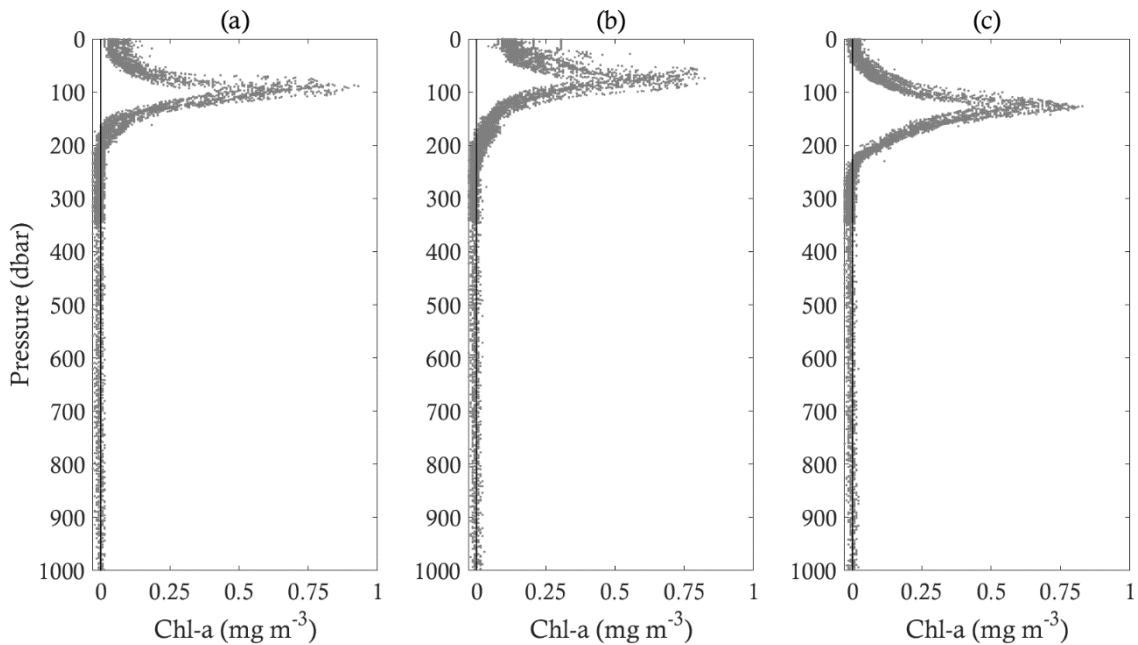


Figure 17. (a, b, c) Superposition des 15 premiers profils de concentrations en Chla (mg m^{-3}) en fonction de la pression (dbar), accessibles directement après la première étape de calibration décrite ci-dessus, respectivement pour les flotteurs F_A , F_B et F_C .

Étape 5 : les concentrations en Chla obtenues via le capteur *WET labs ECO sensors* ont été divisées par un facteur deux en accord avec les recommandations de *Roesler et al.* (2017). Les premiers profils verticaux de concentrations en Chla corrigées (lignes colorées, Figure 18) pour chaque flotteur ont été comparés aux premiers profils verticaux de concentrations en Chla non corrigées (lignes grises, Figure 18) et aux concentrations en Chla déduites de la fluorescence, mesurées par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (lignes noires, Figure 18). Les premiers profils verticaux de concentrations en Chla non corrigées sont significativement différents ($p < 0.01$, Tableau 4) des profils verticaux de concentrations en Chla mesurées par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (lignes noires, Figure 18).

Tableau 4. Résultats du test-t entre les premiers profils verticaux de concentrations en Chla non corrigées mesurés par les flotteurs F_A , F_B et F_C et les profils verticaux mesurés par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (CTD 067, 151 et 199) entre 0 et 900 dbar de profondeur, (n = nombre d'échantillons, p = p -value), (un astérisque rouge a été ajouté lorsqu'un test de *Satterthwaite* d'approximation du test-t a été effectué).

Flotteurs	Provenance des données	n	t	p
F_A	Flotteur « non corrigée » / CTD 067	613/ 613	5.9*	$p < 0.01$
F_B	Flotteur « non corrigée » / CTD 151	577/522	5.1*	$p < 0.01$
F_C	Flotteur « non corrigée » / CTD 199	554/526	8.1*	$p < 0.01$

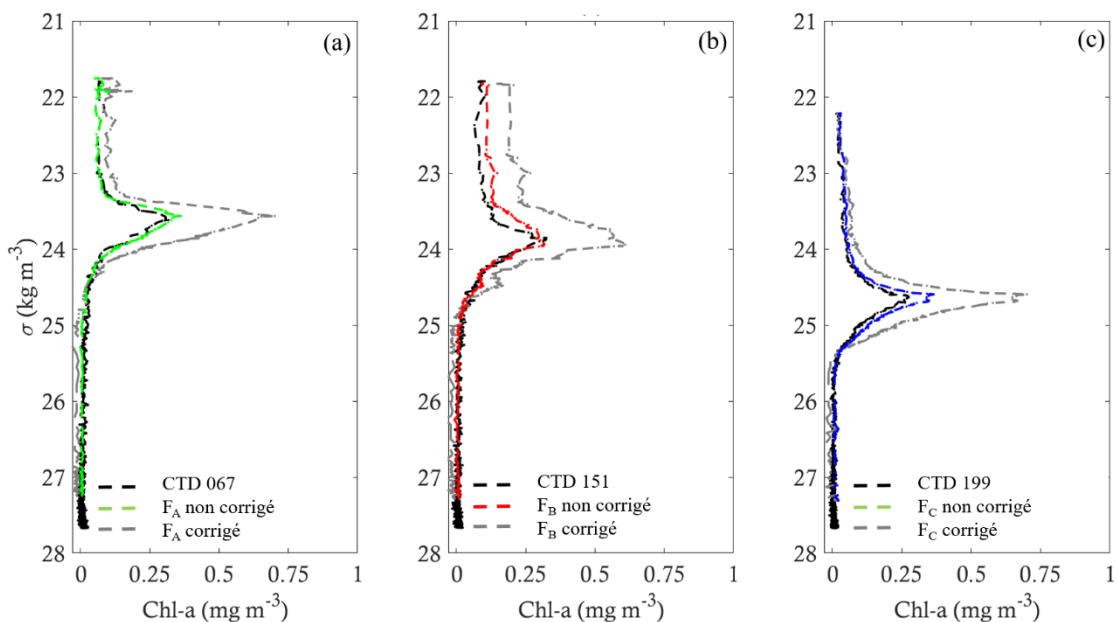


Figure 18. (a, b, c) Comparaison entre les concentrations respectives en Chla (mg m^{-3}) mesurées par les CTD 067/151/199 (lignes pointillées noires), les concentrations respectives en Chla (mg m^{-3}) non corrigées mesurées par les flotteurs $F_A/F_B/F_C$ (lignes grises) et les concentrations respectives en Chla (mg m^{-3}) corrigées, mesurées par le flotteur F_A (ligne verte)/ F_B (ligne rouge)/ F_C (ligne bleue) en fonction de l'anomalie de densité (kg m^{-3}).

Inversement, après calibration, aucune différence significative ($p > 0.01$, Tableau 5) n'a pu être observée entre les premiers profils verticaux de concentrations en Chla corrigées (lignes colorées, Figure 18) et les concentrations en Chla déduites de la fluorescence, mesurées par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (lignes noires, Figure 18)

Tableau 5. Résultats du test-t entre les premiers profils verticaux de concentrations en Chla corrigées mesurées par les flotteurs F_A , F_B et F_C et les profils verticaux mesurés par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (CTD 067, 151 et 199) entre 0 et 900 dbar de profondeur, (n = nombre d'échantillons, p = p -value), (un astérisque rouge a été ajouté lorsqu'un test de Satterthwaite d'approximation du test-t a été effectué).

Flotteurs	Provenance des données	n	t	p
F_A	Flotteur « corrigée » / CTD 067	613/ 613	1.2*	$p > 0.01$
F_B	Flotteur « corrigée » / CTD 151	577/522	0.5*	$p > 0.01$
F_C	Flotteur « corrigée » / CTD 199	554/526	1.8*	$p > 0.01$

Étape 6 : De nombreuses études ont montré qu'il existe un biais des concentrations en Chla de surface induit par le processus de « *non-photochemical quenching* » (NPQ) (Kiefer, 1973 ; Xing *et al.*, 2012 ; 2018). Ce processus correspond à un mécanisme d'acclimatation physiologique, qui se déclenche en cas de fort éclairage. Le NPQ peut induire une diminution du signal de fluorescence par unité de Chla (Behrenfeld and Boss, 2006 ; Xing *et al.*, 2012 ; 2018) et par conséquent une possible sous-estimation des concentrations en Chla. Ce processus a principalement lieu dans les eaux de surface, notamment au moment du midi solaire et son intensité diminue avec la profondeur (Xing *et al.*, 2018). Dans le cas de notre étude, la correction du NPQ a été réalisée selon le protocole Argo (Schmechtig *et al.*, 2019).

2.2.6 Coefficient de rétrodiffusion particulaire

Lorsque la lumière se propage dans l'océan, cette dernière interagit avec les molécules et les particules soit en étant absorbée. Dans ce cas l'énergie des photons est convertie par exemple en énergie chimique (ou thermique), soit par diffusion élastique (et inélastique) de photons entraînant ainsi une modification dans la direction de propagation sans (ou avec) changement dans la fréquence/énergie des photons (*Sramski et al.*, 2004).

Pour quantifier le processus de diffusion élastique et ainsi déterminer pour une longueur d'onde λ le calcul du coefficient de diffusion $b(\lambda)$, la mesure de l'intégration de la mesure du coefficient angulaire de diffusion $\beta(\theta, \lambda)$ entre les angles compris entre 0 et π est utilisée (pour plus de détails sur la mesure de $\beta(\theta, \lambda)$, voir *Mobley*, 1994 ;1995).

Équation 34

$$b(\lambda) = 2\pi \int_0^\pi \beta(\theta, \lambda) \sin \theta \, d\theta$$

En intégrant $\beta(\theta, \lambda)$ entre 0 et $\pi/2$ et entre $\pi/2$ et π , on obtient respectivement le coefficient de rétrodiffusion avant (b_f) et arrière (b_b). Comme toutes les IOP, en faisant l'hypothèse d'additivité, le b_b peut être décomposé en fonction de la rétrodiffusion de l'eau de mer pure ($b_{bw}(\lambda)$) et celle des particules en suspension ($b_{bp}(\lambda)$) pour une longueur d'onde définie (λ). Pour obtenir la mesure du coefficient de rétrodiffusion particulaire, il est nécessaire de retrancher la contribution due à la rétrodiffusion de l'eau de mer, qui peut être calculée à partir de la température et de la salinité (*Zhang et al.*, 2009).

Équation 35

$$b_{bp}(\lambda) = b_b(\lambda) - b_{bw}(\lambda)$$

Les capteurs *WETlabs ECO* associés aux flotteurs utilisés dans cette étude ont permis d'estimer le coefficient angulaire de diffusion à 124° et pour la longueur d'onde de 700 nm ($\beta_p(\theta, \lambda)$). En utilisant un facteur de conversion ($\chi = 1.076$, *Sullivan et al.*, 2013), il a été possible de relier $\beta_p(\theta, \lambda)$ au $b_{bp}(\lambda)$.

Équation 36

$$b_{bp}(\lambda) = 2\pi\chi (\beta_p(\theta, \lambda) - \beta_{sw}(\theta, \lambda)) \quad (\text{m}^{-1})$$

2.2.7 Estimation des concentrations en NOP et POP

Des proxys optiques du NOP et du POP (nommés dans la suite de cette étude PON^{opt} et POP^{opt} , respectivement) ont été estimés à partir des valeurs de b_{bp} . Une régression linéaire a été effectuée entre les données de b_{bp} du premier profil mesuré pour chaque flotteur et les données en NOP et POP, mesurées

sur les profils CTD-rosette les plus proches dans le temps et l'espace (Tableau 3). La régression linéaire comprend uniquement les données mesurées entre 0 et 150 dbar. Malgré la proximité immédiate entre les mesures CTD et les premiers profils enregistrés par les flotteurs, la comparaison de l'anomalie de densité entre les mesures CTD et les premiers profils enregistrés entre la surface et 200 dbar a montré des variations de profondeur des isopycnnes comprises entre 2 et 26 dbar pour le couple LDA/F_A, entre 2 et 16 dbar pour le couple LDB/F_B, et entre 1 et 10 dbar pour le couple LDC/F_C (Figure 19).

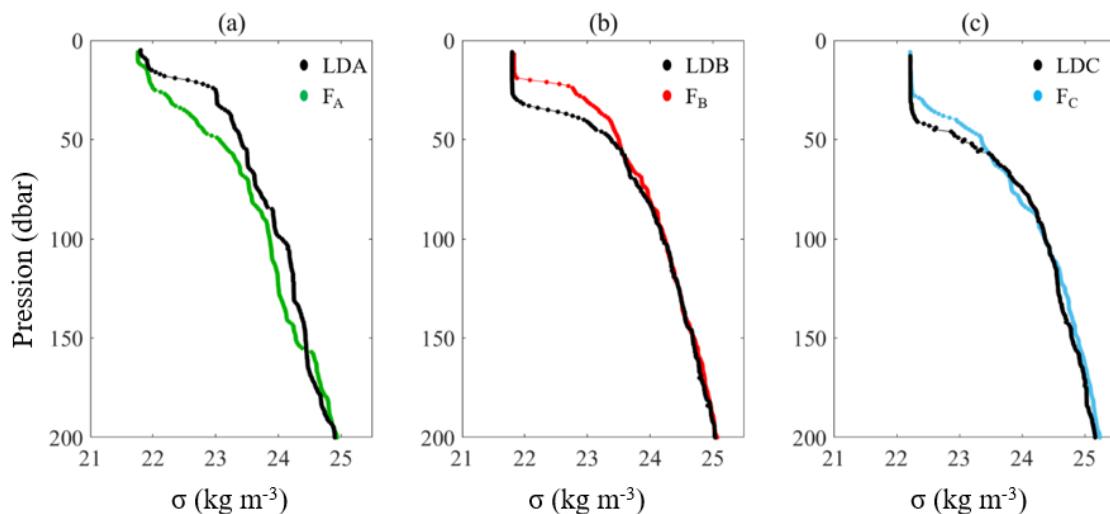


Figure 19. (a) Comparaison de l'anomalie de densité (kg m^{-3}) entre le premier profil enregistré par le flotteur F_A et le profil de la CTD 067, (b) par le flotteur F_B et la CTD 151, (c) par le flotteur F_C et la CTD 199.

Ces variations de profondeur ont pu être attribuées à l'effet des ondes internes observées dans cette région (Bouruet-Aubertot *et al.*, 2018) et pourraient induire un biais significatif sur les valeurs de PON^{opt} et POP^{opt} estimées lors de l'association données bouteilles/valeurs de b_{bp} à une profondeur donnée. Dans le but de réduire l'effet des ondes internes pouvant affecter l'adéquation entre les données *in situ* et les données de b_{bp}, chaque donnée bouteille a été associée à une valeur de b_{bp} en fonction de l'anomalie de densité. La différence d'anomalie de densité entre les données bouteilles et les valeurs de b_{bp} associées est inférieure à 0.005 kg m^{-3} .

2.2.8 Concentrations en oxygène

2.2.8.1 Dérive du capteur en fonction du temps

La première étape de cette calibration a consisté à vérifier une éventuelle dérive de l'optode en fonction du temps. La saturation en O₂ de l'ensemble des profils a été calculée et les résultats ont montré que la saturation en O₂ de surface variait autour d'une valeur moyenne ($\approx 4.6 \text{ ml L}^{-1}$). Aucune tendance à l'augmentation ou à la diminution en fonction du temps n'a été observée, soulignant ainsi l'absence de dérive du capteur (Figure 20).

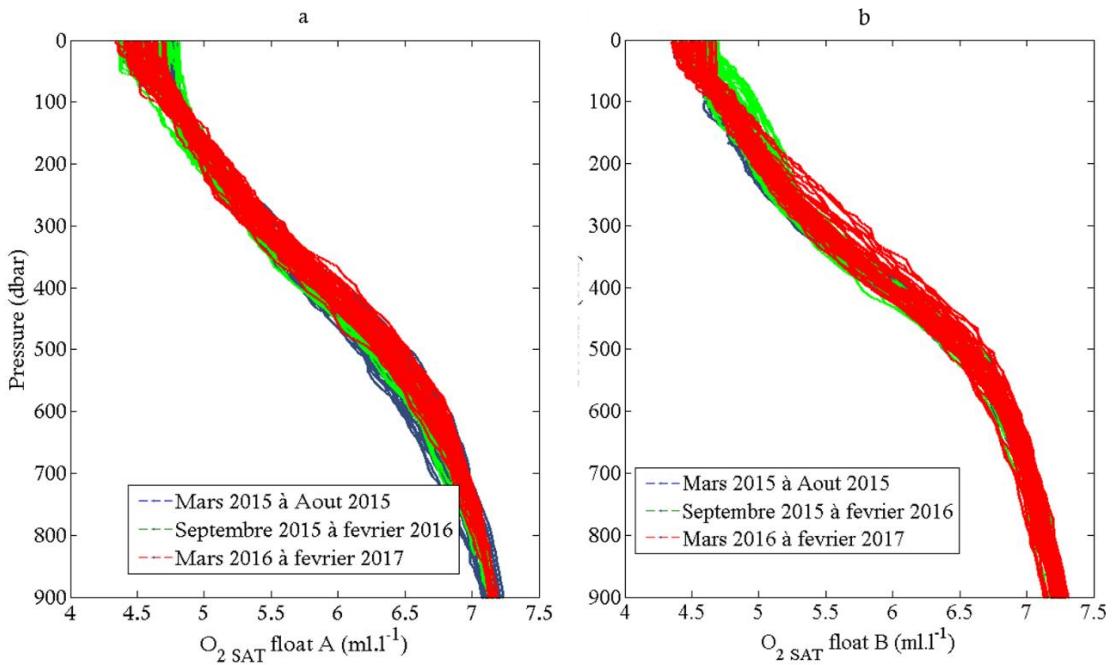


Figure 20. Concentration à saturation en O_2 (ml L^{-1}) pour l'ensemble des profils mesurées par (a) le flotteur F_A et (b) par le flotteur F_B en fonction de la pression et du temps.

2.2.8.2 Interpolation et calibration des concentrations

Les données de température, de salinité et d'anomalie de densité ont été mesurées avec un pas d'échantillonnage vertical différent de celui des données en O_2 . Dans le but de pouvoir tracer les données en O_2 en fonction de l'anomalie de densité et de pouvoir ainsi visualiser et éliminer les effets éventuels dus aux ondes internes, les données d' O_2 , de température, de salinité et d'anomalie de densité ont été interpolées linéairement sur une grille régulière avec un pas de 1 dbar. La Figure 21 montre une bonne concordance entre l'allure générale des profils d' O_2 mesurés par les flotteurs et ceux mesurés par les CTD les plus proches dans le temps et l'espace (Tableau 3).

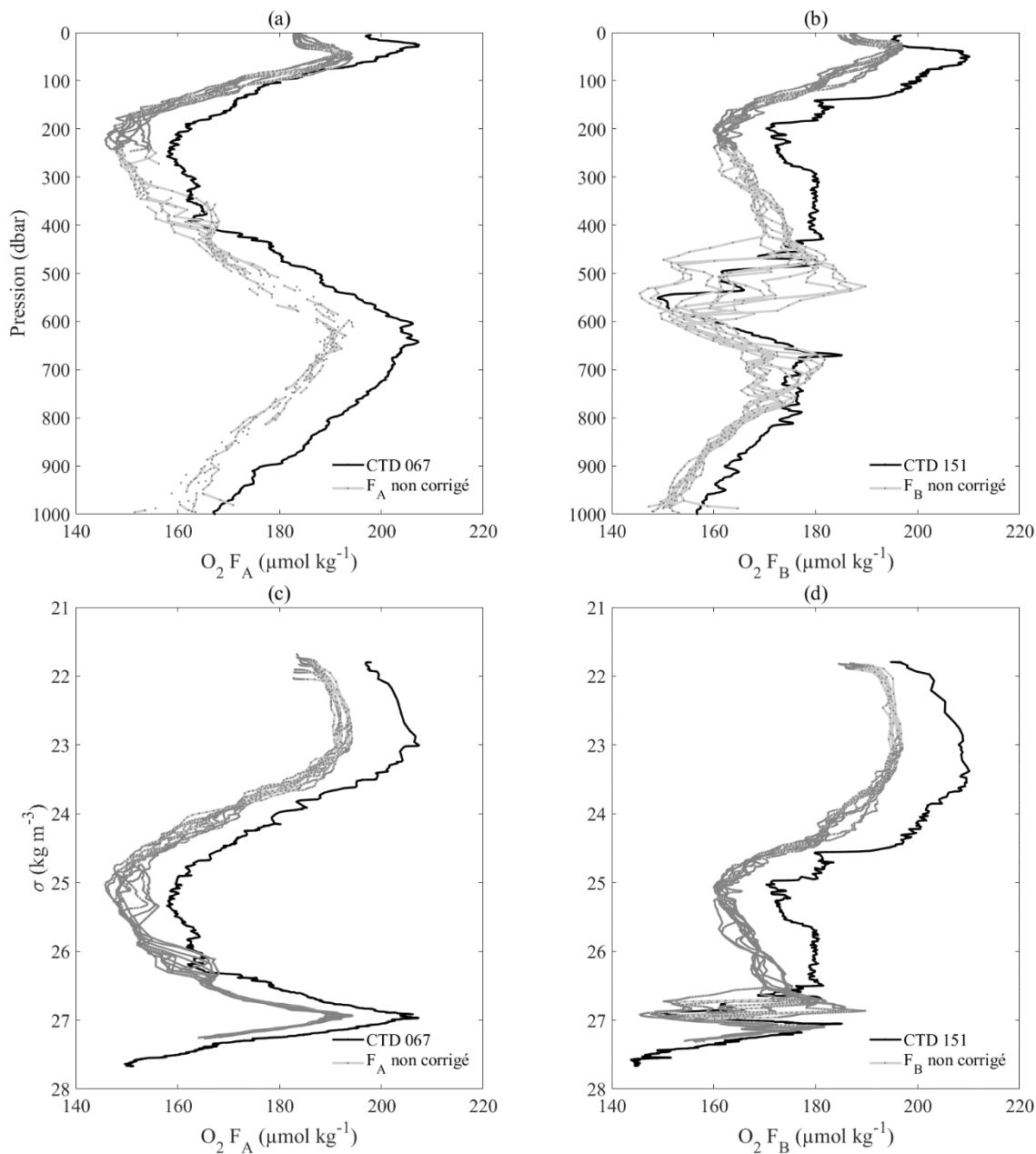


Figure 21. (a) et (b) Concentrations en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) en fonction de la pression (dbar) respectivement pour les flotteurs F_A et F_B , (c) et (d) idem en fonction de l'anomalie de densité (kg m^{-3}), (lignes grises = dix premiers profils mesurés par les flotteurs, lignes noires = profils mesurés par les CTD).

Néanmoins, les concentrations mesurées par les flotteurs sont sous estimées d'approximativement 10 à 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ par rapport aux données observées généralement dans cette région. Dans le but de remédier à ce décalage, une régression linéaire a été effectuée entre les données en O_2 du premier profil mesuré pour chaque flotteur et les données en O_2 mesurées lors des profils CTD les plus proches dans le temps et l'espace. Les données en O_2 des stations CTD 067 (station LDA) et 151 (station LDB) (cf. Figure 15 pour la localisation des stations) ont été utilisées respectivement pour la calibration des flotteurs F_A et F_B . Dans le but d'éliminer les variations d' O_2 liées aux variations des propriétés de la couche de mélange et des échanges air-mer qui en résultent, les données au-dessus de la profondeur de la MLD n'ont pas été prises en compte dans la régression linéaire.

Lorsque l'ensemble des profils (40-900 dbar) est pris en compte dans la régression linéaire entre les concentrations mesurées avec les flotteurs et avec les bouteilles Niskin, une pente de 1.12 et de 1.07 a été observée respectivement pour les flotteurs F_A et F_B. Le coefficient de détermination est de 0.90 pour le flotteur F_A et de 0.57 pour le flotteur F_B (Figure 22).

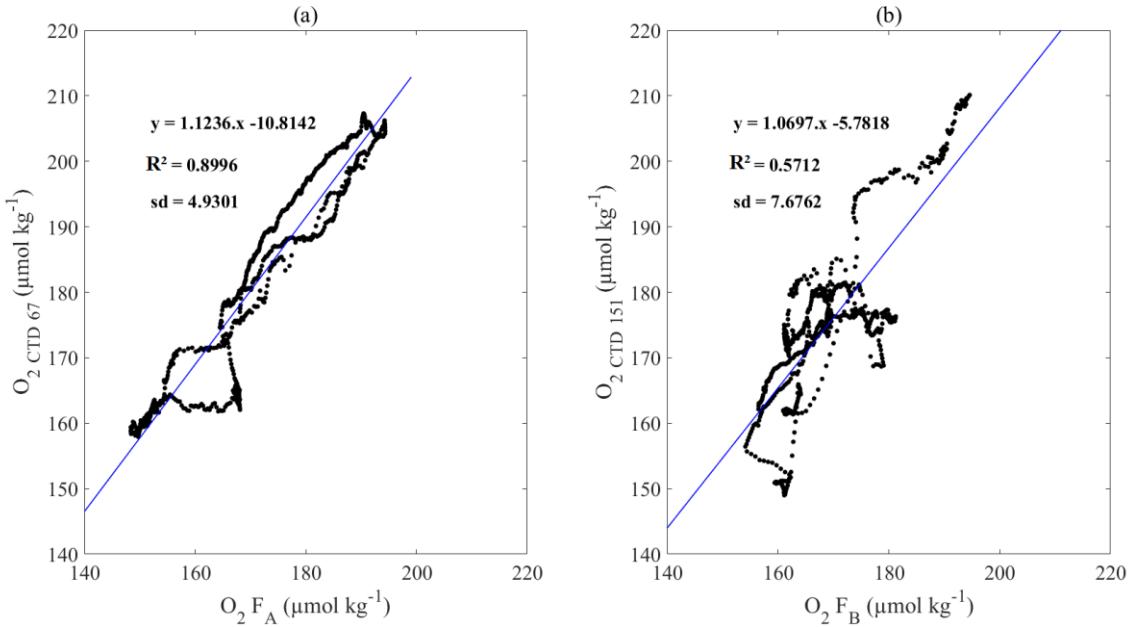


Figure 22. Régression linéaire (a) entre les concentrations en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées par le flotteur F_A et la CTD067 (station LD A), (b) mesurées par le flotteur F_B et la CTD 151 (station LD B), entre la profondeur de la MLD et 900 dbar.

En prenant en compte uniquement les données enregistrées avec une fréquence d'échantillonnage verticale de 1 dbar, c'est à dire les données entre la MLD et 250 dbar, une pente de 0.98 et de 1.05 est observée respectivement pour les flotteurs F_A et F_B, accompagnée d'une meilleure co variance ($R^2 = 0.98$ et 0.94 respectivement pour les flotteurs F_A et F_B) (Figure 23a, b).

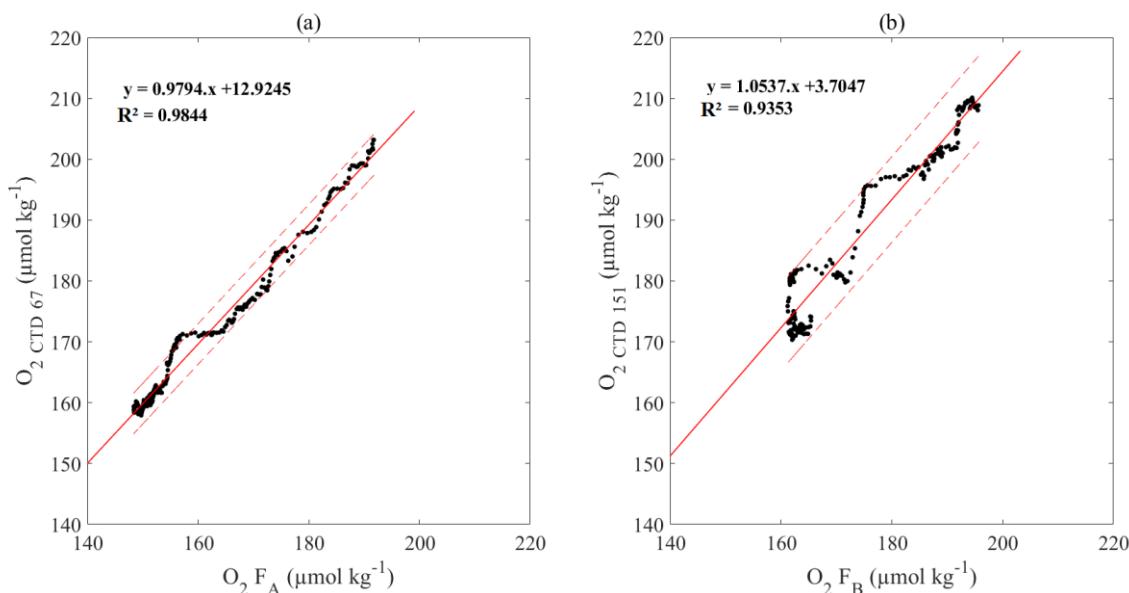


Figure 23. Régression linéaire (ligne rouge) (a) entre les concentrations en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées par le flotteur F_A et la CTD067 (station LD A), (b) mesurées par le flotteur F_B et la CTD 151 (station LD B), calculée avec un intervalle de prédiction de 95 % (ligne rouge pointillées), entre la profondeur de la MLD et 250 dbar.

De ce fait, seules les données comprises entre la profondeur de la MLD et 250 dbar ont été prises en compte dans le calcul de la régression linéaire et de l'algorithme d'ajustement qui en a découlé. Les données en O_2 des flotteurs F_A et F_B ont été ajustées à partir des régressions linéaires selon le calcul suivant :

Équation 37

$$[O_2]_{F_A \text{ corrigé}} = 0.979 \times [O_2]_{F_A} + 12.925 \quad (\mu\text{mol kg}^{-1})$$

Équation 38

$$[O_2]_{F_B \text{ corrigé}} = 1.054 \times [O_2]_{F_B} + 3.708 \quad (\mu\text{mol kg}^{-1})$$

L'estimation de l'écart type de l'erreur des concentrations en O_2 corrigées (sd) est de $\pm 1.671 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $\pm 3.523 \mu\text{mol kg}^{-1}$ respectivement pour les flotteurs F_A et F_B . Dans la suite de cette étude, ces marges d'erreurs liées à la calibration ont été appliquées au calcul des différents paramètres estimés à partir des concentrations en O_2 .

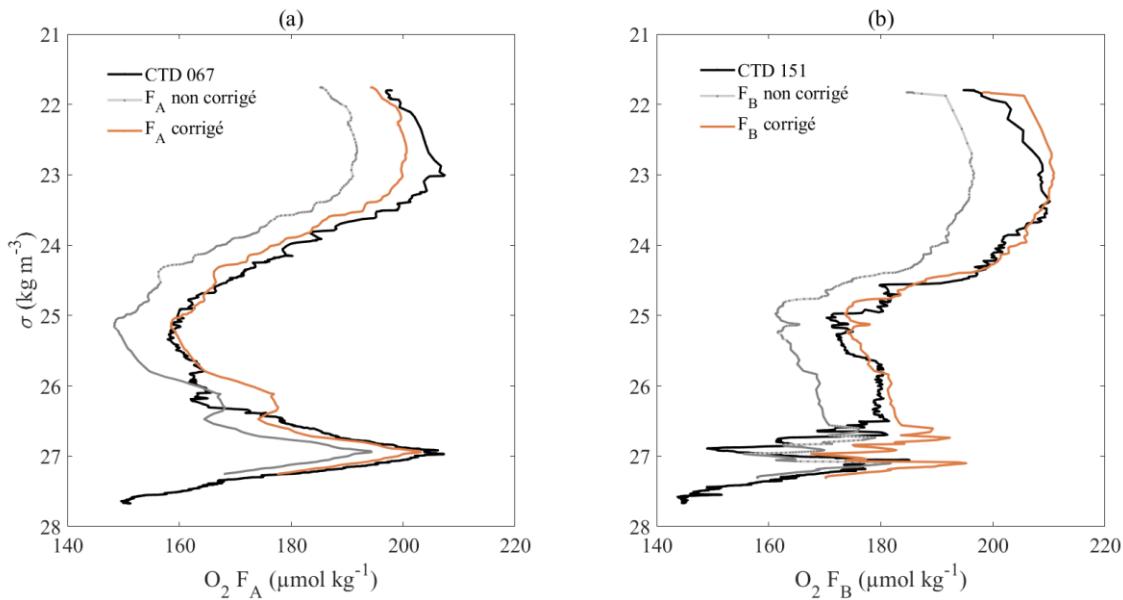


Figure 24. (a) Comparaison entre les concentrations en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées par la CTD 067 (ligne noire), les concentrations non corrigées (ligne grise) et corrigées (ligne orange) mesurées par le flotteur F_A , (b) comparaison entre les concentrations en O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées par la CTD 151 (ligne noire), les concentrations non corrigées (ligne grise) et corrigées (ligne orange) mesurées par le flotteur F_B .

Les données non corrigées et corrigées sont disponibles sur la base de données suivantes : <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/outpace/>.

2.2.9 Calcul de la production communautaire nette

À partir des données du flotteur F_A et en se basant sur la méthode proposée par *Riser and Johnson* (2008), un taux d'accumulation d' O_2 , équivalent à une estimation de la NCP, a été calculé dans une masse d'eau homogène (cf. Section 5.2, Chapitre 5 pour les détails) entre juillet 2016 et janvier 2017, sous la MLD pour éviter l'influence des échanges air-mer d' O_2 . De plus, afin de ne pas avoir à considérer l'effet des ondes internes observées dans cette région (*Bouruet-Aubertot et al.*, 2018), les concentrations d' O_2 n'ont pas été représentées en fonction de la profondeur, comme c'est le cas dans *Riser and Johnson* (2008), mais sur chaque isopycne entre la profondeur de la couche de mélange ($\sigma 23.3$) et celle de production ($\sigma 24.9$). La NCP a été calculée à partir de la pente de la régression linéaire entre les concentrations en O_2 mesurées sur chaque isopycne et le temps (en jours).

2.2.10 Estimation des concentrations en NO_3^- et PO_4^{3-} : utilisation de CANYON-B

2.2.10.1 Présentation de CANYON-B

Les flotteurs utilisés dans cette étude ne possèdent pas de capteurs d'éléments nutritifs. Une alternative permettant d'obtenir une estimation des concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} est l'utilisation d'un réseau de neurones artificiels. Ces derniers sont des procédures de régressions multiples, non linéaires,

flexibles, permettant de mimer les systèmes biologiques. Les réseaux de neurones, sans entrer dans le détail du formalisme mathématique, ont été utilisés parallèlement à l'essor du calcul informatique dans les années 80-90 (*Hopfield*, 1982 ; *Rumelhart et al.*, 1988) notamment dans les domaines de l'écologie et des bio statistiques, mais également en océanographie avec l'estimation, entre autres, de la pCO₂ dans l'océan Atlantique nord (*Telszewski et al.*, 2009).

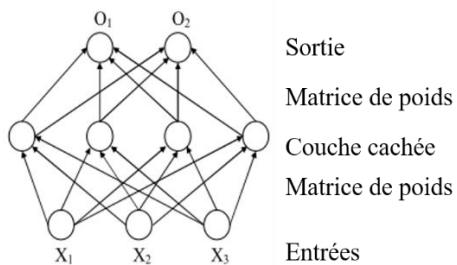


Figure 25. Architecture d'un réseau de neurones avec trois paramètres d'entrée (X₁, X₂ et X₃), quatre neurones cachés et deux paramètres de sortie (O₁ et O₂), (image tirée et modifiée de *Chung-Min*, 2006).

Dans cette étude, les concentrations en NO₃⁻ et PO₄³⁻ ont été estimées dans un premiers temps à partir d'un réseau de neurones artificiels (CANYON : *Carbonate system and Nutrients concentration from hydrological properties and Oxygen using a Neural-network-layer*) développé par *Sauzede et al.* (2017). Ce dernier fonctionne à partir de 7 paramètres d'entrées (longitude, latitude, année, pression, température, salinité et concentrations en O₂), deux couches cachées, qui permettent après calcul d'estimer les valeurs « les plus probables » de 7 paramètres de sortie (NO₃⁻, PO₄³⁻, pCO₂, pH, SiOH₄, DIC et alcalinité).

Néanmoins, au cours de ce travail de thèse, le réseau de neurone CANYON a subi certaines améliorations/modifications pour devenir CANYON-B. Cette seconde version est détaillée dans l'étude de *Bittig et al.* (2018). Cette seconde version reprend une architecture similaire à celle de CANYON mais se base sur une approche Bayésienne, avec une modification des étapes d'entraînement. La formation d'un réseau de neurones bayésien individuel fournit une estimation de l'incertitude avec une contribution du bruit intrinsèque des données cibles, σ_{noise}, et une autre provenant des distributions des poids du réseau et de leur incertitude de poids respective, σ_{WUi}. L'utilisation de CANYON-B permet donc de donner une estimation de l'incertitude pour chaque point de données obtenues. Le détail du calcul des incertitudes liées aux paramètres de sortie est donné dans *Bittig et al.* (2018). Dans un second temps, les concentrations en NO₃⁻ et PO₄³⁻ ont donc été estimées à nouveau à partir de la seconde version du réseau de neurone CANYON-B (*Bittig et al.*, 2018).

Le code informatique MATLAB a été téléchargé à l'adresse suivante :

<https://github.com/HCBScienceProducts/>.

Dans notre étude, les résultats calculés à partir de CANYON-B ont nécessité la mise en place d'étapes de calibration et de validation présentées sur la Figure 26 ci-dessous.

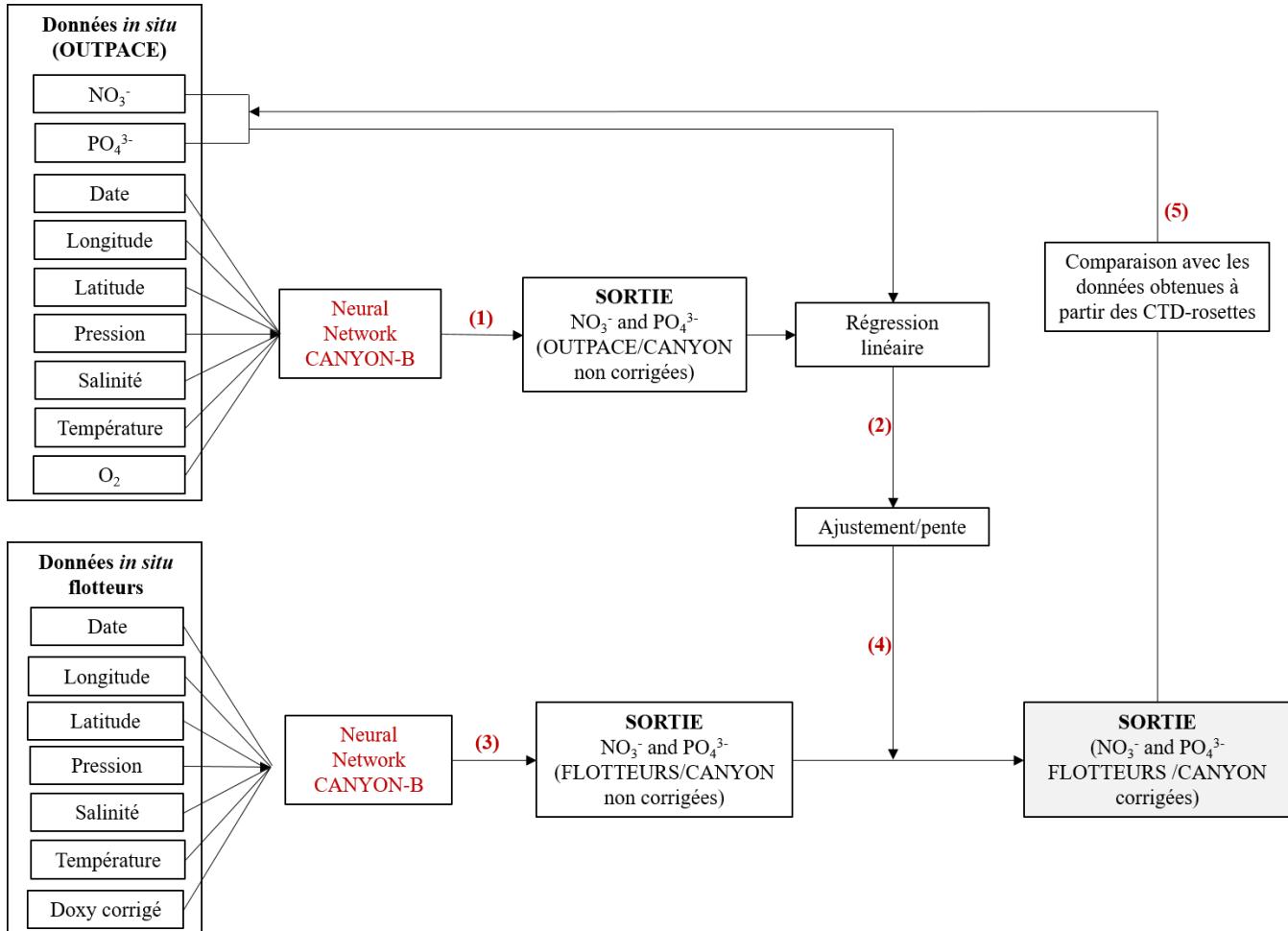


Figure 26. Représentation schématique du traitement des données permettant l'obtention des concentrations en éléments nutritifs estimées à partir du réseau de neurones CANYON-B.

2.2.10.2 Application aux données OUTPACE

- **Comparaison des données OUTPACE avec les estimations CANYON-B**

La première étape consiste à estimer des NO₃⁻ et en PO₄³⁻ à partir de données *in situ* mesurées lors de la campagne OUTPACE (Étape 1, Figure 26). Les concentrations en NO₃⁻ et PO₄³⁻ sont estimées via l'algorithme CANYON-B à partir des paramètres d'entrée qui sont : la longitude, latitude, l'année, la pression, la température, la salinité et les concentrations en O₂ mesurées *in situ* pour l'ensemble des 18 stations échantillonnées pendant la campagne OUTPACE. Les concentrations en NO₃⁻ et en PO₄³⁻ obtenues sont nommées respectivement NO₃⁻ (OUTPACE/CANYON non corrigées) et PO₄³⁻ (OUTPACE/CANYON non corrigées).

D'un point de vue général, il existe une bonne concordance entre l'allure générale des profils de concentrations estimées et les concentrations mesurées *in situ* (Figure 27). Les concentrations en éléments nutritifs sont faibles dans la couche de surface et augmentent progressivement dans les eaux de la thermocline. Cependant les concentrations, particulièrement en NO₃⁻ (OUTPACE/CANYON non corrigées),

sont fortement surestimées au-dessus de l'isopycne 23.5 avec des valeurs pouvant atteindre $0.20 \mu\text{mol kg}^{-1}$ (cf. zoom sur la Figure 27a), alors que les mesures *in situ* montrent que les concentrations en NO_3^- sont toutes en dessous de la limite de quantification ($<0.05 \mu\text{mol kg}^{-1}$, ligne rouge sur la Figure 27). De plus un léger décalage est observé sur toute la colonne d'eau entre les deux jeux de données.

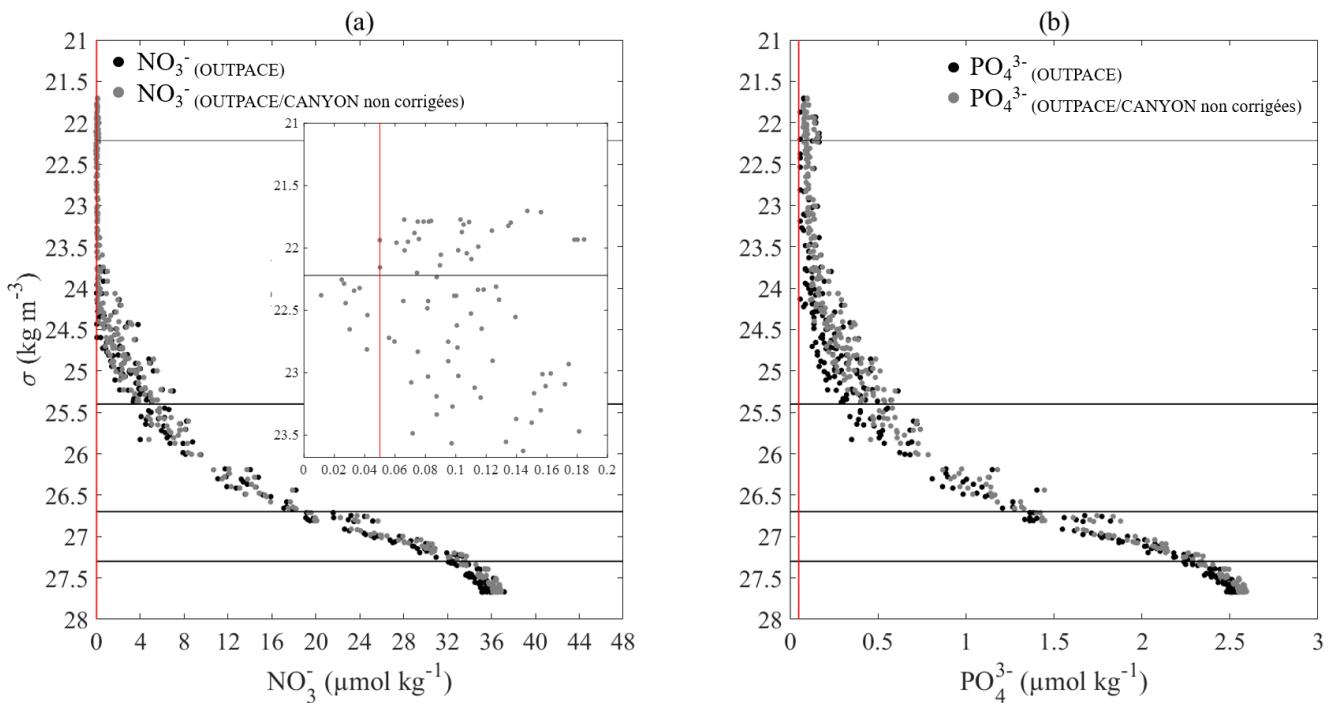


Figure 27. (a) Profils des concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON non corrigées) ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées à partir de CANYON-B (marqueurs gris) et des concentrations en NO_3^- ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées *in situ* lors de la campagne OUTPACE (marqueurs noirs), (b) idem pour le PO_4^{3-} . La ligne verticale rouge représente la limite de quantification ($= 0.05 \mu\text{mol kg}^{-1}$).

▪ Ajustement des données CANYON-B

Une régression linéaire a été effectuée entre les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON non corrigées) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON non corrigées) estimées et les concentrations mesurées *in situ* lors de la campagne OUTPACE (Étape 2, Figure 26). Les données en NO_3^- mesurées lors de la campagne OUTPACE, qui sont en dessous de la limite de quantification n'ont pas été prise en compte dans la régression linéaire et par conséquent dans l'ajustement des estimations. La Figure 28 montre une forte corrélation ($R^2 = 0.99$) entre les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON non corrigées) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON non corrigées) estimées et les concentrations mesurées *in situ*, une pente de 0.99 et une ordonnée à l'origine négative, marqueur d'une légère surestimation des concentrations estimées sur toute la colonne d'eau par rapport aux données bouteilles (Figure 28).

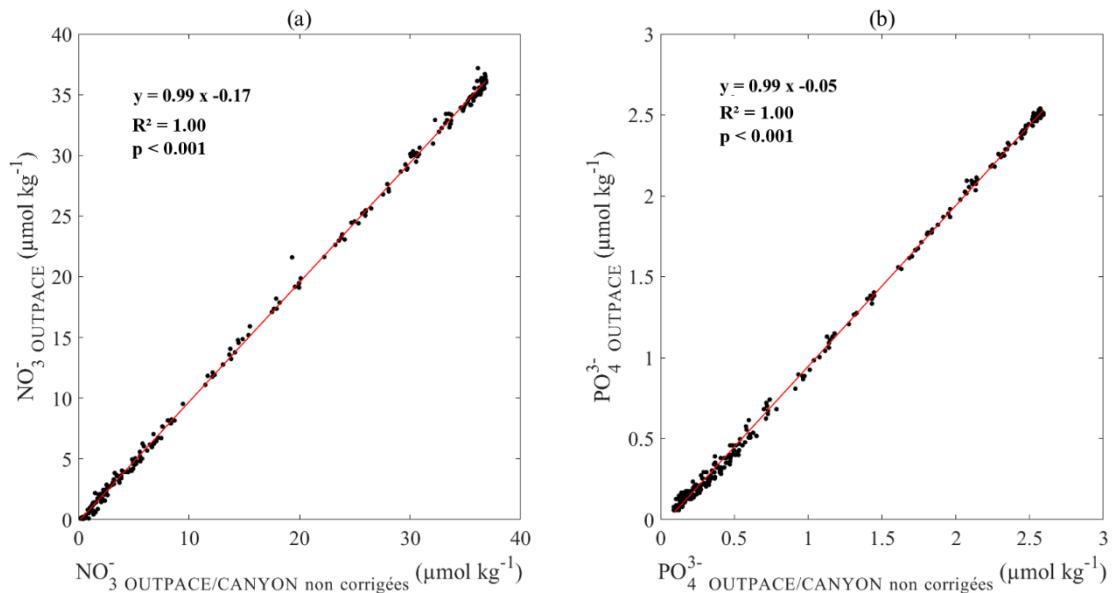


Figure 28. Régression linéaire entre (a) les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON non corrigées) ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées à partir de CANYON-B et les concentrations en NO_3^- ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées lors de la campagne OUTPACE, (b) entre les concentrations en PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON non corrigées) ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées à partir de CANYON-B et les concentrations en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées lors de la campagne OUTPACE.

Les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON non corrigées) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON non corrigées) estimées à partir des données *in situ* de la campagne OUTPACE sont ajustées à partir de la droite de régression linéaire selon les calculs suivants :

Équation 39

$$\text{NO}_3^- \text{ OUTPACE/CANYON corrigées} = 0.99 \times \text{NO}_3^- \text{ OUTPACE/CANYON non corrigées} - 0.17$$

Équation 40

$$\text{PO}_4^{3-} \text{ OUTPACE/CANYON corrigées} = 0.99 \times \text{PO}_4^{3-} \text{ OUTPACE/CANYON non corrigées} - 0.05$$

De ce calcul, il résulte les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON corrigées) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON corrigées) estimées. Les concentrations estimées non corrigées et corrigées ont été comparées aux concentrations *in situ* mesurées lors de la campagne OUTPACE via l'utilisation de paramètres statistiques qui sont :

- (a) L'erreur relative (Δ)
- (b) L'erreur quadratique moyenne (RMSE)
- (c) L'erreur de pourcentage relatif (RPD)
- (d) L'erreur moyenne absolue (MAE)
- (e) La différence moyenne absolue de pourcentage (ADP)

Équation 41

$$\Delta NO_3^- = NO_3^- (\text{OUTPACE/CANYON corrigées}) - NO_3^- \text{ OUTPACE}$$

Équation 42

$$\Delta PO_4^{3-} = PO_4^{3-} (\text{OUTPACE/CANYON corrigées}) - PO_4^{3-} \text{ OUTPACE}$$

Équation 43

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N (C^\circ \text{ CANYON}(i) - C^\circ \text{ OUTPACE}(i))^2}$$

Équation 44

$$MAE = \frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N |C^\circ \text{ CANYON}(i) - C^\circ \text{ OUTPACE}(i)|$$

Équation 45

$$RPD = \frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N \left(\frac{C^\circ \text{ CANYON}(i) - C^\circ \text{ OUTPACE}(i)}{C^\circ \text{ OUTPACE}(i)} \right) \times 100$$

Équation 46

$$APD = \frac{1}{N} \times \sum_{i=1}^N \left| \frac{C^\circ \text{ CANYON}(i) - C^\circ \text{ OUTPACE}(i)}{C^\circ \text{ OUTPACE}(i)} \right| \times 100$$

Les Figures 29a et b présentent une comparaison entre les profils de NO_3^- et de PO_4^{3-} mesurés pendant la campagne OUTPACE (marqueurs noirs) et les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON corrigés) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON corrigés) (marqueurs orange). Les résultats montrent une bonne adéquation entre les concentrations en NO_3^- (OUTPACE/CANYON corrigés) et PO_4^{3-} (OUTPACE/CANYON corrigés) et les concentrations mesurées *in situ*, ainsi qu'une réduction notable des différences entre les deux jeux de données. Les concentrations en NO_3^- sont après ajustement majoritairement en dessous de la limite de quantification au-dessus de l'isopycne $\sigma 23.5$ et une réduction notable des différences entre les deux jeux de données est observée. Les résultats des calculs statistiques décrits ci-dessus sont reportés dans le Tableau 6 et permettent de donner une information sur la performance et les incertitudes liées à l'utilisation des estimations de nutriments et de l'algorithme d'ajustement proposé dans cette étude.

Cette réduction notable des différences est confirmée par les résultats de l'analyse statistique effectuée : Les valeurs de RMSE et de MAE diminuent notablement après correction des concentrations estimées avec une RMSE qui passent de 0.6 à 0.4 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ et de 0.06 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ à 0.03 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ respectivement pour les concentrations en NO_3^- et PO_4^{3-} . Les valeurs de MAE sont de 0.5 et 0.06 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ avant correction et diminuent pour atteindre 0.3 et 0.03 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ respectivement pour les concentrations en NO_3^- et PO_4^{3-} . L'utilisation d'un simple algorithme d'ajustement a permis de réduire la dispersion et donc d'augmenter la précision des concentrations estimées, de diminuer les écarts moyens avec les données *in situ* et donc d'augmenter la fidélité et la justesse des concentrations estimées.

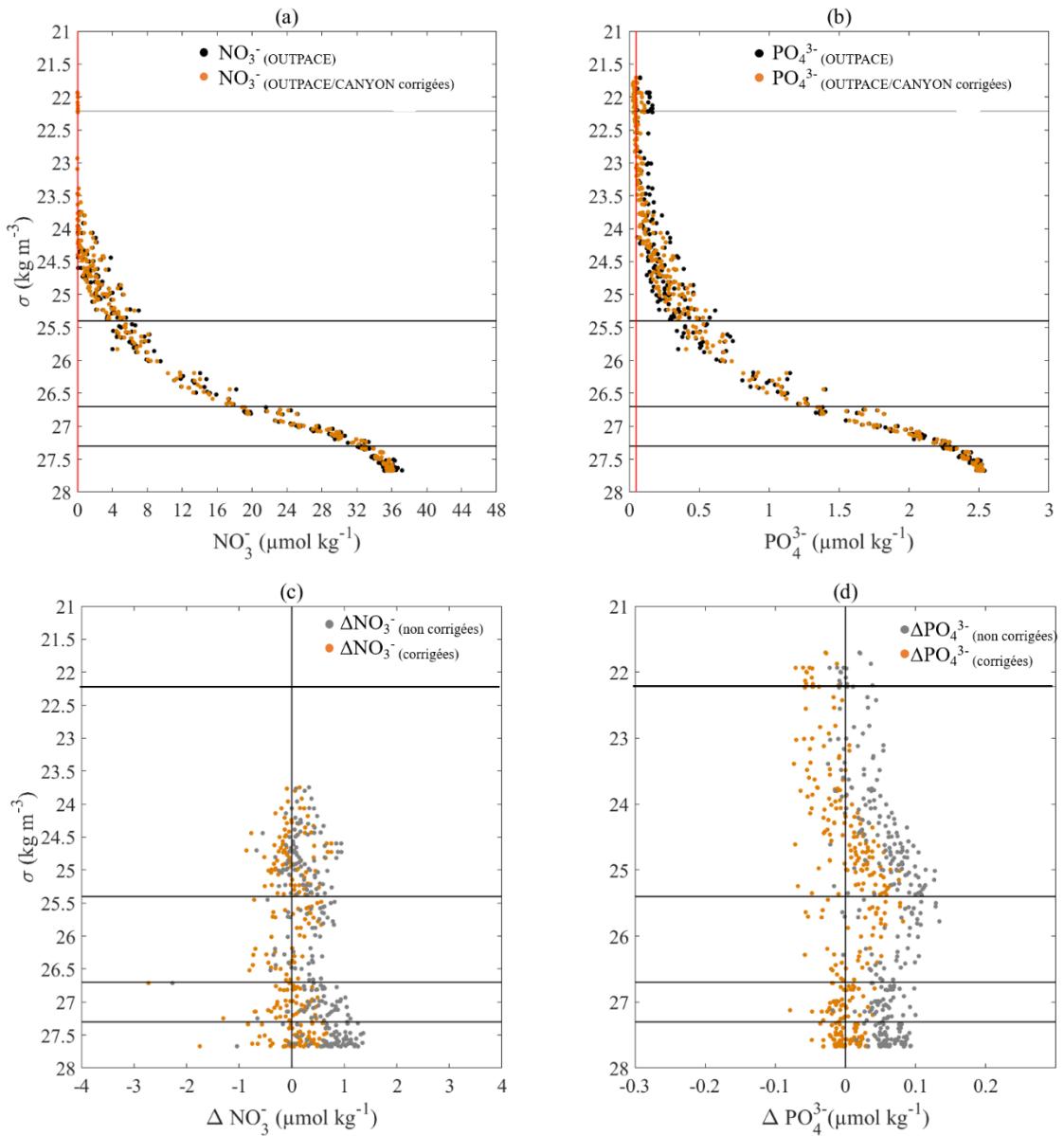


Figure 29. (a et b) Profils respectifs des concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées/corrigées à partir de CANYON-B (marqueurs orange) et les concentrations en NO_3^- ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées lors de la campagne OUTPACE (marqueurs noirs), (c et d) différence respectives entre les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées/non corrigées (marqueurs gris) et estimées/corrigées (marqueurs oranges) à partir de CANYON-B et les concentrations en NO_3^- ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) mesurées lors de la campagne OUTPACE.

Tableau 6. Paramètres statistiques calculés pour les concentrations estimées non corrigées et corrigées.

Paramètres statistiques	Jeux de données	NO_3^- (n=241)	PO_4^{3-} (n=299)
MAE ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)	OUTPACE/CANYON (non corrigées)	0.5	0.06
	OUTPACE/CANYON (corrigées)	0.3	0.03
RMSE ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)	OUTPACE/CANYON (non corrigées)	0.6	0.06
	OUTPACE/CANYON (corrigées)	0.4	0.03
RPD (%)	OUTPACE/CANYON (non corrigées)	19.7	14.8
	OUTPACE/CANYON (corrigées)	9.3	-1.4
ADP (%)	OUTPACE/CANYON (non corrigées)	20.9	15.6
	OUTPACE/CANYON (corrigées)	13.8	9.4

2.2.10.3 Utilisation pour les séries temporelles des flotteurs BGC-Argo

L'étape suivante consiste à estimer avec l'algorithme CANYON-B les concentrations en NO_3^- et PO_4^{3-} à partir des données *in situ* (longitude, latitude, année, pression, température, salinité, concentrations en O_2 mesurées) des flotteurs F_A et F_B (Étape 3, Figure 26). Les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} obtenues sont nommées respectivement NO_3^- (FLOTTEURS/CANYON non corrigées) et PO_4^{3-} (FLOTTEURS/CANYON non corrigées). L'obtention « des plus probables » estimations des incertitudes liées à chaque paramètre de sortie nécessite de fixer une valeur d'incertitude aux paramètres d'entrée. Pour la pression, la température et la salinité, les valeurs par défaut données dans *Bittig et al.* (2018) sont utilisées. Ces dernières sont respectivement de 0.5 dbar, 0.005°C et 0.005 unités relatives de salinité. Les concentrations en O_2 utilisées comme paramètre d'entrée sont soumises au protocole décrit dans la section 2.2.8. L'incertitude concernant l'obtention des concentrations en O_2 mesurées pendant la campagne OUTPACE via la méthode de Winkler est utilisée pour la calibration des concentrations en O_2 mesurées par les flotteurs : elle est de 1%. L'estimation de l'écart type de l'erreur calculée à partir de la régression linéaire entre les concentrations en O_2 mesurées par les flotteurs et les données CTD (Figure 23) est respectivement de $\pm 1.83 \mu\text{mol kg}^{-1}$ et $\pm 3.54 \mu\text{mol kg}^{-1}$ pour les flotteurs F_A et F_B , ce qui correspond en termes de pourcentage à une incertitude comprise entre 0.9 et 1.4 % pour le flotteur F_A et entre 1.5 et 3 % pour le flotteur F_B . Par mesure de précaution, les incertitudes liées aux concentrations en O_2 utilisées comme paramètre d'entrée ont été fixées à 3 % pour le flotteur F_A et à 4 % pour le flotteur F_B . Les concentrations en NO_3^- (FLOTTEUR/CANYON non corrigés) et en PO_4^{3-} (FLOTTEURS/CANYON non corrigées) sont ajustées à partir des Équation 39 et 41 (Étape 4, Figure 26). Les concentrations ainsi obtenues sont nommées NO_3^- (FLOTTEURS/CANYON corrigées) et PO_4^{3-} (FLOTTEURS/CANYON corrigées).

La Figure 30 présente une comparaison entre le premier profil vertical de concentrations en NO_3^- (FLOTTEURS/CANYON corrigées) et en PO_4^{3-} (FLOTTEURS/CANYON corrigées) et les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} mesurées *in situ*, obtenues à partir des CTD-rosettes les plus proches dans le temps et l'espace (Tableau 3). Les gammes d'incertitude sont représentées par les lignes pointillées vertes (flotteur F_A) et rouges (flotteur F_B) (Figure 30). La gamme d'incertitude pour les concentrations en NO_3^- (FLOTTEURS/CANYON corrigées) est comprise entre 0.75 et $1.27 \mu\text{mol kg}^{-1}$ pour le flotteur F_A et entre 0.74 et $1.46 \mu\text{mol kg}^{-1}$ pour le flotteur F_B . La gamme d'incertitude pour les concentrations en PO_4^{3-} (FLOTTEUR/CANYON corrigés) est comprise entre 0.06 et $0.10 \mu\text{mol kg}^{-1}$ pour le flotteur F_A et entre 0.06 et $0.09 \mu\text{mol kg}^{-1}$ pour le flotteur F_B . Une très bonne adéquation ($p < 0.01$, *t-test*) peut être observée entre les concentrations estimées à partir de CANYON-B et les mesures faites *in situ* les plus proches dans le temps et l'espace (stations LDA et LDB).

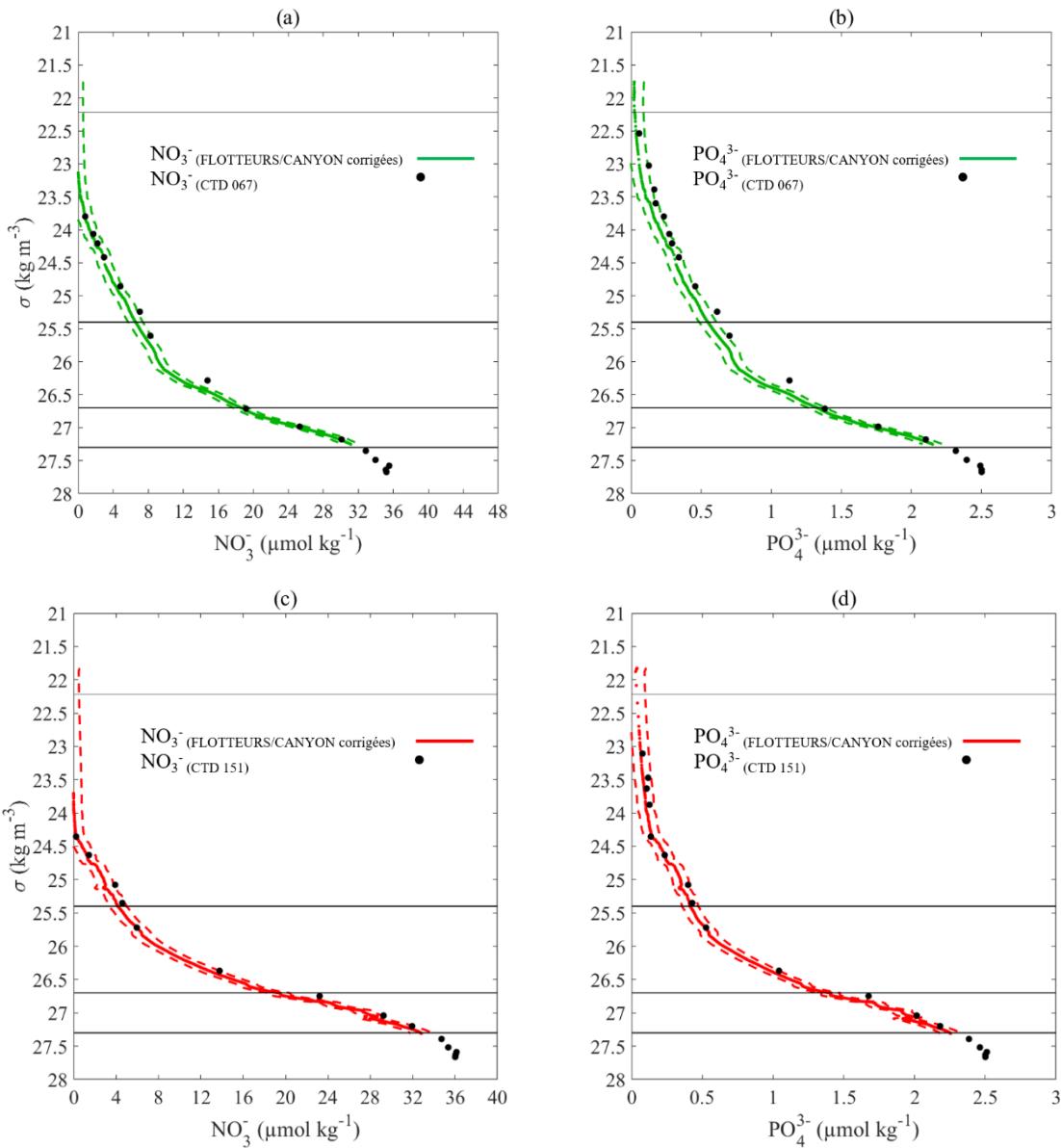


Figure 30. (a et b) Comparaisons respectives entre les concentrations en NO_3^- (FLOTTEURS/CANYON corrigées) et en PO_4^{3-} (FLOTTEURS/CANYON corrigées) ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) estimées à partir de CANYON-B pour le premiers profil enregistré par le flotteur F_A et les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) obtenues à partir de la CTD-rosette la plus proche dans le temps et l'espace (marqueurs noirs) (Tableau 3) (les lignes pointillées représentent la gamme d'incertitude associée pour chaque valeurs estimées), (c et d) idem pour le flotteur F_B .

2.3 Bases de données : « World Ocean Atlas 2013 » et « GLODAP version 2 »

Dans le but de caractériser les différentes masses d'eau du Pacifique sud, les données climatologiques saisonnières et mensuelles du WOA 2013 moyennées entre 1955 et 2012 ont été utilisées. Les données climatologiques du WOA 2013 ont été téléchargées à partir du site suivant : <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/>. L'obtention, l'analyse et le traitement des données de température, de salinité et d' O_2 du WOA 2013 sont décrites respectivement dans Locarnini *et al.* (2013), Zweng *et al.* (2013) et Garcia *et al.* (2013). Dans un premier temps, chaque donnée OUTPACE (température, salinité, O_2 , anomalie de densité) a été associée à une donnée du WOA 2013 (moyennée pour le mois de mars dans le Pacifique sud) la plus proche possible (Figure S 1 ; Annexe 1). Une

comparaison entre les deux jeux de données du WOA 2013 a été effectuée dans le but de voir si les données du WOA 2013 étaient cohérentes avec les données OUTPACE. L'ensemble de la comparaison donnée WOA/OUTPACE est présentée dans l'Annexe 1. Dans un second temps, dans le but de visualiser les propriétés des eaux sur leur lieu de formation, les valeurs de température et de salinité de surface du WOA 2013 ont été moyennées entre 1955 et 2012 à l'échelle du Pacifique sud en période hivernale (juillet/aout/septembre) sur une grille de 1° de longitude-latITUDE. Dans le but d'élargir le contexte spatial de la campagne OUTPACE et de comparer les données observées et celles de la climatologie, les propriétés (température, salinité, O₂) du WOA 2013 mensuelles (moyenne du mois de mars de 1955 à 2012) ont été moyennées sur une grille de 1° de longitude-latITUDE pour chaque masse d'eau entre des isopycnes de référence (Tableau 7) choisies à partir de l'analyse du diagramme Θ-S (Figure 36a) de la campagne OUTPACE et de la littérature (Tableau 1). L'ensemble des propriétés des masses d'eau moyennées entre les isopycnes de référence ont été représentées sur des cartographies à l'échelle du Pacifique sud (140° E-60° W, 0° S-68° S).

Tableau 7. Isopycnes de référence choisies à partir de l'analyse du diagramme Θ-S (Figure 36a) et de la littérature (Tableau 1).

	Thermocline supérieure	Thermocline inférieure	SAMW	AAIW
Isopycnes	σ24.4- σ25.4	σ25.4- σ26.7	σ26.7- σ27.1	σ27.1- σ27.3

Le *Global Ocean Data Analysis Project version 2* (GLODAP_v2) est un effort international qui a permis de consolider l'ensemble des données issues des prélèvements bouteille collectés par plusieurs campagnes en mer (*Olsen et al.*, 2016). Les précédentes bases de données, WOCE/JGOFS combinés dans GLODAP_v1 en 2004 (*Sabine et al.*, 2005 ; *Key et al.*, 2004), CARINA (CARbon IN the Atlantic) en 2009/2010 (*Tanhua et al.*, 2009), et PACIFICA (PACIFIC ocean Interior CCarbon) en 2013 (*Suzuki et al.*, 2013), auxquelles se sont ajoutées les données de 168 campagnes en mer ont été regroupées ensemble. Un même contrôle de haute qualité basé sur deux étapes a été appliqué à chaque données. La base de données GLODAP_v2 est disponible sur le site web <http://cdiac.ornl.gov/oceans/GLODAPv2/> et le détail de toute la stratégie de production est explicité dans *Olsen et al.* (2016). La base de données GLODAP_v2 inclut les variables suivantes : la salinité, la température, les concentrations en O₂ et en éléments nutritifs majeurs, et les différents paramètres relatifs à la chimie du CO₂ pour un ensemble de 724 campagnes océanographiques. Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur deux variables : NO₃⁻ et PO₄³⁻ et nous avons calculé le N* en accord avec la définition de *Hansell et al.* (2004) (Équation 24) pour l'ensemble des données disponibles pour le Pacifique sud. Le détail des campagnes disponibles dans le Pacifique sud est présenté sur la Figure 31 et le Tableau 8. Similairement au traitement de données effectué pour les données de la campagne OUTPACE, l'anomalie de densité, les concentrations

en NO_3^- et en PO_4^{3-} , et le N* ont été interpolés linéairement en fonction de la profondeur entre σ 24.65 et σ 24.75 et entre σ 26.25 and σ 26.35.

Tableau 8. Campagnes océanographiques issues de la base de données GLODAP_v2 utilisées dans cette étude.

N°	Nouveaux expocodes GLODAP.v2	Noms WOCE	Date	Navires	Chefs scientifiques
1	09AR19930404	P11A	Mar-Apr 1993	RV Aurora Australis	Rintoul
2	09FA19930624	P11S	Jun-July 1993	RV Franklin	Church
3	49NZ20072211	P14C	Oct-Dec 2007	RV Mirai	Takeshi Kawano
4	31DS19960105	P14S P15S	Jan-Mar 1996	RV Discoverer	Bullister, Johnson, Feeley, Roberts
5	09FA20010524	P15	May-July 2001	RV Franklin	Wijffels
6	31WT19910831	P16C	Aug-Oct 1991	RV T.Washington	Talley
7	325020060213	P16N_2006	Feb-Mar 2006	RV Thomas.G. Thompson	Sabine
8	31WT19910716	P16S	July Aug 1991	RV T.Washington	Swift
9	316N19920901	P16A-P17A	Oct-Nov 1992	RV Knorr	Reid
10	33RR20050109	P16S_2005	Jan-Feb 2005	RV Roger Revelle	Sloyan
11	31DS19940126	P18	Jan-Apr 1994	RV Discoverer	Taft, Johnson
12	33RO20071215	P18_2007	Dec-Jan 2007	RV Ronald H. Brown	Bullister, Johnson
13	316N19930222	P19	Feb-Apr 1993	RV Knorr	Talley
14	316N19920502	P06	May-July 1992	RV Knorr	Bryden, McCartney, Toole, Whoi
15	49NZ20030803	P06 _2003	Aug-Oct 2003	RV Mirai	Watanabe, Fukasawa
16	318M20091121	P06_2009	Nov 09- Feb 2010	RV Melville	Curry, Macdonald,
17	318M19940327	P21_1994	Mar-May 1994	RV Melville	Bryden, McCartney
18	49NZ20090410	P21_2009	Apr-June 2009	RV Mirai	Murata, Uchida
19	318M19730822	/	Aug 73-June 1974	RV Melville	Weiss, Brewer, Biscaye, Takahashi, Broecker, Edmond, Craig
20	31OC19870606	/	June-July 1987	RV Oceanographer	Stanley, Hayes
21	325019940125	/	Jan-Feb 1994	RV Thomas.G. Thompson	Dean, Roemmich
22	49HH20011127	/	Nov 01-Jan 2002	RV Hakuho-Maru	Terazaki

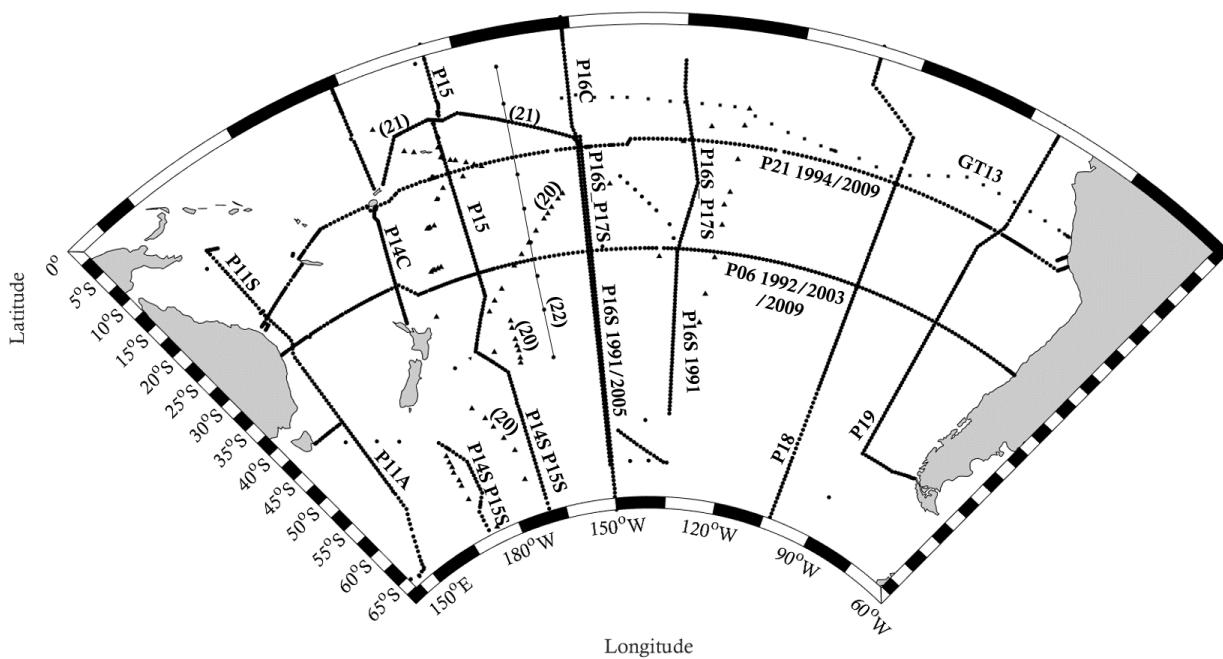


Figure 31. Localisation des campagnes issues de la base de données GLODAP_v2 dans l'océan Pacifique sud.

2.4 Simulations numériques

Le modèle couplé océan-biogéochimie M0M4, CM2, 1 (*Gnanadesikan et al.*, 2006, courtoisie de A. Landolfi) a été utilisé dans cette étude pour (1) simuler les effets de la fixation de N₂ sur les valeurs de N* à l'échelle du bassin du Pacifique sud, (2) définir l'âge idéal (ou le temps écoulé depuis que les eaux ont quitté la surface) des eaux de la thermocline centrées sur les isopycnes 24.7 et 26.3.

La grille du modèle est représentée par une maille de 3°x 2° et 28 niveaux verticaux, décrit dans *Landolfi et al.* (2013). Le modèle biogéochimique comprend 10 variables pronostiques : les concentrations en O₂, NO₃⁻, PO₄³⁻, le phytoplancton non diazotrophe, les organismes fixateurs de N₂ (diazotrophes), le zooplancton, le phosphore et l'azote particulaire détritique. La croissance des organismes diazotrophes obéit aux mêmes lois que celles des organismes non diazotrophes avec un taux de croissance maximal dépendant de la température et limités par la lumière et la concentration en nutriments. Leur taux maximal de croissance est cependant plus faible que celui du phytoplancton non diazotrophe. Les diazotrophes peuvent absorber le NO₃⁻ mais sont limités par les concentrations en PO₄³⁻ pronostiques et par les concentrations en fer prescrites. Dès lors que les concentrations en O₂ chutent sous la valeur seuil de 5 mmol m⁻³, le NO₃⁻ est utilisé comme un oxydant pour reminéraliser la matière organique via le processus de dénitrification. Deux configurations ont été mises en place : (1) dans la configuration du modèle dite « NOFIX », la fixation de N₂ est désactivée, et (2) dans la configuration du modèle dite « STANDART », la fixation de N₂ a été activée. Les valeurs de N* ont été par la suite représentées sur les surfaces isopycnales correspondantes aux eaux de la thermocline supérieure et inférieure du bassin du Pacifique sud.

Chapitre 3

-

Effets de la fixation de N₂ sur les eaux de la
thermocline de l'océan Pacifique tropical
sud-ouest tracés par l'excès d'azote

3 Effets de la fixation de N₂ sur les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique tropical sud-ouest tracés par l'excès d'azote

3.1 Introduction

Nous avons vu précédemment que d'un point de vu biogéochimique, l'océan Pacifique sud est un système complexe fortement hétérogène. La région de la Zone de Minimum d'Oxygène (OMZ) du Pacifique tropical sud-est (ETSP) est marquée par de fort taux de dénitrification (*Codispoti and Richards*, 1976) à l'origine d'une diminution du N* à de valeurs extrêmement négatives (*Deutsch et al.*, 2001 ; 2007). Au contraire, de relativement fortes valeurs de N* ont été précédemment observées dans la région du Pacifique tropical sud-ouest (WTSP) (*Deutsch et al.*, 2001). Cependant, ces fortes valeurs de N* restent encore inexpliquées dans cette région de l'océan, à cause d'un manque crucial de données *in situ*. Est-ce que le processus de fixation de N₂ est à l'origine de ces fortes valeurs de N* ? Ou bien d'autres processus qui en sont à l'origine ? Les données de la campagne OUTPACE offrent l'opportunité de répondre à cette question, et d'étudier pour la première fois dans cette région, les effets d'une intense fixation de N₂ sur les stocks de matière organique particulaire (MOP) et inorganique dissous.

L'objectif principal de cette étude est de définir les effets d'une intense fixation de N₂ sur la distribution des stocks de MOP et sur celle des éléments nutritifs dans le WTSP, avec notamment un focus porté sur les variations de N* dans les eaux de la thermocline. Les eaux de la thermocline d'une région ne sont pas statiques, mais sont bien au contraire en perpétuel mouvement et sont soumises à des mélanges avec des masses d'eau en provenance d'autres régions océaniques. Ces mélanges peuvent fortement contribuer à faire varier localement le N*, indépendamment du processus de fixation de N₂ (ou de dénitrification). Déterminer l'origine des variations du N* dans une région bien spécifique demande donc de situer la région concernée dans le contexte de la circulation océanique générale et de définir *a minima* les principales masses d'eau la composant. La première partie de ce chapitre de thèse vise, à partir d'une synthèse bibliographique et des données du *World Ocean Atlas 2013* (WOA 2013) (*Locarnini et al.*, 2013 ; *Garcia et al.*, 2013 ; *Zheng et al.*, 2013), à mettre la région du WTSP dans le contexte global de la circulation océanique de l'océan Pacifique sud et à définir les principales masses d'eau présentes. La seconde partie de ce chapitre vise à (1) définir les effets d'une intense fixation de N₂ sur les propriétés et la distribution de la MOP, (2) montrer si la production de MOP liée à l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ pourrait expliquer les fortes valeurs de N* rencontrées dans cette région, ou bien si d'autres processus en sont à l'origine, et (3) déterminer la redistribution de ces fortes valeurs de N* dans les eaux de la thermocline du Pacifique sud.

3.2 Contexte global de la circulation océanique et des différentes masses d'eau présentes dans l'océan Pacifique sud

3.2.1 Contexte global de la circulation océanique

Dans le but de replacer la campagne OUTPACE dans le contexte hydrologique du Pacifique sud, une description de la circulation générale à l'échelle du bassin est présentée sur la Figure 32. Le Courant Équatorial Sud (CES) représente la branche nord du gyre subtropical anticyclonique sud et circule entre 4° N et 20° S, de la limite est du Courant du Pérou-Chili (PCC) (en direction de la mer de Corail et du WTSP (*Wyrtki*, 1975 ; *Sokolov and Rintoul*, 2000 ; *Talley et al.*, 2011 ; *Kessler and Cravatte*, 2013). Il transporte les eaux de surface mais également les eaux de la thermocline (caractérisées par une forte salinité > 35 psu) de l'ETSP vers le WTSP (*Wyrtki*, 1975 ; *Sokolov and Rintoul*, 2000 ; *Talley et al.*, 2011 ; *Kessler and Cravatte*, 2013). L'Archipel Mélanésien se démarque en comparaison avec la partie centrale du gyre anticyclonique par une remontée bathymétrique ainsi que par la présence d'un ensemble d'îles (Figure 14) qui ont pour origine une chaîne de volcans bordant le WTSP de la Nouvelle Zélande à l'Indonésie (*Smith et al.*, 1977). Dans l'Archipel Mélanésien, le CES se divise en deux branches : le Nord Vanuatu Jet (NVJ) qui transporte vers l'ouest des eaux salées, chaudes et relativement peu oxygénées (*Wyrtki*, 1962b ; *Sokolov and Rintoul*, 2000 ; *Webb*, 2000) et le Nord Calédonien Jet (NCJ), qui se dirige vers l'ouest autour de 18° S et transporte des eaux plus oxygénées (*Gourdeau et al.*, 2008 ; *Kessler and Cravatte*, 2013 ; *Gasparin et al.*, 2014). La campagne OUTPACE a pris place dans la partie sud-ouest du Pacifique, dans la région où le CES rencontre les îles Fidji et celles de la Nouvelle Calédonie. En s'approchant de la côte Australienne, le CES bifurque et devient le Courant Est Australien (CEA) vers le sud et le Nord Queensland Courant (NQC) vers le nord. Le CEA transporte vers le sud un flux de 29 Sv et son influence sur la colonne d'eau est visible jusqu'à 1300 m (*Sokolov and Rintoul*, 2000). À environ 30° S, le CEA se décompose en plusieurs branches (*Wyrtki*, 1962a ; *Godfrey et al.*, 1980) : l'une continuant sa route vers le sud jusqu'à 40° S près du détroit de Bass et l'une retournant au nord par le biais de tourbillons et de méandres (*Church*, 1987 ; *Sokolov and Rintoul*, 2000 ; *Marchesiello and Middleton*, 2000). La dernière branche du CEA va vers l'est en circulant le long du front Tasman (40° S - 45° S) via le nord de la Nouvelle Zélande et devient l'Est Auckland Courant (EaUC). Ce dernier rejoint la circulation du gyre anticyclonique et devient le Courant du Pacifique Sud (SPC) qui se dirige vers l'est autour de 30° S de latitude (*Stramma et al.*, 1995 ; *Talley et al.*, 2011).

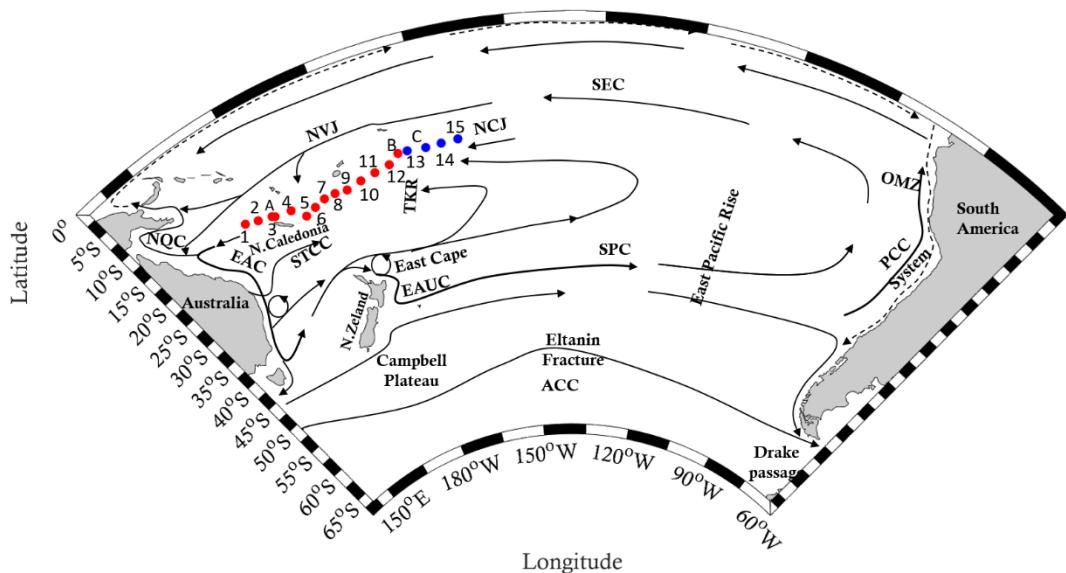


Figure 32. Représentation schématique des principaux courants océaniques à grande échelle dans l'océan Pacifique sud, (ACC = Courant Circumpolaire Antarctique ; EAC = Courant Est Australien ; NCJ = Nord Calédonien Jet ; NVJ = Nord Vanuatu Jet ; NQC = Courant Nord Quensland ; EaUC = Courant Est Aukland ; SEC = Courant Equatorial Sud ; SPC = Courant Pacifique Sud ; PCC = Courant du Pérou-Chili; TKR = Faille de Kermadec-Tonga).

3.2.2 Définition des masses d'eau dans l'océan Pacifique sud

L'auteur renvoie au Tableau 7 du chapitre 2 pour la définition des couches verticales de la colonne d'eau.

3.2.2.1 Eaux de la thermocline supérieure

Donguy and Henin (1977) ont montré que dans le Pacifique sud entre 170° W et 110° W de longitude et 20° S de latitude, les eaux de surface voient leur salinité et leur température augmenter ($S > 36$ psu et $T > 26^{\circ}$ C, Figure 3) sous l'effet d'un bilan radiatif important ($> 230 \text{ W.m}^{-2}$) et un bilan E-P positif (Figure 2). Ces eaux de surface et de subsurface sont nommées ‘*Subtropical Underwater*’ (STUW) (*O'Connor et al.*, 2002). Ces dernières vont couler avec un débit de subduction de 6-7 Sv aux alentours de la région Polynésienne près des îles Sociétés (12° - 25° S ; 100° W- 150° W) sous les eaux plus légères et moins salées de la zone de convergence du Pacifique sud (*O'Connor et al.*, 2002 ; *Qu et al.*, 2013) pour former la ‘*South Pacific Equatorial Water*’ (SPEW) (*Emery and Meincke*, 1986 ; *Tomczak and Hao*, 1989 ; *Donguy*, 1994 ; *Donguy and Henin*, 1997) (remarque : le détail des différentes nomenclatures relative à cette masse d'eau est donné dans le Tableau 1). Il a été montré que la SPEW est transportée en direction de l'ouest via le CES (*Tomczak and Hao*, 1989 ; *Sokolov and Rintoul*, 2000) puis par le NCJ (*Kessler and Cravatte*, 2013) et exerce une forte influence sur les masses d'eau déjà présentes en mer de Corail et en mer de Salomon (*Tomczak and Hao*, 1989 ; *Qu and Lindstrom*, 2002).

Dans le WTSP, *Emery and Meincke* (1986) et *Tomczak and Hao* (1989) nomment les masses d'eau de la thermocline supérieure et inférieure comme une seule et même masse d'eau, la ‘*West South Pacific Central Water*’ (WSPCW). Cette dernière est moins salée et plus fraîche que la SPEW (Figure 33).

Emery and Meincke (1986), *Tsuchiya* (1981) et *Tomczak and Hao* (1989) suggèrent que la WSPCW se forme au niveau du front subtropical dans le sud de la mer de Tasman et au nord de la Nouvelle Zélande (Figure 33). En mer de Corail (160° E-170° E), la partie haute de la WSPCW est nommée la ‘South Pacific Tropical Water’ (SPTW_{south}) (*Qu and Lindstrom*, 2002). Cette dernière est centrée sur l’isopycne σ24.5 et son origine est située au niveau du maximum de salinité de surface aux alentours de 30° S de latitude (Figure 33).

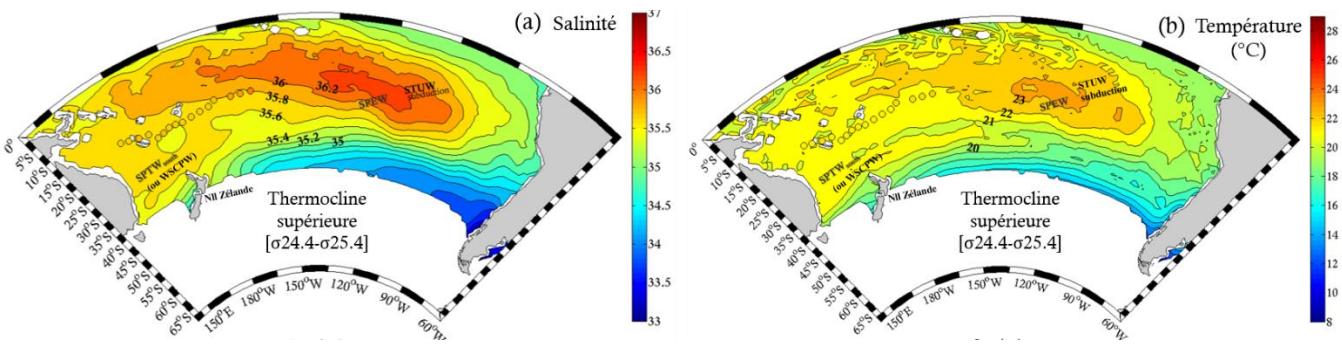


Figure 33. (a) Salinité (psu), (b) température (°C), moyennées entre $\sigma 24.4 - \sigma 25.4$ pour le mois de mars dans le Pacifique sud (1955-2012, WOA 2013, *Locarnini et al.*, 2013 ; *Garcia et al.*, 2013 ; *Zheng et al.*, 2013). Les marqueurs colorés correspondent aux mesures observées pendant la campagne OUTPACE.

3.2.2.2 Eaux de la thermocline inférieure

À l'échelle du Pacifique sud, de nombreuses masses d'eau se forment par subduction ou par mélange convectif. Sur la côte ouest de l'Amérique du sud, les eaux de la thermocline inférieure présentent des valeurs minimales d' O_2 ($< 130 \mu\text{mol L}^{-1}$) (Figure 34c) reflétant la forte consommation bactérienne en O_2 typique de l'OMZ et la remontée d'eau ancienne par upwelling (*Codispoti and Packard*, 1980 ; *Codispoti and Christensen*, 1985). Les faibles concentrations en O_2 sont transportées d'est en ouest en direction de la mer de Salomon et de la mer de Corail (Figure 34c). L'augmentation des concentrations en O_2 , qui passent de 50 à 200 $\mu\text{mol L}^{-1}$ entre 80° W et 150° E de longitude, souligne un mélange avec des eaux de la thermocline inférieure plus jeunes et plus oxygénées.

Dans la partie la plus à l'est du Pacifique sud, se forment la ‘South Pacific Eastern Subtropical Mode Water’ (SPESTMW) (*Wong and Johnson*, 2003), et ‘l'Eastern South Pacific Intermediate Water’ (ESPIW) (*Emery and Meincke*, 1986 ; *Schneider et al.*, 2003) (Figure 34). Les minima de salinité (34.2-34.6 psu) et de température ($\approx 10-12^\circ \text{C}$) observés dans la partie sud-est du bassin au nord du passage de Drake (Figure 34b), signent la présence de ces masses d'eau. Au cours de leur transport via la circulation du gyre subtropical en direction du nord-ouest, leurs valeurs de salinité et de température augmentent pour atteindre respectivement 34.8-35.0 psu et 12-13° C dans la partie centrale du Pacifique sud (150° W) (Figure 34) soulignant un mélange avec une eau de la thermocline inférieure plus salée et plus chaude.

Dans le Pacifique sud-ouest, *Emery and Meincke* (1986), *Sprintall and Tomczak* (1992) et *Tomczak and Godfrey* (1994) nomment les masses d'eau de la thermocline supérieure et inférieure comme une seule et même masse d'eau, ‘l'*Eastern South Pacific Central Water*’ (ESPCW). Cette masse d'eau se forment au niveau du front subtropical entre 180 et 150° W de longitude et se caractérise par une gamme de température et de salinité importante (Figure 34).

L'étude détaillée du transport et du mélange de ces masses d'eau au cours de leurs trajet est relativement complexe et se situe au-delà du propos de ce travail de thèse. Néanmoins, il a été montré que la SPESTMW, l'ESPIW et l'ESPCW vont être transportées *via* la circulation du gyre subtropical en direction de la partie ouest du bassin (*Emery and Meincke*, 1986 ; *Sprintall and Tomczak*, 1992 ; *Schneider et al.*, 2003) et vont venir rencontrer les eaux de la thermocline permanente se formant dans le WTSP. Dans le WTSP, les eaux de la thermocline permanente sont nommées les ‘*South Pacific Subtropical Mode Water*’ (SPSTMW) (*Emery and Meincke*, 1986 ; *Tomczak and Hao*, 1989 ; *Qu and Lindstrom*, 2002 ; *Tsubouchi et al.*, 2006) ou bien la *southern variety of Subtropical Lower Water* (*South SLW*) (*Sokolov and Rintoul*, 2000). À noter, ici encore, qu'une seule et même masse d'eau est nommée différemment dans la littérature (cf. le détail dans le Tableau 1).

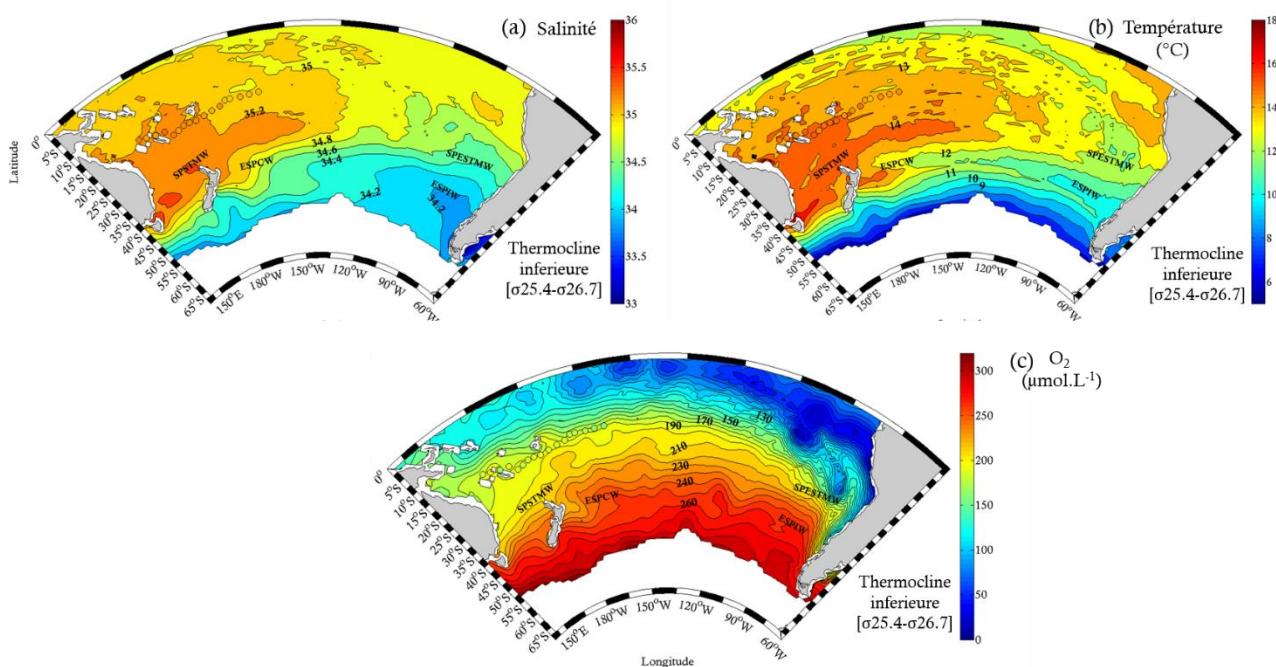


Figure 34. (a) Salinité (psu), (b) température (°C), et (c) concentrations en O₂ ($\mu\text{mol L}^{-1}$) moyennées entre $\sigma 25.4$ - $\sigma 26.7$ pour le mois de mars dans le Pacifique sud (1955-2012, WOA 2013, *Locarnini et al.*, 2013 ; *Garcia et al.*, 2013 ; *Zweng et al.*, 2013). Les marqueurs colorés correspondent aux mesures observées pendant la campagne OUTPACE.

Sokolov and Rintoul, (2000) ont montré qu'au sud de 25 °S en mer de Tasman, les eaux de la thermocline inférieure proviennent des eaux plus légères de la thermocline supérieure transportées par le CEA, (présentées plus haut dans le texte dans la section 3.2.2.1). La mer de Tasman est une zone de forte évaporation (*Weare et al.*, 1981b) et est soumise à une fort refroidissement ($\Delta_{\text{SST}} = 4^\circ$ à 6° C, *Reynolds*

et al., 2002) pendant la période hivernale, à l'origine d'un processus de convection (*Sokolov and Rintoul*, 2000) entre juin et octobre sur une zone qui s'étend de la côte sud-est de l'Australie en passant par la région du tourbillon *East Cape Eddy* au nord de la Nouvelle Zélande jusqu'à 180° (*Roemmich and Cornuelle*, 1992 ; *Holbrook and Maharaj*, 2008). Les eaux plus légères de la thermocline supérieure en provenance de l'Archipel Mélanésien, affleurent la surface de la Mer de Tasman en période hivernale et sont ainsi converties en la *South SLW* (*Sokolov and Rintoul*, 2000).

Les données du WOA montrent qu'entre 25° S et 35° S de latitude, des valeurs de salinité de 35.2 psu et des températures de 14.0 °C sont visibles jusque dans la partie centrale du Pacifique sud à 140° W de longitude (Figure 34), reflétant un transport zonal d'ouest en est des eaux de la thermocline inférieure. En effet, en mer de Tasman, le flux transportant les eaux de la thermocline est dirigé vers l'est entre 22° S et 27° S de latitude (*Wyrtki*, 1962a). Le CEA se sépare de la côte Australienne vers 30° S via une série de filaments dirigés vers l'est (*Ridgway and Dunn*, 2003) et transporte approximativement 30 Sv de SPSTMW (*Sokolov and Rintoul*, 2000). Ces auteurs suggèrent que la SPSTMW est transportée vers l'est par le CEA et se retrouve entraînée dans la circulation du gyre subtropical.

3.2.3 Synthèse

Du fait de son immensité, l'étude de la formation, de la circulation et du mélange des masses d'eau dans l'océan Pacifique sud est toujours un sujet ouvert qui nécessite encore aujourd'hui une exploration plus poussée. Ce manque de consensus scientifique peut se refléter par le grand nombre de noms relatif à une même masse d'eau. Néanmoins, il est évident que les eaux de la thermocline présente en mer de Corail sont loin d'être isolées, mais vont au contraire être soumises à des apports constants en provenance de régions océaniques relativement éloignées. Dans les eaux de subsurface isolées des forçages atmosphériques, la présence du maximum de salinité peut s'expliquer uniquement par les apports d'est en ouest, via le CES, des eaux de surface (STUW) qui ont subduqué dans la partie centrale (12°-25° S ; 100° W-150° W) du Pacifique sud (Figure 35a).

Il a été montré dans de précédentes études que les eaux de la thermocline fortement désoxygénées associées à la région de l'OMZ vont être transportées zonalement d'est en ouest et vont avoir une influence physique mais également biogéochimique importante sur les propriétés observées dans le WTSP.

Les eaux de la thermocline présentes dans la région de l'Archipel Mélanésien vont être transportées vers la côte Australienne par le NCJ, puis en direction du sud en mer de Tasman par le CEA. Un des points marquant à retenir, pour la suite de cette étude, est la redistribution zonale de ces eaux entre la mer Tasman et la partie sud du gyre subtropical du Pacifique sud (Figure 35b).

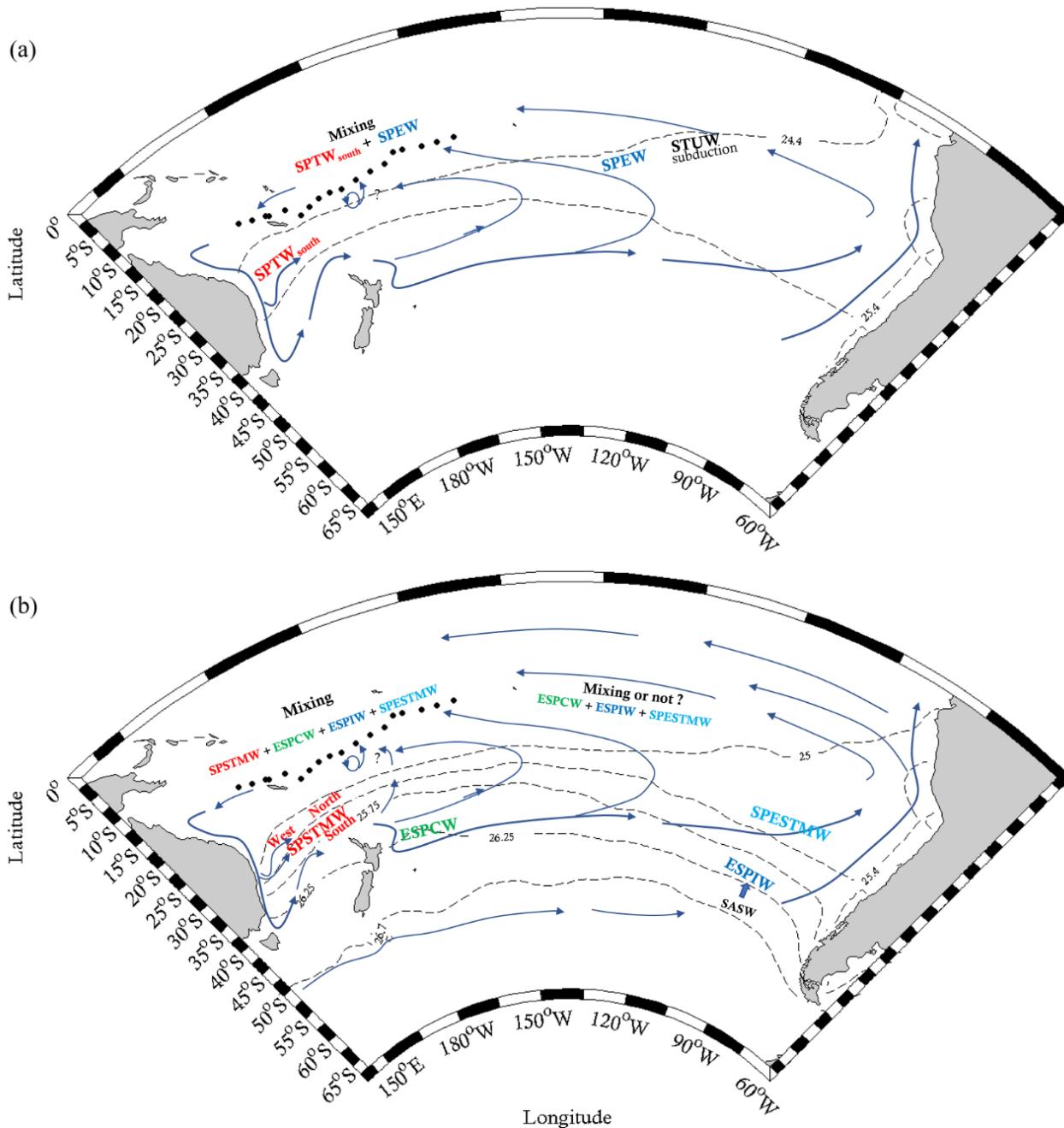


Figure 35. (a) Représentation schématique des eaux de la thermocline supérieure, de leur origine en période hivernale, de leur transport et de leur mélange dans le Pacifique tropical sud-ouest, (b) idem pour les eaux de la thermocline inférieure. Les lignes noires pointillées représentent les isopycnnes 24.4 et 25.4 affleurant en surface en période hivernale (juillet/août/septembre) (WOA 2013, Locarnini *et al.*, 2013 ; Zweng *et al.*, 2013), les flèches bleues représentent les courants océaniques à grande échelle. La synthèse a été effectuée à partir de la littérature (Tableau 1).

3.3 Résultats

3.3.1 Définition du contexte environnemental pendant la campagne OUTPACE

Pendant la campagne OUTPACE, Z_{01} est comprise entre 70 et 90 m dans les eaux de l'Archipel Mélanésien et tend à s'approfondir dans les eaux du gyre avec des valeurs comprises entre 110 et 120 m (Tableau 9). La gamme de température varie de 29.9° C en surface à 2.0° C à 2000 dbar de profondeur, tandis que les valeurs de salinité sont comprises entre de 34.3 à 36.1 psu (Figure 36a). Les concentrations en O₂ sont comprises entre 145.0 et 226.9 μmol kg⁻¹ (Figure 36c).

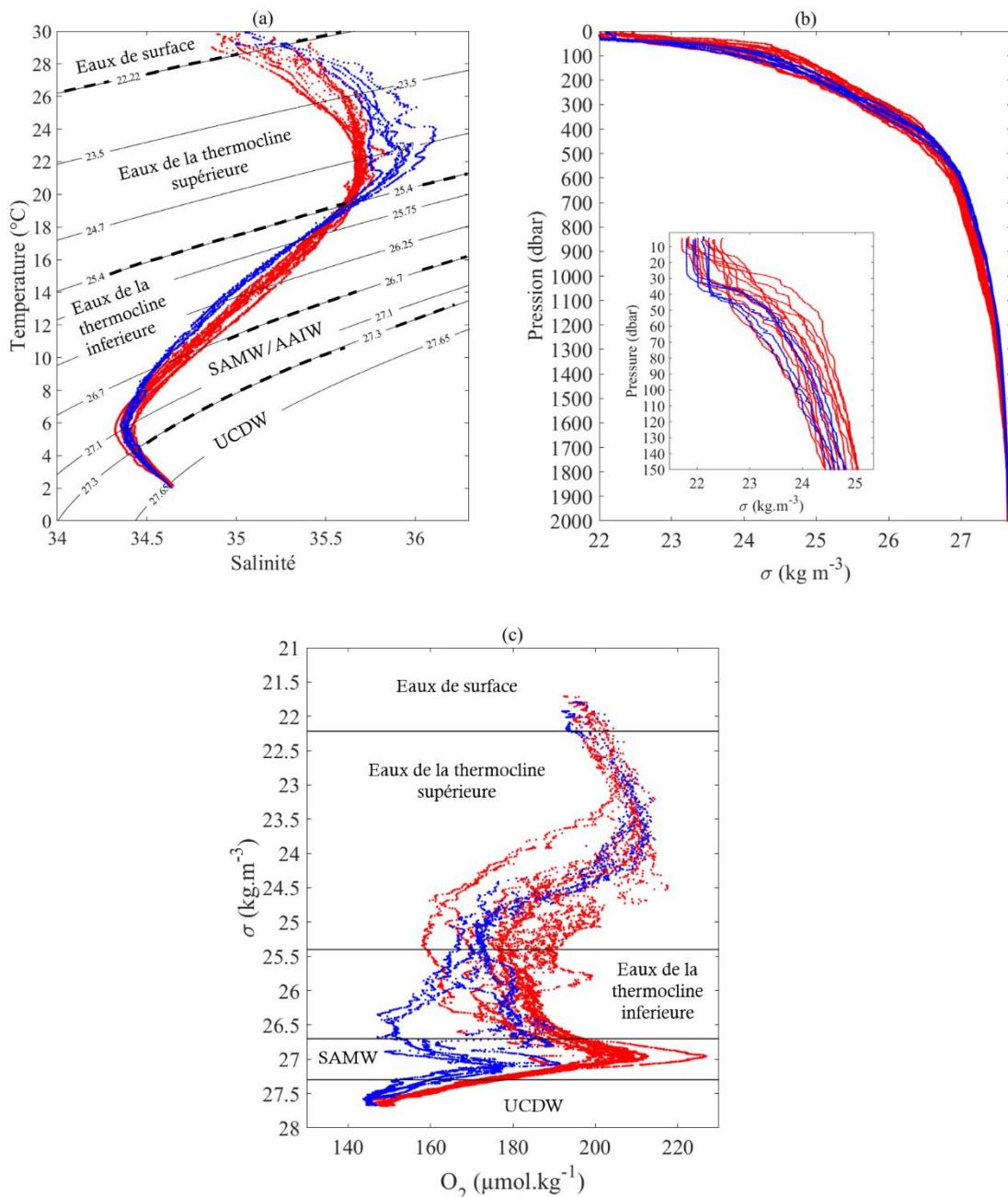


Figure 36. (a) Diagrammes Θ -S pour l'ensemble des stations échantillonnées pendant la campagne OUTPACE, (b) anomalie de densité (kg m^{-3}) en fonction de la pression (dbar), (c) concentrations en O₂ ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) en fonction de l'anomalie de densité (kg m^{-3}) (marqueur rouge = eaux de l'Archipel Mélanésien, bleus= eaux du gyre).

La MLD est comprise entre $\sigma_{21.9}$ et $\sigma_{22.6}$ et se situe en moyenne sur $\sigma_{22.2} \pm 0.2$, ce qui correspond à une profondeur moyenne de 19.9 ± 9 dbar (Figure 37 ;Tableau 9).

Tableau 9. Profondeur de la couche euphotique Z01 (m), de la couche de mélange (MLD) en dbar, isopycne relative à la couche de mélange (kg m^{-3}), température potentielle ($^{\circ}\text{C}$) et salinité mesurée dans la couche de mélange.

Stations	Z ₀₁ (m)	MLD (dbar)	σ_{MLD} (kg m^{-3})	T° _{MLD} ($^{\circ}\text{C}$)	Salinité _{MLD}
SD 1	70	11.81	22.35	28.84	35.20
SD 2	70	12.36	22.20	28.96	35.08
SD 3	70	12.86	22.05	29.11	34.96
LD A	70	13.05	22.07	29.27	34.99
SD 4	70	12.76	22.11	29.40	35.03
SD 5	70	11.57	22.10	29.51	35.04
SD 6	79	11.28	21.94	29.55	34.97
SD 7	90	11.50	22.03	29.55	35.08
SD 8	90	14.16	22.21	29.34	35.24
SD 9	90	16.89	22.26	29.27	35.29
SD 10	90	17.75	22.21	29.28	35.28
SD 11	90	14.75	22.06	29.49	35.18
SD 12	85	17.70	21.96	29.64	35.10
LD B	55	21.52	21.86	29.78	35.02
SD 13	/	23.18	22.01	29.54	35.12
LD C	120	20.99	22.09	29.30	35.13
SD 14	110	17.54	22.11	29.23	35.13
SD 15	116	13.58	22.11	29.18	35.11

La température et la salinité observées dans la MLD sont en moyenne respectivement de 29.4 ± 0.4 °C et 35.1 ± 0.2 psu.

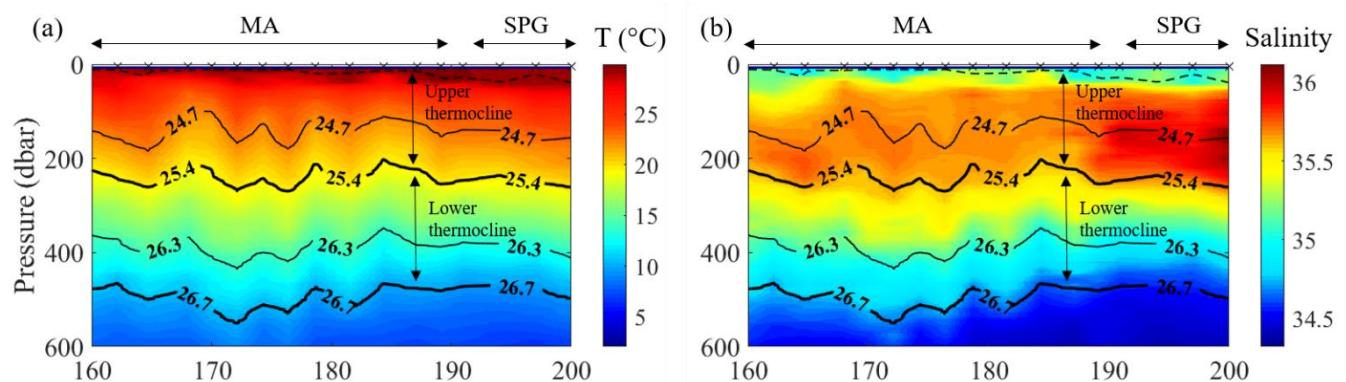


Figure 37. (a) Température ($^{\circ}\text{C}$) et (b) salinité, mesurées lors la campagne OUTPACE (Mars/Avril 2015). La ligne noire pointillée correspond à la MLD et les lignes noires correspondent aux surfaces isopycnales. (MA = eaux de l'Archipel Mélanésien et SPG = eaux du gyre du Pacifique sud).

Un maximum de salinité, centré sur $\sigma_{24.7}$, a été observé entre σ_{24} et $\sigma_{25.4}$, (Figure 36a), soit à une profondeur moyenne de 149 ± 42 dbar (Figure 37b). Ce maximum de salinité présente de fortes valeurs dans les eaux du gyre du Pacifique sud au niveau de la station SD15 ($S \approx 36.1$ psu), qui diminuent

progressivement entre les stations SD15 et SD11 pour atteindre 35.6-35.7 psu dans les eaux de l'Archipel Mélanésien (Figure 38). La température associée au maximum de salinité diminue nettement d'est en ouest avec une valeur maximale de 24.0 °C observée dans les eaux du gyre du Pacifique sud et une valeur minimale de 22.0 °C dans les eaux de l'Archipel Mélanésien (Figure 36a).

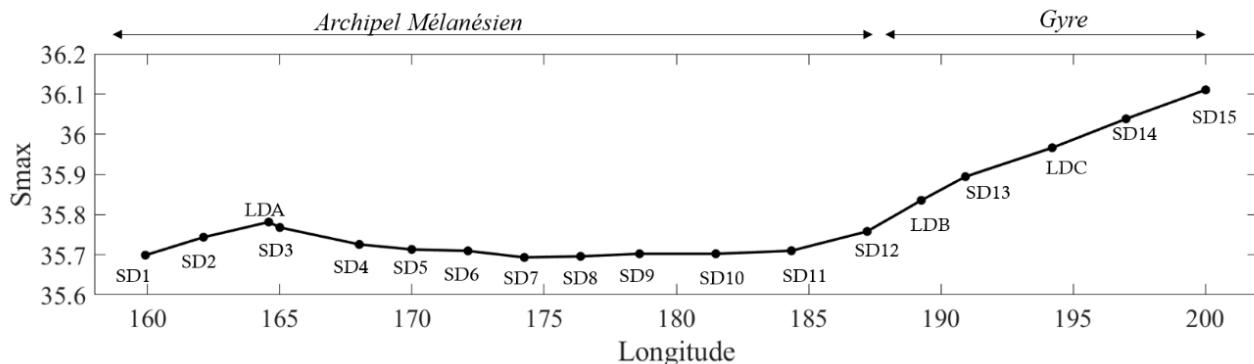


Figure 38. Maximum de salinité en fonction de la longitude observé pour chaque station.

Sous le maximum de salinité, entre σ 25.4 et σ 26.7 (200-400 dbar), un fort gradient décroissant de température et de salinité marque la présence des eaux de la thermocline inférieure du WTSP (Figure 36). Entre σ 25.4 et σ 26.7, les gammes de température et de salinité sont respectivement de 19.3 °C à 9.3 °C et 35.7 à 34.5 psu (Figure 36a). Dans cette couche, les variations isopycnales de température et de salinité sont très faibles. Néanmoins, un gradient de salinité longitudinal d'est en ouest est observé (Figure 36a). Le cœur des eaux de la thermocline inférieure (σ 26.3) est en effet, plus froid ($T=12.9 \pm 0.09^\circ\text{C}$), moins salé ($S=34.9 \pm 0.02 \text{ psu}$), moins oxygéné ($O_2=168 \pm 14 \mu\text{mol kg}^{-1}$) dans les eaux du gyre du Pacifique sud que celui observé dans l'Archipel Mélanésien ($T=13.7 \pm 0.3^\circ\text{C}$, $S=35.1 \pm 0.06 \text{ psu}$, $O_2=180 \pm 7 \mu\text{mol kg}^{-1}$) (Figure 36). Sur σ 26.3, les stations SD14 et SD15 se démarquent par des valeurs minimales d' O_2 de $153 \pm 4 \mu\text{mol kg}^{-1}$. Ces variations de propriétés entre les eaux du gyre du Pacifique sud et celles de l'Archipel Mélanésien soulignent la présence d'un mélange entre différentes masses d'eau.

Dans la suite de cette étude, pour décrire et analyser les données de la campagne OUTPACE, la colonne d'eau a été subdivisée en trois couches verticales successives.

- Les eaux de surface correspondent aux eaux comprises entre la surface et la MLD.
- Les eaux de la thermocline supérieure, comprises entre la MLD et σ 25.4, qui incluent le maximum de salinité centré sur σ 24.7 (Donguy and Henin 1977 ; Emery and Meincke, 1986 ; Tomczak and Hao 1989 ; Donguy 1994).
- Les eaux de la thermocline inférieure, comprises entre σ 25.4 et σ 26.7, qui sont caractérisées par un gradient décroissant de température et de salinité (Emery and Meincke, 1986 ; Sprintall and Tomczak, 1993 ; Tomczak and Godfrey, 1994).

3.3.2 La fixation de N₂ dans le Pacifique tropical sud-ouest

Lors de la campagne OUTPACE, les taux de fixation de N₂ montrent une distribution contrastée entre les eaux de l'Archipel Mélanésien et celles du gyre du Pacifique sud (Figure 39). Les taux maximums de fixation de N₂ sont observés dans la zone euphotique (<100 m) de l'Archipel Mélanésien avec des valeurs comprises entre 4 et 42.2 nmol N L⁻¹ j⁻¹ et une valeur moyenne de 15.4 ± 10.4 nmol N L⁻¹ j⁻¹ (Figure 39). Une diminution drastique des taux de fixation de N₂ est observée dans les eaux du gyre du Pacifique sud avec des valeurs inférieures à 2.3 nmol N L⁻¹ j⁻¹ et une valeur moyenne de 0.6 nmol N L⁻¹ j⁻¹ (Figure 39). Sous la profondeur de la zone euphotique (>100 m), les taux de fixation de N₂ sont proches des limites de détection sur l'ensemble de la campagne.

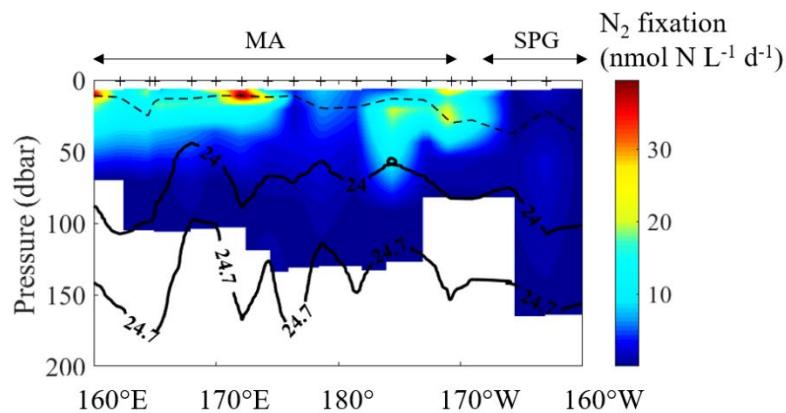


Figure 39. Taux de fixation de N₂ (nmol N L⁻¹ j⁻¹) mesurés pendant la campagne OUTPACE (Mars/Avril 2015), (MA = eaux de l'Archipel Mélanésien et SPG = eaux du gyre du Pacifique sud).

Dans l'Archipel Mélanésien, les taux de fixation de N₂ intégrés verticalement sur toute la colonne d'eau montrent de très fortes valeurs, comprises entre 100 et 840 µmol N m⁻² j⁻¹, avec une valeur moyenne de 631 ± 286 µmol N m⁻² j⁻¹ (marqueurs rouges sur la Figure 40). Dans les eaux du gyre du Pacifique sud, les taux de fixation de N₂ intégrés chutent à des valeurs comprises entre 5 et 73 µmol N m⁻² j⁻¹, avec une valeur moyenne de 28 ± 39 µmol N m⁻² j⁻¹ (marqueurs bleus sur la Figure 40).

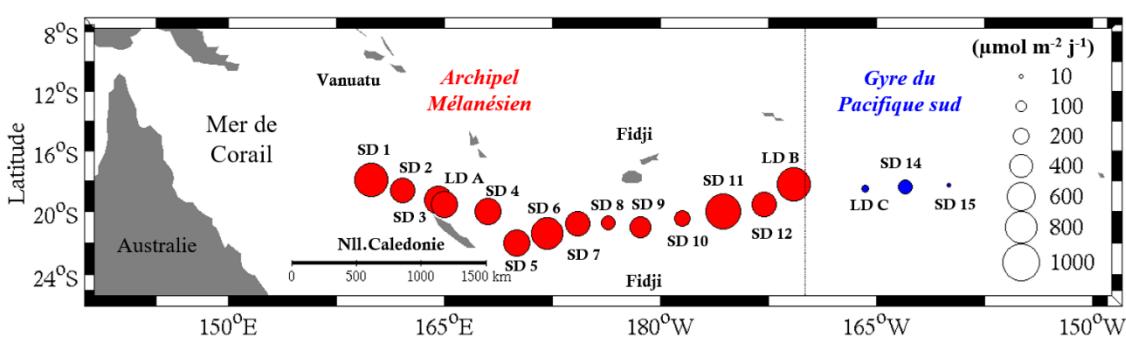


Figure 40. Taux de fixation de N₂ intégrés verticalement (µmol N m⁻² j⁻¹) mesurés lors de la campagne OUTPACE (Mars/Avril 2015). Les données sont tirées de Bonnet *et al.*, 2018.

3.3.3 Concentrations de la matière organique particulaire (NOP, POP)

Similairement à la distribution des taux de fixation de N₂, les concentrations en NOP et en POP montrent des valeurs maximales dans la couche de mélange et dans la partie haute des eaux de la thermocline supérieure (au-dessus de σ24.7) de l'Archipel Mélanésien et des valeurs minimales dans les eaux du gyre du Pacifique sud (Figure 41a, b ; Figure 42a, b). Les concentrations en NOP sont comprises entre 0.32 et 1.18 μmol L⁻¹ dans l'Archipel Mélanésien, et diminuent significativement ($p < 0.01$, *t-test*) dans les eaux du gyre du Pacifique sud, avec des valeurs comprises entre 0.17 et 0.32 μmol L⁻¹ (Figure 41a, b ; Figure 42a, b). Pareillement à la distribution du NOP, les concentrations en POP montrent des valeurs maximales (0.02 - 0.06 μmol L⁻¹) dans l'Archipel Mélanésien et minimales (0.01 - 0.02 μmol L⁻¹) dans les eaux du gyre du Pacifique sud (Figure 41a, b ; Figure 42a, b).

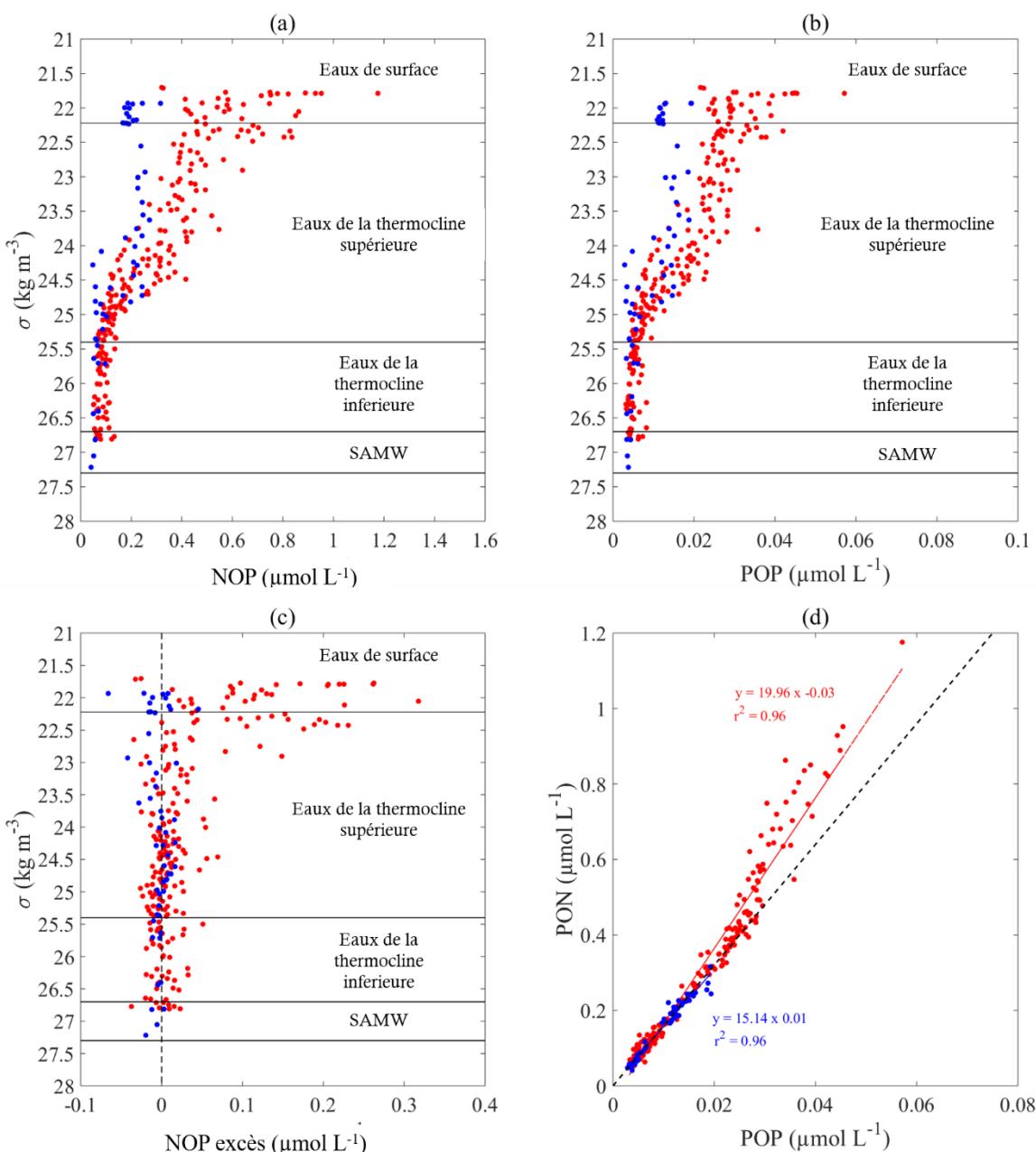


Figure 41. Concentrations en (a) NOP ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (b) en POP ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (c) en excès de NOP ($\mu\text{mol L}^{-1}$) vs. anomalie de densité (kg m^{-3}), (d) concentrations en POP ($\mu\text{mol L}^{-1}$) vs NOP ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (marqueurs rouges = eaux de l'Archipel Mélanésien, bleus= eaux du gyre), la ligne noire pointillée montre la relation qu'il existe dans le cas

où la formation et la reminéralisation de matière organique sont les seuls processus impliqués dans les variations observées et que ces processus se font dans les proportions proposées par Redfield.

Les concentrations en MOP montrent une stœchiométrie contrastée entre les eaux de l'Archipel Mélanésien et celles du gyre du Pacifique sud. En effet, similairement aux taux de fixation de N₂ et aux concentrations en MOP, les plus fortes concentrations d'excès de NOP (par rapport aux concentrations attendues selon le rapport de Redfield) sont observées dans la couche de mélange et le haut des eaux de la thermocline supérieure de l'Archipel Mélanésien, avec une valeur maximale de 0.37 μmol L⁻¹ (Figure 41d ; Figure 42c). Au contraire, dans les eaux du gyre du Pacifique sud, les concentrations d'excès de NOP sont proches de zéro. En dessous de σ23.5, les concentrations d'excès de NOP montrent une distribution similaire dans les deux régions étudiées avec des valeurs proches de celles calculées sur la base du rapport de Redfield (Figure 41c).

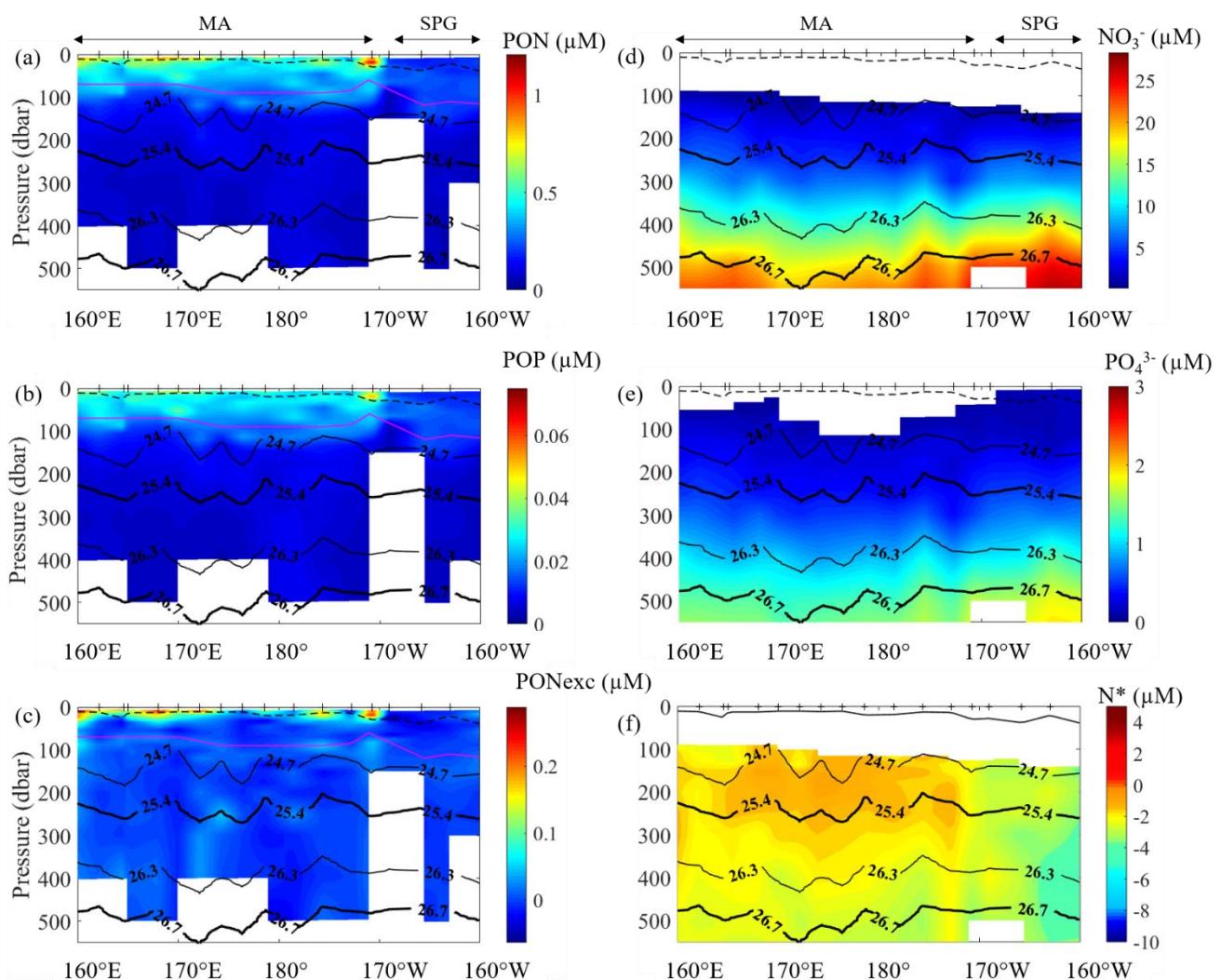


Figure 42. (a) NOP ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (b) POP ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (c) PON excès ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (d) NO_3^- , (e) PO_4^{3-} , (f) N^* mesurés lors la campagne OUTPACE (Mars/Avril 2015). La ligne noire pointillée correspond à la MLD, la ligne rose représente la profondeur de la couche euphotique et les lignes noires correspondent aux surfaces isopycnales. (MA = eaux de l'Archipel Mélanésien et SPG = eaux du gyre du Pacifique sud).

Sur l'ensemble des stations et des profondeurs échantillonnées, le rapport NOP:POP est compris entre 10.1 et 25.8 (figure non montrée). La valeur moyenne du rapport NOP:POP est proche du rapport de Redfield avec une valeur moyenne de 16.9 ± 2.4 . Néanmoins, une forte variabilité est observée entre les différentes régions océaniques (Archipel vs Gyre) et entre les différentes masses d'eau considérées. Dans les eaux du gyre du Pacifique sud, le rapport NOP:POP est proche de celui prévu par le rapport de Redfield (Tableau 10). Au contraire, dans les eaux de l'Archipel Mélanésien, le rapport NOP:POP observé dans les eaux de surface en présence d'organismes diazotrophes est compris entre 15 et 25 (19 ± 2 en moyenne).

Tableau 10. Valeurs moyennes ($\pm sd$), minimales et maximales des rapports NOP:POP observées lors de la campagne OUTPACE.

	Archipel Mélanésien				Gyre du Pacifique sud			
	Moyenne	sd	[min	max]	Moyenne	sd	[min	max]
[surface-MLD]								
NOP:POP	19	2	[14.6	25.3]	16	2	[12.6	20.2]
Eaux de la thermocline supérieure [MLD- σ 25.4]								
	17	1	[13.1	20.8]	16	1	[13.7	18.7]
Eaux de la thermocline inférieure [σ 25.4 σ 26.7]								
	17	3	[12.9	25.8]	15	1	[13.8	15.8]

3.3.4 Concentrations *in situ* de la matière minérale (NO_3^- , PO_4^{3-})

Une répartition typique des concentrations en éléments nutritifs en milieu oligotrophe est observée avec des valeurs extrêmement faibles dans les eaux de surface et maximales en profondeur. Les concentrations en NO_3^- montrent des valeurs inférieures à la limite de quantification dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau pour l'ensemble des stations échantillonnées (Figure 42d). Au contraire, les concentrations en PO_4^{3-} montrent des valeurs inférieures à la limite de quantification ou faibles uniquement dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau de l'Archipel Mélanésien, avec une valeur moyenne (pour les échantillons mesurables) de $0.07 \pm 0.01 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Figure 42e). Les concentrations en PO_4^{3-} augmentent significativement ($p < 0.01$, *t-test*) dans les eaux du gyre du Pacifique sud avec des valeurs comprises entre 0.11 et $0.17 \mu\text{mol L}^{-1}$ et une valeur moyenne de $0.15 \pm 0.02 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Figure 42e). Les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} augmentent graduellement dans les eaux de la thermocline supérieure et inférieure (Figure 43a, b). Les eaux de fond ($>\sigma 27.5$, 1000-2000 dbar, 2000 dbar correspondant à la mesure la plus profonde) présentent des concentrations maximales relativement homogènes dont les gammes de valeurs en NO_3^- et PO_4^{3-} sont comprises respectivement entre 35.10 et $36.50 \mu\text{mol L}^{-1}$ et entre 2.40 et $2.55 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Figure 43a, b).

Le rapport $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$ augmente fortement dans les eaux de la thermocline supérieure et présente des valeurs significativement plus fortes ($p < 0.01$, *t-test*) dans l'Archipel Mélanésien que dans les eaux du gyre du Pacifique sud (Figure 43c). Dans les eaux de la thermocline inférieure, le rapport $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$

reste significativement plus fort ($p < 0.01$, *t-test*) dans l'Archipel Mélanésien que dans les eaux du gyre du Pacifique sud. Dans les eaux de fond ($> \sigma 27.5$), le rapport $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$ atteint des valeurs maximales comprises entre 13.8 et 15.2.

La distribution des concentrations en NO_3^- vs. PO_4^{3-} suit une relation linéaire ($r^2 = 0.99$) avec une pente de 15.0 (Figure 43d). Dans les eaux de surface, un déficit en NO_3^- comparé à la valeur attendue en considérant le rapport de Redfield (ligne pointillée) est observé pour l'ensemble des données (Figure 43d).

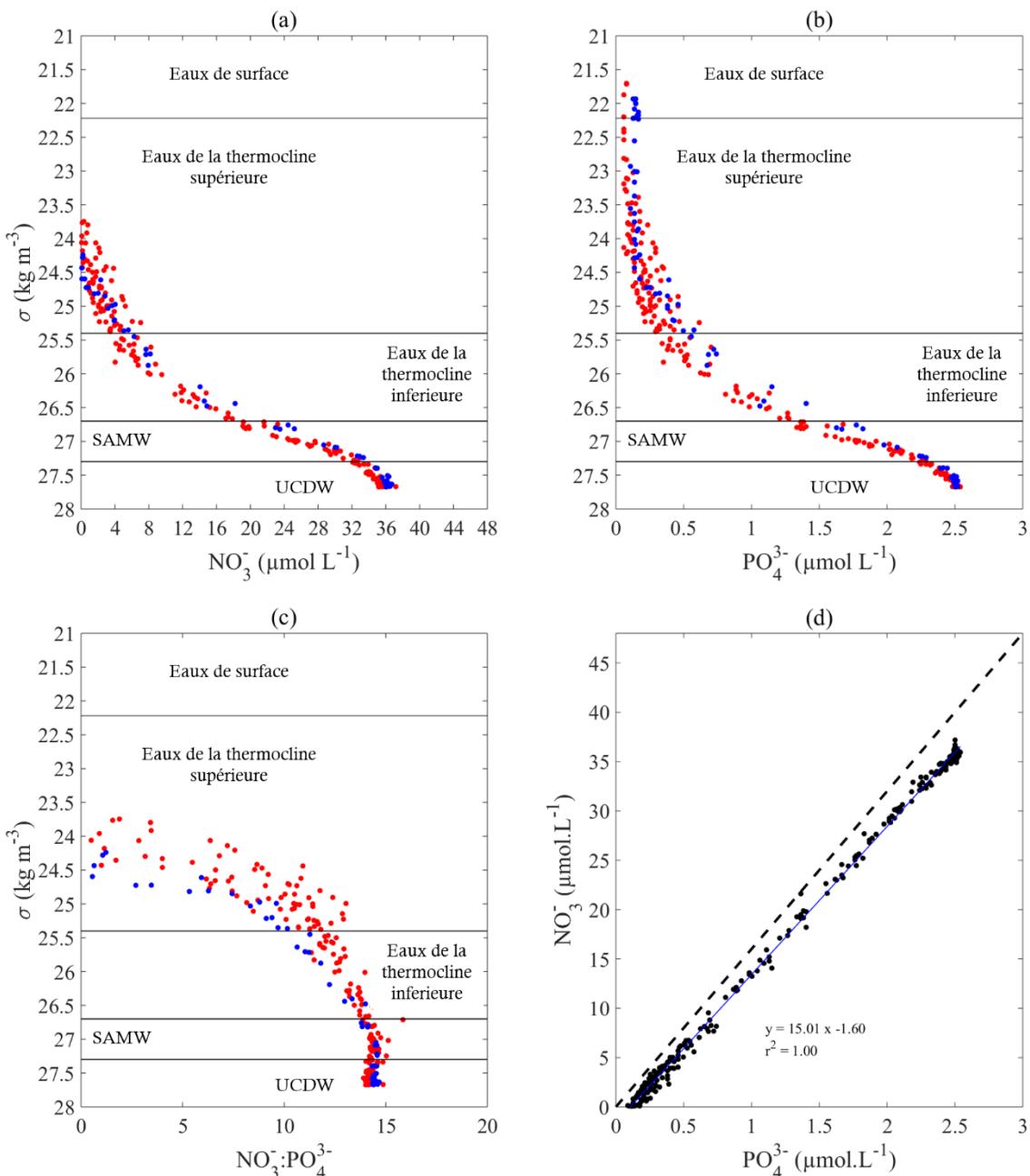


Figure 43. Concentrations en (a) NO_3^- ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (b) en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (c) rapport $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$ vs. anomalie de densité (kg m^{-3}), (d) concentrations en PO_4^{3-} ($\mu\text{mol L}^{-1}$) vs NO_3^- ($\mu\text{mol L}^{-1}$), (marqueurs rouges = eaux de l'Archipel Mélanésien, bleus= eaux du gyre), la ligne noire pointillée montre la relation qu'il existe dans le cas où la formation et la reminéralisation de matière organique sont les seuls processus impliqués dans les variations observées et que ces processus se font dans les proportions proposées par Redfield.

3.3.5 Distribution du N* dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique tropical sud-ouest

Similairement aux concentrations en NO_3^- , le N* montre des valeurs inférieures à la limite de quantification dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau pour l'ensemble des stations échantillonnées (Figure 42f). Des valeurs très négatives, comprises entre -2.10 et -4.35 mmol m^{-3} ($-3.18 \pm 0.40 \text{ mmol m}^{-3}$ en moyenne), sont observées dans les eaux de la thermocline du gyre du Pacifique sud (Figure 42f ; Figure 44). Des valeurs maximales de N* sont observées notamment dans les eaux de la thermocline supérieure ($<\sigma 25.4$) (Figure 42f ; Figure 44). Dans cette couche, le N* présente des valeurs relativement homogènes significativement plus fortes ($p < 0.01$, *t-test*) dans les eaux de l'Archipel Mélanésien que dans celles des eaux du gyre du Pacifique sud, avec des valeurs comprises entre -0.75 et -2.58 mmol m^{-3} et une valeur moyenne de $-1.62 \pm 0.40 \text{ mmol m}^{-3}$ (Figure 42f ; Figure 44). Bien que significativement plus fortes que les valeurs observées dans des eaux du gyre du Pacifique sud, les valeurs de N* diminuent progressivement avec la profondeur dans les eaux de la thermocline inférieure de l'Archipel Mélanésien.

La zone hachurée présentée sur la Figure 44 correspond à la variation moyenne de concentrations de N* observée ($\Delta N^*_{\text{mesuré}}$) entre les eaux du gyre du Pacifique sud et celles de l'Archipel Mélanésien (en négligeant, dans un premier temps, les processus d'advection latérale et de mélanges isopycniaux). Le calcul de la quantité totale $\Delta N^*_{\text{mesuré}}$ intégrée verticalement sur de la profondeur est donné par l'Équation 47 :

Équation 47

$$\Delta N^*_{\text{mesuré}} = \int_{Z_1}^{Z_2} N_{AM}^* - N_{GY}^* \cdot dz \quad (\text{mmol m}^{-2})$$

Les valeurs N^*_{AM} et N^*_{GY} , correspondent aux concentrations moyennes en N* (respectivement la ligne rouge et bleue sur la Figure 44). La couche Z_1-Z_2 correspond à l'épaisseur cumulée des eaux de la thermocline, qui sont comprises entre $\sigma 24$ et $\sigma 26.7$ (ce qui correspond approximativement aux eaux situées entre 100 et 500 dbar, Figure 37). En prenant en compte les écarts-types associés aux valeurs moyennes de N^*_{AM} et N^*_{GY} , nous obtenons un $\Delta N^*_{\text{mesuré}}$ moyen de $588 \pm 341 \text{ mmol m}^{-2}$ entre les deux régions.

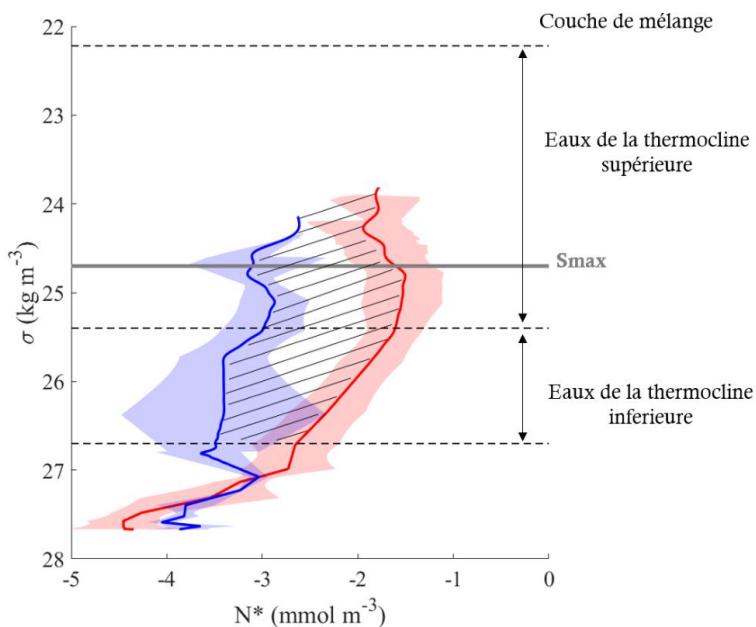


Figure 44. Concentrations en N^* (\pm sd) (mmol m^{-3}) vs anomalie de densité (kg m^{-3}), (ligne rouge = eaux de l’Archipel Mélanésien, bleue= eaux du gyre, S_{max} = maximum de salinité). La zone hachurée représente la différence de concentration moyenne entre les deux régions.

3.3.6 Calcul de l’apport d’azote via la fixation de N_2 ($\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$)

Pour calculer la contribution de la fixation de N_2 observée dans l’Archipel Mélanésien sur les valeurs de N^* , il est nécessaire de quantifier les variations de N^* dans les eaux de la thermocline induites par l’apport d’azote imputable à la formation de biomasse diazotrophe enrichie en azote ($\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$).

La Figure 45 représente schématiquement le fonctionnement d’un système, correspondant aux eaux de l’Archipel Mélanésien, soumis à la fixation de N_2 observée dans la couche éclairée lors de la campagne OUTPACE dans lequel les processus d’advection latérale sont négligés. Les détails du calcul du $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ sont donnés dans la Section 1.2.4 du Chapitre 1.

Les taux de fixation de N_2 moyen (N_{input}) mesurés pendant la campagne sont de $0.631 \pm 0.286 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Pour calculer un taux annuel de $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$, il est nécessaire de rapporter les taux de fixation de N_2 mesurés pendant la campagne sur une échelle de temps annuelle. À ce jour aucun suivi saisonnier du processus de fixation de N_2 n’a été effectué dans le WTSP. Cependant, les efflorescences dominées par les organismes diazotrophes ont été observées principalement en période stratifiée. La plupart de l’activité diazotrophe a été reportée entre la surface et 50 m dans le WTSP (Bonnet *et al.*, 2015 ; 2018) et dans les 60 premiers mètres de la colonne d’eau à la station ALOHA (Dore *et al.*, 2002). En se basant sur le suivi temporel de la profondeur de la couche de mélange obtenu à partir des mesures des flotteurs BGC-Argo (cf. Chapitre 4), la MLD a été quasiment constamment inférieure à 60 m entre Septembre et Juin. On a pu ainsi poser l’hypothèse que les taux de fixation de N_2 mesurés pendant la campagne OUTPACE ont été constants pendant cette période de l’année (soit 305 jours).

On obtient ainsi un N^{input} moyen de $192 \pm 87 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ avec des valeurs minimales et maximales respectivement de 105 et 280 $\text{mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. En considérant un rapport NOP:POP moyen de 19, la reminéralisation de cette MOP enrichie en azote dans les eaux de la thermocline se reflètera par un $\Delta N^*_{diazotrophe}$ de $30 \pm 19 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Figure 45). En d'autres mots, une fixation biologique de $192 \pm 87 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ dans les eaux de surface se reflètera par une variation positive du N^* de $30 \pm 19 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ dans les eaux de la thermocline.

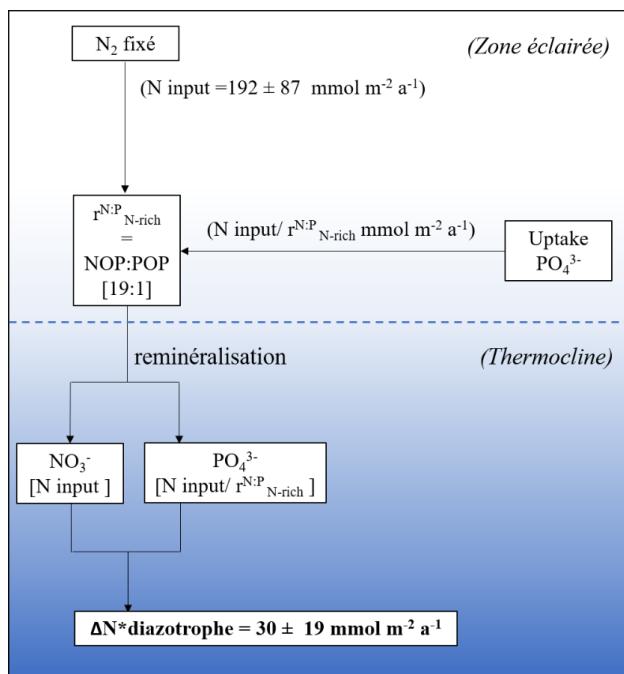


Figure 45. Représentation schématique des effets de la formation et de la reminéralisation de matière organique particulière d'organismes diazotrophes sur les variations du N^* ($\Delta N^*_{diazotrophe}$) dans les eaux de la thermocline. Les données de fixation de N_2 sont rapportées à une échelle de temps annuelle en considérant que le processus de fixation de N_2 est constant entre Septembre et Juin.

3.3.7 Distribution du N^* à l'échelle du bassin du Pacifique sud

Dans la suite de cette étude, les concentrations en N^* observées dans les eaux de la thermocline pendant la campagne OUTPACE ont été replacées dans un contexte spatial plus large (marqueurs noirs colorés sur la Figure 46) dans les eaux de la thermocline supérieure ($\sigma 24.7$) et inférieure ($\sigma 26.3$) du Pacifique sud. À l'échelle du bassin du Pacifique sud, les valeurs maximales de N^* sont observées dans les eaux de la thermocline de la mer de Corail et de Tasman entre 20° S et 30° S de latitude et entre 150° E et 180° E de longitude, avec des valeurs moyennes atteignant respectivement -1.6 ± 0.4 et $-2.3 \pm 0.4 \text{ mmol m}^{-3}$ sur $\sigma 24.7$ et $\sigma 26.3$ (zone « WSP » sur la Figure 46a, b). Ces fortes valeurs de N^* persistent dans la partie centrale du Pacifique sud à 32° S de latitude et entre 180° E et 135° E de longitude avec des valeurs moyennes atteignant respectivement -1.5 ± 0.2 et $-2.6 \pm 0.2 \text{ mmol m}^{-3}$ sur $\sigma 24.7$ et $\sigma 26.3$ (zone « CSP » sur la Figure 46a, b). Ces valeurs relativement fortes de N^* chutent drastiquement à 32° S de latitude et entre 110° W et entre 85° W de longitude à proximité de la côte de l'Amérique du sud (zone « ESP » sur la Figure 46a, b).

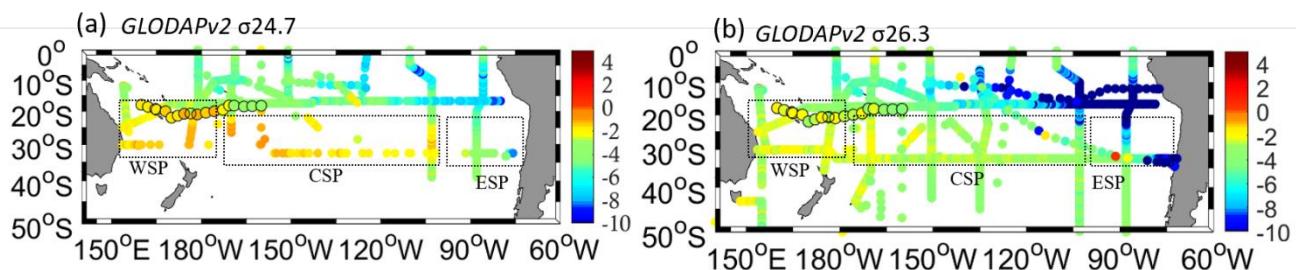


Figure 46. N^* (mmol m^{-3}) dans les eaux de la thermocline (a) supérieure ($\sigma 24.7$) et (b) inférieure ($\sigma 26.3$). Les données proviennent de la base de données GLODAPv2 (Olsen *et al.*, 2016) et de la campagne OUTPACE (WSP = Pacifique sud-ouest, CSP = Pacifique sud-central, ESP = Pacifique sud-est).

La Figure 47 présente les simulations numériques de la distribution du N^* dans les eaux de la thermocline supérieure ($\sigma 24.7$) et inférieure ($\sigma 26.3$) du Pacifique sud dans lesquelles le processus de fixation de N_2 a été désactivé (« NOFIX », Figure 47a, b) ou activé (« STANDARD », Figure 47c, d).

Dans la configuration du modèle dite « NOFIX », les valeurs maximales de N^* sont observées au sud de 30°S (Figure 47a, b). Dans cette configuration, seulement la reminéralisation de matière organique non diazotrophe ainsi que le processus de dénitrification influencent les concentrations en NO_3^- et en PO_4^{3-} . Les valeurs de N^* diminuent drastiquement dans toutes les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique sud en suivant le schéma général de la circulation du gyre. Inversement, dans la configuration du modèle dite « STANDARD », de fortes valeurs de N^* sont observées dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique sud tout entier. Dans ce cas, les processus de fixation de N_2 et de dénitrification ont tous deux une influence sur le signal du N^* à l'échelle du bassin du Pacifique sud. Des valeurs maximales de N^* sont notamment observées dans le WTSP, proche de la localisation de la campagne OUTPACE (ligne noire pointillée, Figure 47c, d) et des valeurs minimales dans la région de l'OMZ.

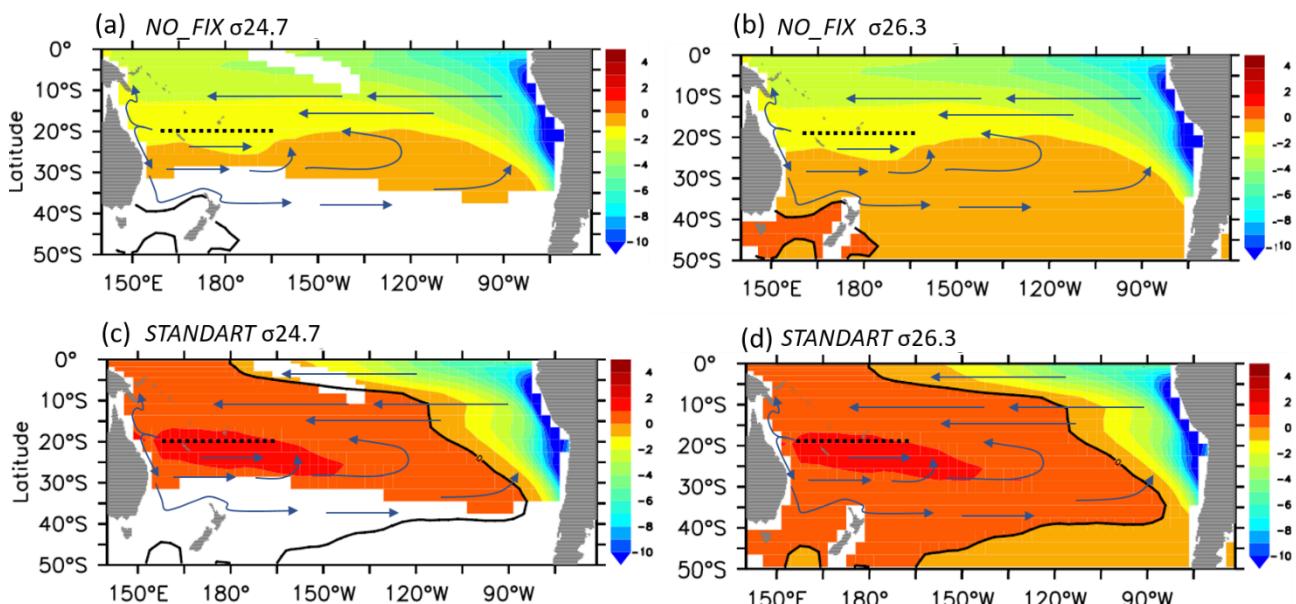


Figure 47. N^* (mmol m^{-3}) dans les eaux de la thermocline (a) supérieure ($\sigma 24.7$) et (b) inférieure ($\sigma 26.3$). Les données proviennent de simulations numériques (modèle couplé océan-biogéochimie MOM4, CM2, 1, Gnanadesikan *et al.*, 2006), courtoisie de A.Landolfi.

3.4 Discussion

3.4.1 La fixation de N₂, principale source d'azote capable de soutenir la production de matière organique particulière dans le Pacifique tropical sud-ouest ?

Les taux de fixation de N₂ qui ont été observés dans l'Archipel Mélanésien peuvent être inclus dans la gamme haute (100-1000 µmol N m⁻² j⁻¹) des taux précédemment reportés dans la base de données globale *MARine Ecosystem DATA* (*Luo et al.*, 2012). Quels sont les impacts de cette intense fixation de N₂ sur les propriétés biogéochimiques de cette région ?

Malgré des concentrations en éléments nutritifs extrêmement faibles, une quantité significative de MOP s'est accumulée dans la couche de mélange de l'Archipel Mélanésien, suggérant une source océanique de MOP en surface (Figure 42a, b). Généralement, les eaux de surface de l'océan Pacifique sud subtropical sont considérées comme oligotrophes (*Claustre and Maritonera*, 2003). Ce caractère oligotrophe se caractérise par de très faibles concentrations en MOP (*Raimbault et al.*, 2008). En effet, les concentrations mesurées en NOP dans les milieux oligotrophes sont généralement inférieures à 0.6 µmol L⁻¹ (*Hebel and Karl*, 2001 ; *Moutin and Raimbault*, 2002 ; *Martini et al.*, 2013). Au contraire, les concentrations que nous observons (notamment à la station LD B) sont du même ordre de grandeur que celles mesurées dans les eaux subpolaires des latitudes nord (*Sarmiento and Gruber*, 2006), qui ont en général une limite inférieure fixée à 1.2 µmol L⁻¹ en NOP (*Gruber*, 2008 ; *Martini et al.*, 2013).

Comment expliquer ces relatives fortes concentrations en MOP dans des eaux dépourvues d'éléments nutritifs quantifiables ? Parallèlement à une forte stratification (MLD < 23 dbar), la profondeur de la nitracline a été observée à approximativement 90 dbar pendant la campagne OUTPACE (*Moutin et al.*, 2018). L'apport d'azote par mélange vertical ou par diffusion semble donc avoir été négligeable pendant la période étudiée. En effet, de récentes études ont montré que l'apport vertical de NO₃⁻ en provenance des eaux plus riches sous-jacentes, ainsi que les dépôts atmosphériques d'azote étaient extrêmement faibles pendant la durée de la campagne OUTPACE (*Moutin et al.*, 2018 ; *Caffin et al.*, 2018a), et n'ont pu soutenir la production de MOP. Par conséquent, la fixation de N₂ semble la seule source possible d'azote nouveau capable de soutenir la production de MOP observée, du moins à l'échelle de temps de la campagne. Cette hypothèse est soutenue par le fait que les concentrations en NOP et en POP sont significativement positivement corrélées avec les taux de fixation de N₂ dans cette région ($R^2 = 0.70$ and 0.63, $p < 0.001$, *Pearson's correlation coefficient*).

3.4.2 Origine de l'apport d'azote en excès dans les eaux de surface et de la thermocline du Pacifique tropical sud-ouest

3.4.2.1 Origine de l'excès d'azote organique particulaire dans les eaux de surface

Les études se focalisant sur la composition chimique de la matière particulaire en suspension des organismes diazotrophes sont rares. La plupart des études mentionnant des rapports NOP:POP ont été réalisées soit dans le gyre du Pacifique nord (*Karl et al.*, 1992 ; 2001), soit dans l'Atlantique (*Hansell et al.*, 2004), le WTSP restant jusqu'à aujourd'hui une région encore non échantillonnée. La composition chimique de la matière particulaire en suspension mesurée lors d'efflorescences de diazotrophes se caractérise par des rapport NOP:POP compris entre 20 (*Mague et al.*, 1977) et 125 (*Karl et al.*, 1992). Les valeurs du rapport NOP:POP dans l'Archipel Mélanésien sont proches de la limite basse (NOP:POP = 20) précédemment reportée par *Mague et al.* (1977) et sont clairement plus faibles que les valeurs record observées par *Karl et al.* (1992). Cette différence peut s'expliquer par le fait que la valeur record de 125 du rapport NOP:POP reportée par *Karl et al.* (1992) représente uniquement la composition chimique de la MOP mesurée lors d'une efflorescence de *Trichodesmium* (cf. Table 1 dans *Karl et al.*, 1992). Au contraire, les valeurs du rapport NOP:POP observées pendant la campagne OUTPACE sont représentatives de l'ensemble des particules présentes, c'est-à-dire celles associées aux organismes diazotrophes, mais également celles associées aux organismes non diazotrophes, aux organismes hétérotrophes, et aux détritus (*Hebel and Karl*, 2001). Une forte corrélation linéaire significative a été obtenue entre les concentrations d'excès de NOP et les taux de fixation de N₂ ($R^2 = 0.86$, $p < 0.001$, *Spearman's correlation coefficient*), ce qui suggère fortement que l'excès d'azote organique contenu dans l'ensemble des particules présentes dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien provient de l'apport d'azote nouveau due à l'activité diazotrophe.

3.4.2.2 Origine de l'excès d'azote inorganique dans les eaux de la thermocline

Parallèlement aux fortes concentrations en MOP enrichie en azote observées dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien, une relative forte augmentation du N* a été observée dans les eaux de la thermocline. Quels sont les processus à l'origine d'un tel écart des valeurs de N* (zone hachurée sur la Figure 44) entre les eaux de la thermocline de l'Archipel Mélanésien et celles du gyre du Pacifique sud ? Les concentrations en NO₃⁻ et en PO₄³⁻ ont augmenté (Figure 43a, b) parallèlement à une diminution des concentrations en NOP et en POP principalement dans les eaux de la thermocline supérieure (Figure 41a, b), suggérant comme attendue une reminéralisation de matière organique chutant dans la colonne d'eau (*Redfield et al.*, 1953). La distribution des concentrations en NOP vs POP suit une relation linéaire dans les deux régions étudiées (Figure 48). Néanmoins, la relation NOP vs POP observée dans les eaux de la thermocline de l'Archipel Mélanésien présente une pente plus importante, comprise entre 25 dans

la zone éclairée et 17 dans celle aphotique. Ces résultats suggèrent que dans l'Archipel Mélanésien, la chute de particules enrichies en azote de la surface vers la région aphotique, s'accompagne d'un apport en NO_3^- par reminéralisation de NOP supérieure à la valeur attendue par la stœchiométrie de Redfield. Ces hypothèses sont cohérentes avec la forte augmentation des rapports $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$ (Figure 43c) et des valeurs de N^* (Figure 42f ; Figure 44) entre les eaux de la thermocline supérieure du gyre du Pacifique sud et celles de l'Archipel Mélanésien.

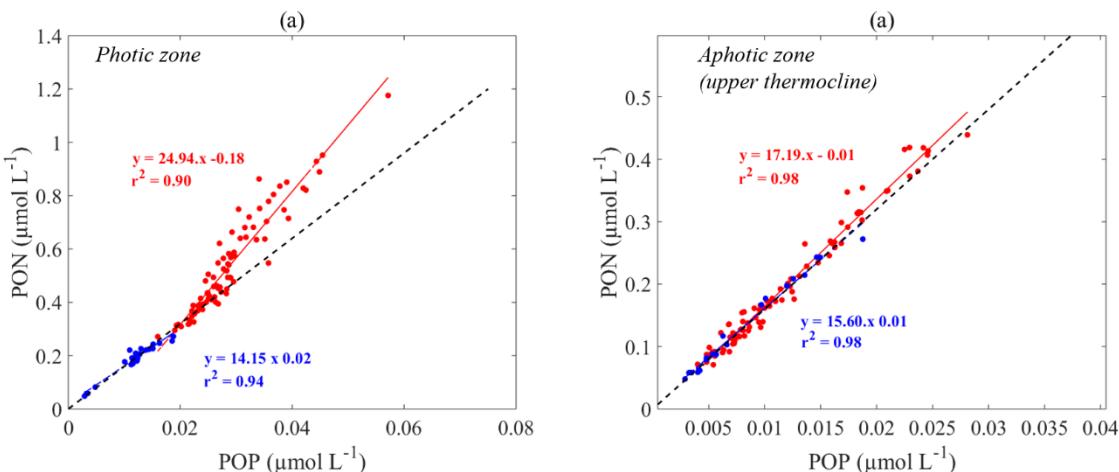


Figure 48. Concentrations en NOP vs POP (a) dans la zone éclairée, (b) dans la zone aphotique, (marqueurs rouges = eaux de l'Archipel Mélanésien, bleus= eaux du gyre). La ligne noire pointillée montre la relation qu'il existerait si la formation et la reminéralisation de matière organique dans la zone éclairée, ou uniquement la reminéralisation dans la zone aphotique, étaient réalisées en respectant le rapport de Redfield.

Hormis la reminéralisation de matière organique diazotrophe enrichie en azote, nous avons vu dans la section 1.2.4 du chapitre 1 que différents processus pouvaient induire des variations de N^* : les apports atmosphériques, la reminéralisation préférentielle d'un stock par rapport à un autre et la reminéralisation locale de matière organique non diazotrophe enrichie en azote produite en surface et chutant dans la colonne d'eau, (Mickael *et al.*, 1996 ; Hansell *et al.*, 2004 ; 2007).

Les études sur les rapports N:P des dépôts atmosphériques dans l'océan ont eu lieu principalement en Atlantique (Baker *et al.*, 2003 ; Chen *et al.*, 2007, entre autres). Les dépôts atmosphériques *in situ* ont été peu étudiés dans l'océan Pacifique sud. À partir d'une étude de modélisation numérique, les dépôts de poussières atmosphériques ont pu être considérés comme très faibles dans la région du WTSP ($0.005\text{--}0.01 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et encore plus faibles dans la partie centrale du Pacifique tropical central ($<0.005 \text{ mg m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) (Figure 49, Wagener *et al.*, 2008). Pendant la campagne OUTPACE, les mesures de dépôts atmosphériques d'azote étaient également extrêmement faibles en comparaison des flux totaux d'azote dans la partie haute de la colonne d'eau (Caffin *et al.*, 2018a). Il semble donc que l'impact des dépôts atmosphériques sur les variations de N^* pourrait représenter une contribution mineure et négligeable par rapport aux variations de N^* observées. Néanmoins, les incertitudes concernant des dépôts d'azote et de phosphate atmosphériques dans le WTSP rendent l'estimation de la contribution des dépôts atmosphériques sur les variations de N^* difficile à ce jour.

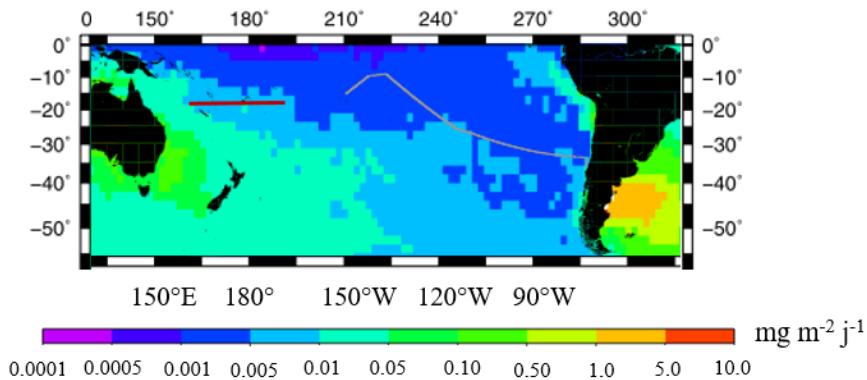


Figure 49. Dépôt de poussière moyen ($\text{mg m}^{-2} \text{j}^{-1}$) entre Avril 2004 et Mars 2005 dans le bassin du Pacifique sud. Figure tirée et modifiée de Wagener *et al.* (2008). La ligne rouge représente la localisation de la campagne OUTPACE.

Une reminéralisation préférentielle de NOP en NO_3^- par rapport à celle du POP en PO_4^{3-} , ou *vice versa*, pourrait également contribuer aux variations de N^* (Landolfi *et al.*, 2008). En effet, la MOP produite dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien pourrait en chutant dans la colonne d'eau subir une reminéralisation préférentielle et par conséquent faire varier le N^* . Il a été précédemment reporté à de nombreuses reprises, que le POP est reminéralisé plus rapidement que le NOP dans les eaux de la thermocline subtropicale (Clark *et al.*, 1998 ; Abell *et al.*, 2000 ; Schneider *et al.*, 2003). Contrairement aux variations positives de N^* observées dans cette étude, une reminéralisation préférentielle de POP en PO_4^{3-} par rapport à celle du NOP en NO_3^- , devrait en toute logique avoir un effet négatif sur la valeur absolue du N^* dans les eaux de la thermocline.

Les variations positives de N^* pourraient également être attribuées à la reminéralisation de MOP non diazotrophe avec un rapport différent de celui de Redfield. En effet, des études ont montré que le rapport NOP:POP est $> 26:1$ dans les eaux chaudes des régions oligotrophes du Pacifique sud (Martiny *et al.*, 2013), malgré le fait que les taux de fixation de N_2 ont été considérés comme très faibles dans les eaux adjacentes à l'ETSP, dans la partie centrale du gyre du Pacifique sud (Moutin *et al.*, 2008 ; Knapp *et al.*, 2016) ainsi que dans les eaux du gyre du Pacifique sud échantillonnées pendant la campagne OUTPACE (Figure 40). Les rapports NOP:POP relativement élevés précédemment observés dans les eaux chaudes des régions oligotrophes du Pacifique sud ont été attribués à la présence des cyanobactéries non diazotrophes *Synechococcus* et *Prochlorococcus* (Heldal *et al.*, 2007; Martiny *et al.*, 2013). Ces dernières, notamment *Prochlorococcus*, sont en effet prédominantes dans les eaux pauvres en éléments nutritifs (Bock *et al.*, 2018). Précédemment, il a été suggéré que la reminéralisation de la matière organique de cyanobactéries non diazotrophes pouvait contribuer à augmenter le N^* (Mills and Arrigo, 2010 ; Zamora *et al.*, 2010 ; Singh *et al.*, 2013, 2017). Il a été cependant suggéré que la contribution des cyanobactéries non diazotrophes aux variations de N^* était relativement faible dans l'océan Atlantique (Landolfi *et al.*, 2008). La contribution des cyanobactéries non diazotrophes à l'accumulation de N^* dans le Pacifique sud est difficilement quantifiable, dans le contexte de cette étude. Néanmoins, pour

avoir une potentielle influence sur les variations de N*, ces espèces ont besoin d'être soutenue par une source externe d'azote dans le système (*Landolfi et al.*, 2008). Lors de la campagne OUTPACE, il a été montré que quasiment toute la production nouvelle (> 90%) était soutenue par l'apport d'azote *via* la fixation de N₂ (*Caffin et al.*, 2018b). La disponibilité en azote nouveau dérivant de l'activité diazotrophe a permis le développement successif de micro-organismes non diazotrophes (*Caffin et al.*, 2018b ; *Leblanc et al.*, 2018). La reminéralisation de la MOP de cyanobactéries non diazotrophes chutant dans la colonne d'eau pourrait, comme cela a été souligné dans de précédentes études (*Mills and Arrigo*, 2010 ; *Zamora et al.*, 2010 ; *Singh et al.*, 2013, 2017), contribuer à faire augmenter le N*. Néanmoins, une forte corrélation positive entre la fixation de N₂ et l'abondance des cyanobactéries non diazotrophes, avec notamment une forte dominance de *Prochlorococcus*, a été observée dans les eaux de l'Archipel Mélanésien (Figure 50, *Bock et al.*, 2018). Ces récentes observations suggèrent que dans la région spécifique de l'Archipel Mélanésien, le potentiel apport d'azote en excès lié à la reminéralisation de matière organique de cyanobactéries non diazotrophes est soutenu à la base de la chaîne trophique par l'apport d'azote *via* l'activité diazotrophe.

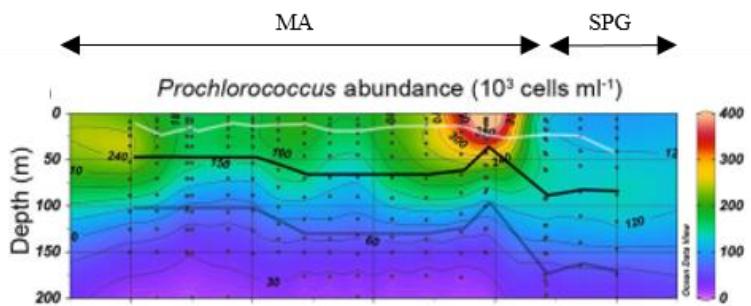


Figure 50. Abondance de *Prochlorococcus* mesurée pendant la campagne OUTPACE (cell mL⁻¹). La ligne noire représente la profondeur de l'isolume 2.7 et la ligne grise correspond à la profondeur de l'isolume 0.1. (Image tirée et modifiée de *Bock et al.* 2018).

À ce stade de l'étude, il semble que la production de MOP soutenue par la fixation de N₂ et la reminéralisation de cette MOP chutant dans la colonne d'eau sont les principaux processus pouvant expliquer l'écart des valeurs de N* entre les eaux de la thermocline de l'Archipel Mélanésien et celles du gyre du Pacifique sud (zone hachurée sur la Figure 44). En effet, nous avons montré dans la section 3.3.6, à partir d'un simple modèle 1D, que la fixation de N₂ observée dans le WTSP pouvait être à l'origine d'une variation du N* de $30 \pm 19 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ($\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$). Parallèlement, nous avons mesuré une variation de N* entre les eaux du gyre du Pacifique sud et celles de l'Archipel Mélanésien de $588 \pm 341 \text{ mmol m}^{-2}$ ($\Delta N^*_{\text{mesuré}}$).

Le gradient d'âge idéal pCFC-12 (en années) mesuré sur chaque isopycne (Δt) dans les eaux de la thermocline peut être estimé en faisant correspondre les concentrations en pCFC-12 obtenues à partir des données GLODAP v2 (*WOCE name*, P21 1994) à la fraction molaire moyenne des concentrations atmosphériques en CFC-12 (*Walker et al.*, 2000) (les détails du calcul du gradient d'âge idéal sont

présentés en Annexe 2). Le temps estimé pour que les eaux de la thermocline supérieure soient transportées des eaux du gyre du Pacifique sud vers l'Archipel Mélanésien a été estimé à 2.8 ± 0.3 années. Ces estimations sont cohérentes avec le gradient d'âge observé entre les eaux du gyre du Pacifique sud et l'Archipel Mélanésien obtenu à partir des simulations du modèle couplé MOM4, CM2, 1 (Figure 51, courtoisie de A. Landolfi). Les résultats du modèle montrent, en effet, un gradient longitudinal d'est en ouest (Δt) des eaux centrées sur $\sigma 24.7 \leq 5$ ans (ligne rouge, Figure 51).

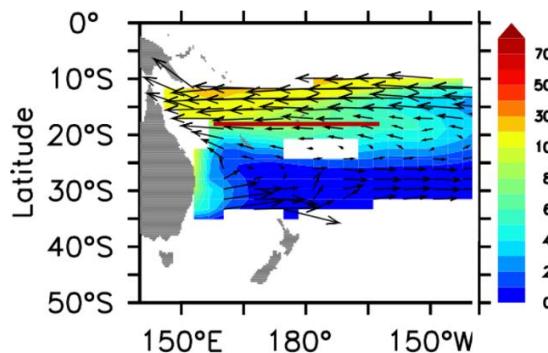


Figure 51. Age idéal des eaux situées sur la surface isopycnale 24.7. Ces données sont issues du modèle de circulation globale MOM4, CM2, 1 (Gnanadesikan *et al.*, 2006), (courtoisie de A. Landolfi). La ligne rouge représente la localisation de la section OUTPACE.

Le taux d'accumulation de N* ($\Delta N^*_{\text{mesuré}} / \Delta t$, en $\text{mmol m}^{-2} \text{a}^{-1}$) dans les eaux de la thermocline entre les eaux du gyre du Pacifique sud et de l'archipel Mélanésien peut donc être estimé à $210 \pm 173 \text{ mmol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ en considérant un Δt de 2.8 ± 0.3 années, ce qui est supérieur au $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ calculé précédemment. Cet écart entre $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ et $\Delta N^*_{\text{mesuré}}$ pourrait être expliqué, d'une part par une sous-estimation liée au calcul du $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$, et d'autre part, à la circulation et aux mélanges des masses d'eau, qui n'ont pas été considérés dans nos calculs, et qui pourraient fortement contribuer à faire varier le signal du N* dans le Pacifique tropical sud et être à l'origine d'une variation positive du $\Delta N^*_{\text{mesuré}}$.

3.4.3 Incertitudes associées aux calculs de $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$

Nous avons vu dans le chapitre 1 que, pour quantifier le $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$, il est nécessaire d'estimer l'apport d'azote *via* la fixation de N₂ sur une échelle de temps annuelle. Dans cette étude, pour quantifier le $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ sur une année, nous avons posé l'hypothèse que les taux de fixation de N₂ mesurés pendant la campagne OUTPACE étaient constants sur toute la période stratifiée (305 jours/an). Cette hypothèse sous-entend que les conditions environnementales observées pendant la campagne OUTPACE étaient constantes pendant 305 jours de l'année. Néanmoins, le manque de suivi saisonnier dans le WTSP rend cette hypothèse difficilement vérifiable à ce jour. Pour pouvoir estimer au mieux le $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$, il serait nécessaire d'investiguer par la suite la distribution spatiale et temporelle de l'activité diazotrophe dans le WTSP *via* des mesures directes *in situ*, ou bien encore par l'intermédiaire de proxys optiques de la matière organique.

Le second facteur qui pourrait contribuer aux variations du ΔN^* _{diazotrophe} est le rapport NOP:POP de la matière organique enrichie en azote exportée des eaux de surface vers les eaux de la thermocline. En effet, pour un taux de fixation de N₂ constant, les valeurs du ΔN^* _{diazotrophe} peuvent varier d'un facteur 6 en fonction du rapport NOP:POP considéré (Tableau 11).

Tableau 11. Variations du ΔN^* _{diazotrophe} en fonction du rapport $r^{N:P}_{N-Rich}$.

	$r^{N:P}_{N-Rich}$	$r^{N:P}_{nitrif}$	N input (mmol N m ⁻² a ⁻¹)	ΔN^* _{diazotrophe} (mmol N m ⁻² a ⁻¹)
Minimum OUTPACE	17	16	192 ± 87	11 ± 7
Moyenne OUTPACE	19			30 ± 19
Maximum OUTPACE	21			46 ± 30
<i>Singh et al. 2013</i>	45			124 ± 79
<i>Gruber and Sarmiento, 1997</i>	125			168 ± 108
Hypothèse de la reminéralisation préférentielle de POP	∞			192 ± 87

Dans le cas de notre étude, nous avons utilisé le rapport NOP:POP de 19 de l'ensemble de la MOP présente dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien. Néanmoins, le rapport NOP:POP de la MOP exportée dans les eaux de la thermocline pourrait être différent de celui observé en surface. D'après une récente étude de modélisation numérique, *Gimenez et al.* (2018) ont suggéré qu'il existait une reminéralisation préférentielle de POP par rapport au NOP dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien. Cette reminéralisation préférentielle de POP pourrait ainsi permettre de diminuer la limitation en PO₄³⁻ dans les eaux de surface et de favoriser les organismes diazotrophes. Une reminéralisation préférentielle de POP dans les eaux de surface devrait affecter le rapport NOP:POP de la matière organique exportée dans les eaux de la thermocline et par conséquent le calcul du ΔN^* _{diazotrophe}. En supposant que le stock de POP est reminéralisé majoritairement dans les eaux de surface, le rapport NOP:POP exporté dans les eaux de la thermocline devrait tendre vers l'infini. Dans ce cas, le ΔN^* _{diazotrophe} devrait être proche de l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ dans les eaux de surface (Tableau 11).

L'absence de prise en compte du processus de reminéralisation préférentielle du stock de POP dans les eaux de surface de certaines régions influencées par le processus de fixation de N₂ et ses potentiels effets sur le rapport NOP:POP de la matière exportée, pourraient être à l'origine d'une forte surestimation des budgets d'apport d'azote (Tableau 12). Une meilleure connaissance de la variabilité saisonnière des rapports NOP:POP de la matière exportée, et des processus qui pourraient modifier ces rapports dans la colonne d'eau, semblent des conditions *sine qua non* dans l'obtention la plus réaliste possible des budgets d'azote.

Tableau 12. Calcul hypothétique de l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ (N input) en fonction du rapport NOP:POP de la matière exportée ($r^{N:P}_{N\text{-Rich}}$).

	$r^{N:P}_{N\text{-Rich}}$	$r^{N:P}_{\text{nitrif}}$	$\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ (mmol N m ⁻² a ⁻¹)	N input (mmol N m ⁻² a ⁻¹)
Minimum OUTPACE	17	16	30	510
Moyenne OUTPACE	19			192
Maximum OUTPACE	21			126
<i>Singh et al.</i> 2013	45			47
<i>Gruber and Sarmiento</i> , 1997	125			34

3.4.4 Potentiel effet de la circulation et du mélange des masses d'eau sur le ΔN^* mesuré

La circulation et le mélange des masses d'eau peuvent fortement contribuer à redistribuer le signal du N* dans le Pacifique tropical sud. En effet, les variations locales de N* observées dans une masse d'eau peuvent être attribuées aux processus de fixation de N₂ et de dénitrification, mais également au transport et aux mélanges associés à cette masse d'eau au cours de son histoire (Deutsch *et al.*, 2001).

Il a été montré que les eaux de surface du Pacifique-est et central sont marquées par de très faibles valeurs de N*, en lien avec la forte activité de dénitrification caractéristique de l'OMZ. Ces faibles valeurs de N* vont être redistribuées en direction de l'ouest *via* la circulation du gyre du Pacifique sud dans les eaux de surface et de la thermocline subtropicale du Pacifique sud (Deutsch *et al.*, 2001, 2007, 2012 ; Moutin *et al.*, 2008). Selon nos résultats, des valeurs très négatives de N* (< -2 mmol m⁻³) ont été observées dans les eaux de la thermocline du gyre du Pacifique sud (Figure 42f). Est-ce que les faibles valeurs de N* observées dans les eaux de surface de l'OMZ sont à l'origine des valeurs négatives de N* observées dans les eaux du gyre dans le WTSP ?

Parallèlement aux faibles valeurs de N* observées dans les eaux de la thermocline du gyre du Pacifique sud, un maximum de salinité est observé dans les eaux de la thermocline supérieure (Figure 37b). La profondeur des eaux incluant ce maximum de salinité est en permanence supérieure à celle de la MLD, ce qui implique que ces eaux de subsurface (95-180 dbar) peuvent être considérées comme totalement isolées des forçages atmosphériques. Nous avons vu, dans la section 3.2.2.1, que la présence du maximum de salinité observé dans les eaux de la thermocline du WTSP peut s'expliquer uniquement par le transport d'est en ouest *via* le CES des eaux de surface (STUW) chaudes et salées (et marquées par un faible N*) qui ont subduqué dans la partie centrale (12°-25° S ; 100° W-150° W) du Pacifique sud (Emery and Meincke, 1986 ; Tomczak and Hao, 1989 ; Donguy, 1994 ; Donguy and Henin, 1997 ; Sokolov and Rintoul, 2000) (Figure 35a). Il semble donc que les très faibles valeurs de N* mesurées dans les eaux de la thermocline du gyre du pacifique sud peuvent être expliquées par une redistribution zonale d'est en ouest du signal du N* en provenance de l'ETSP. Comme indiqué en début de chapitre, le CES se divise en NVJ et NCJ en arrivant de l'est sur l'archipel Mélanésien. En remettant dans le

contexte annuel du WOA 2013 la localisation des stations échantillonnées pendant la campagne OUTPACE, les résultats montrent que les eaux de l'Archipel Mélanésien (stations SD 11 et LD B) à l'est de Fidji ainsi que les eaux du gyre du Pacifique sud (stations SD 13 à SD 15) semblent plus fortement impactées par l'apport de N* très négatif *via* le Nord Vanuatu Jet (NVJ), que les eaux de l'Archipel Mélanésien situées à l'ouest de Fidji (stations SD 1 à SD 10) (Figure 52).

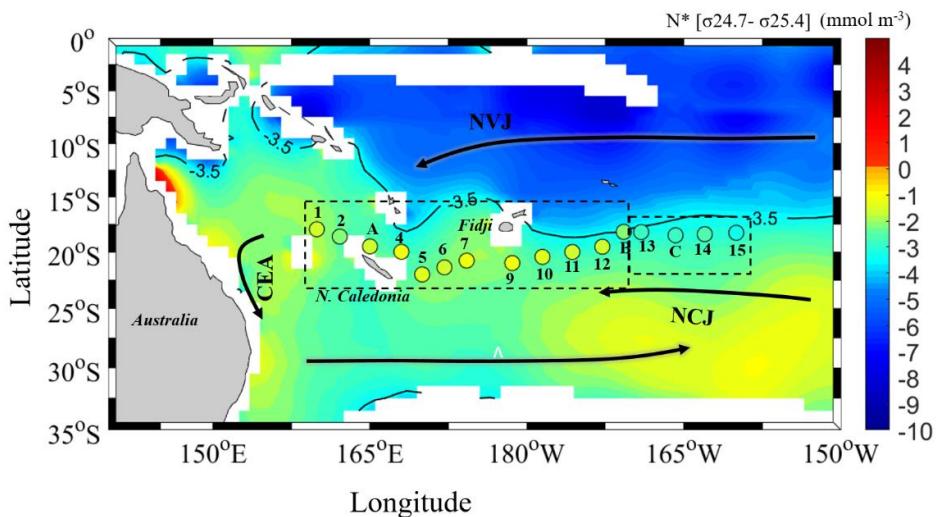


Figure 52. (a) Concentrations en N* (mmol m^{-3}) moyennées dans les eaux de la thermocline supérieure ($\sigma 24.7-\sigma 25.4$), les marqueurs correspondent à la localisation de la campagne OUTPACE, (NVJ = Nord Vanuatu Jet, NCJ = Nord Calédonien Jet, CEA = Courant Est Australien). Les données sont issues du WOA 2013 (données moyennées annuellement entre 1955-2012, WOA 2013, Locarnini *et al.*, 2013 ; Zweng *et al.*, 2013).

En effet, en regardant la variabilité horizontale des valeurs de N* dans les eaux de la thermocline lors de la campagne OUTPACE, on observe une forte diminution des valeurs de N* à partir des station SD 11-SD 12 à l'est de Fidji (Figure 53) et ce malgré des taux de fixation de N₂ et des concentrations en NOP relativement élevées jusqu'à la station LD B (Figure 42). Ces résultats soulignent que des processus se réalisant à une échelle de temps différente de celle de la campagne, influencent les valeurs de N* dans les eaux de la thermocline.

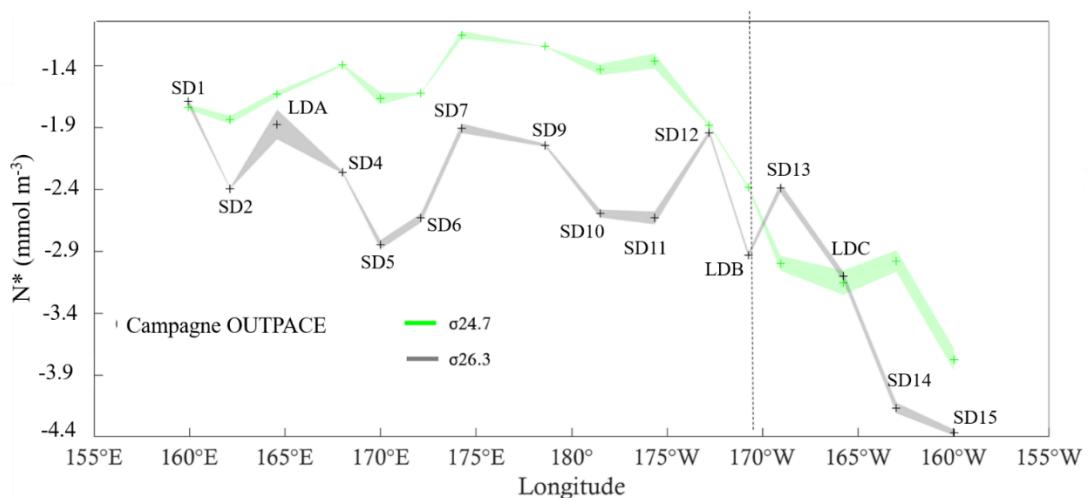


Figure 53. Variations longitudinales de la concentration moyenne en N* (mmol m^{-3}) sur les isopycnies 24.7 (ligne verte) et 26.3 (ligne grise) mesurées pendant la campagne OUTPACE.

Pour résumer, nos résultats confirment que le processus de fixation de N₂ est à l'origine d'une augmentation du N* dans les eaux de la thermocline. Néanmoins, ce dernier ne semble pas pouvoir expliquer à lui seul l'écart relativement important observé entre les eaux de l'Archipel Mélanésien et celles du gyre du Pacifique sud. En effet, cet écart (zone hachurée sur la Figure 44) pourrait être due à l'effet combiné du transport préférentiel des valeurs négatives de N* dans les eaux du gyre du Pacifique sud et de la reminéralisation de matière organique enrichie en azote dans les eaux de l'Archipel.

L'estimation d'un budget de l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ nécessite en amont de réussir à isoler les variations du N* imputables à la fixation de N₂ de celles attribuables à la redistribution des masses d'eau. De nombreuses études y sont parvenues notamment dans l'océan Atlantique (*Bates and Hansell, 2004 ; Hansell et al., 2004, 2007 ; Landolfi et al., 2008 ; Singh et al., 2013*, entre autres). Pour cela, il a été nécessaire de mettre en place des modèles dit « *end-member* ». Pour une région donnée de l'océan, la mise en place de ces modèles a nécessité de connaître l'ensemble des masses d'eau présentes dans une région donnée, ainsi que leurs proportions, leurs propriétés préformées sur leurs lieux de formation, leur circulation et le temps nécessaire pour que ces masses d'eau atteignent la région d'intérêt. Nous avons vu précédemment que six masses d'eau distinctes pouvaient se retrouver dans les eaux de la thermocline du WTSP.

D'après nos résultats, le maximum de salinité associé à la SPEW observé dans les eaux de la thermocline supérieure du gyre était également présent dans les eaux de l'Archipel Mélanésien. Néanmoins, la diminution du maximum de salinité, des températures (Figure 33), et des concentrations en O₂ associées, entre les eaux de la thermocline supérieure du gyre du Pacifique sud et celles de l'Archipel mélanésien, soulignent une modification des propriétés de la SPEW par mélange au cours de son transport. Cette modification des propriétés de la SPEW suggère un mélange isopycnal avec la WSPCW (SPTW_{south}) moins salée, moins chaude et plus oxygénée présente dans le WTSP. Récemment, il a été mis en évidence qu'il existe des processus de transport à méso-échelle intenses dans la région centrale de la mer de Corail (*Roussellet et al., 2016*). Ces auteurs ont ainsi montré que des tourbillons de type anticycloniques pouvaient participer au transport de chaleur, de salinité, d'O₂ ainsi que d'autres traceurs. Ces tourbillons pourraient ainsi être à l'origine du transport et du mélange des différentes masses d'eau présentes dans la région du WTSP. Pour isoler dans les eaux de la thermocline supérieure, les variations du N* imputables à la fixation de N₂ de celles attribuables à la redistribution de ces deux masses d'eau, il serait nécessaire de mettre en place un modèle « *two end-members* ». Néanmoins, à ce jour, la région de formation exacte de la WSPCW (SPTW_{south}), les valeurs *in situ* de N* préformées associées à cette masse d'eau et le temps qu'elle met pour atteindre l'Archipel Mélanésien restent encore à définir, contraignant ainsi la mise en place d'un tel modèle.

Concernant les eaux de la thermocline inférieure, nous avons vu qu'au minimum trois masses d'eau distinctes convergeaient vers la région du WTSP. Dans ce contexte, pour isoler dans les eaux de la thermocline inférieure les variations du N* imputables à la fixation de N₂ de celles attribuables à la redistribution de ces trois masses d'eau, il serait nécessaire de mettre en place un modèle « *three end-members* ». Néanmoins, les incertitudes liées aux régions de formation, à la circulation et aux mélanges effectifs de ces masses d'eau dans le WTSP ainsi que le manque de données de N* préformées *in situ* en période hivernale dans ces régions, rendent la mise en place d'un modèle « *three end-members* » difficilement envisageable à ce jour.

L'utilisation de simulations numériques représente une alternative aux modèles « *end member* » dans l'océan Pacifique sud, permettant de visualiser le rôle du processus de fixation de N₂ sur le N*. En effet, le rôle du processus de fixation de N₂ sur le signal du N* dans les eaux de la thermocline a été renforcé par les résultats des simulations numériques (Figure 47). Ces résultats suggèrent que l'origine des fortes valeurs de N* est localisée dans la partie ouest du Pacifique sud, en accord avec les taux record de fixation de N₂ mesurés *in situ* dans cette étude, avec la distribution du N* précédemment rapportée dans le Pacifique sud (*Deutsch et al.*, 2001 ; *Moutin et al.*, 2008) et avec les données *in situ* regroupées dans la base de données GLODAPv2 (Figure 46). En dépit du fait que des processus non « *Redfieldien* » pourraient influencer les valeurs de N* à l'échelle du bassin (*Mills and Arrigo*, 2010 ; *Zamora et al.*, 2010 ; *Singh et al.*, 2013, 2017 ; *Landolfi et al.*, 2018), les résultats des simulations numériques semblent confirmer que les fortes valeurs de N* observées dans les eaux de la thermocline peuvent être principalement expliquées par le processus de fixation de N₂.

3.4.5 Potentielle redistribution du N* à l'échelle du bassin du Pacifique sud

Nous avons vu précédemment que dans le WTSP, les relatives fortes valeurs de N* pouvaient s'expliquer en grande partie par la reminéralisation de matière organique enrichie en azote produite en surface *via* le processus de fixation de N₂ et chutant dans la colonne d'eau. Néanmoins, comment expliquer les fortes valeurs de N* en mer de Tasman et dans la partie sud du gyre du Pacifique sud (Figure 46) ? À ce jour, aucune mesure de fixation de N₂ pouvant expliquer ces fortes valeurs de N*, n'a été répertoriée dans la partie sud de la mer de Tasman et dans les moyennes latitudes du gyre du Pacifique sud vers 30 °S de latitude (cf. Figure 1 dans *Bonnet et al.*, 2017). Cela s'explique probablement par le fait que ces eaux relativement froides (< 17°C, cf. Figure 3, Chapitre 1) sont un milieu peu propice aux organismes diazotrophes qui semblent être favorisés dans les eaux chaudes, peu turbulentes et stables des régions subtropicales (*Karl et al.*, 2002 ; *Sohm et al.*, 2011). De même, les valeurs relativement fortes de N* dans la partie sud du gyre du Pacifique sud ne peuvent pas être expliquées par la présence de matière organique enrichie en azote provenant de cyanobactéries non diazotrophes *Prochlorococcus* et

Synechococcus. En effet, ces dernières sont principalement retrouvées dans les régions tropicales et subtropicales de l'océan ouvert (Partensky *et al.*, 1999 ; Johnson and Lin, 2009 ; Martiny *et al.*, 2013). Les valeurs relativement fortes de N* dans la partie sud du gyre du Pacifique sud pourraient s'expliquer par la redistribution à grande échelle des eaux de la thermocline. Nous avons vu précédemment que dans le WTSP, les eaux de la thermocline supérieure caractérisées par des valeurs maximales de N*, pouvaient être transportées dans un premier temps vers la côte Australienne puis en mer de Tasman par le Courant Est Australien (CEA) (Sokolov and Rintoul, 2000). Ces eaux affleurent en surface en hiver dans la partie centrale en mer de Tasman et sont converties en la composante sud de la *Subtropical Lower Water* (SLW) plus dense (Sokolov and Rintoul, 2000). En mer de Tasman, il a été observé un flux d'ouest en est dans la bande comprise entre 22° S et 27° S (Wyrtki, 1962a). Le CEA se sépare en effet de la côte vers 30° S en une série de filaments portant à l'est en mer de Tasman (Ridgway and Dunn, 2003) et transporte 30 Sv de SLW (Sokolov and Rintoul, 2000). La distribution du N* à l'échelle du bassin du Pacifique sud combinée aux connaissances actuelles de la circulation océanique à grande échelle suggèrent fortement que les valeurs relativement fortes de N* observées dans les eaux de la thermocline en mer de Tasman reflètent le transport vers le sud puis vers l'est *via* la recirculation du CEA (Stramma *et al.*, 1995 ; Wijffels *et al.*, 2001) des fortes valeurs de N* observées dans les eaux de l'Archipel Mélanésien et en mer de Corail (Figure 46). Le N* reste relativement élevé dans les eaux de la thermocline de l'ensemble du Pacifique sud entre 23° S et 32° S de latitude et jusqu'à 100° W de longitude. Sur la section P06 (32° S, 150° E-80° W, Figure 46), le N* reste relativement fort et stable sur $\sigma_{26.3}$. Sokolov and Rintoul, (2000) suggèrent que la SLW transportée vers l'est par le CEA est advectée dans le gyre subtropical du Pacifique sud. À partir d'un modèle linéaire inverse combiné aux données de la section P06, Wijffels *et al.* (2001) ont montré que 7 Sv des eaux de la thermocline re-circule à l'ouest de la Tonga-Kermadec-Ridge et que le flux des eaux de la thermocline est principalement zonal entre 177° W et 125° W de longitude. Il semble donc que l'azote nouveau provenant de l'intense fixation de N₂ observée dans la région du WTSP pourrait être redistribué dans les eaux de la thermocline du bassin du Pacifique sud *via* la branche sud du gyre. L'utilisation de données de campagnes, qui ont eu lieu à différentes saisons et différentes années, et ne permettant pas de prendre en considération la variabilité interannuelle dans l'interprétation du N*, est questionnable. Néanmoins, nous avons trouvé des résultats similaires à partir des données de campagnes qui ont eu lieu au même endroit mais à des saisons et des années différentes (Figure 54).

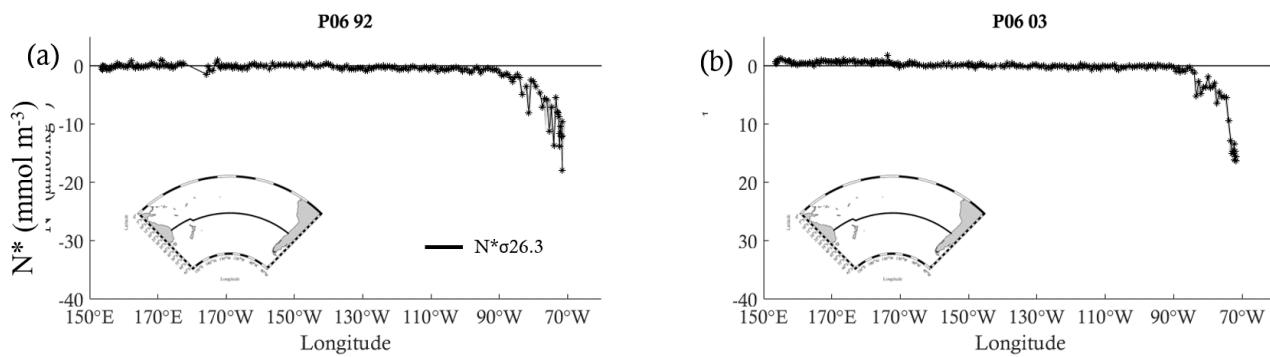


Figure 54. Variations longitudinales du N^* (mmol m^{-3}) sur l'isopycne 26.3 mesurées pendant les campagnes P06 de 1992 et P06 de 2003 (à environ 32°S de latitude).

3.5 Conclusion

À partir des données de la campagne OUTPACE ($160^\circ \text{ E} - 160^\circ \text{ W}$, $18^\circ - 20^\circ \text{ S}$), nous avons analysé les effets du processus de fixation de N_2 dans le Pacifique tropical sud-ouest (WTSP) sur les stocks de matière organique particulaire (MOP) et de matière inorganique dissoute. Nous avons révélé la présence de deux régions distinctes d'un point de vue biogéochimique : (i) les eaux de l'Archipel Mélanésien ($160^\circ \text{ E} - 170^\circ \text{ W}$) présentaient des taux de fixation de N_2 significatifs, parallèlement à des concentrations en NOP et en POP relativement fortes, malgré des concentrations en éléments nutritifs, notamment en NO_3^- , extrêmement faibles. Il a été montré que la fixation biologique de N_2 est la principale source d'azote nouveau capable de soutenir la production de MOP observée, du moins à l'échelle de temps de la campagne. La MOP était caractérisée par un excès d'azote organique dans les eaux de surface par rapport à la valeur attendue par la stoechiométrie de Redfield. Dans cette région, nous avons montré qu'il existe une relation significative ($R^2 = 0.86$) entre les taux de fixation de N_2 et l'excès d'azote organique particulaire. (ii) Inversement, les eaux du gyre du Pacifique sud ($170^\circ \text{ W}-160^\circ \text{ W}$, $18^\circ-20^\circ \text{ S}$) présentaient des taux de fixation de N_2 et des concentrations en NOP et en POP relativement faibles et le rapport NOP:POP moyen observé dans ces eaux de surface était proche de celui proposé par Redfield. Dans les eaux de la thermocline, les valeurs de N^* ont montré un écart relativement important, avec des valeurs significativement plus fortes dans les eaux de l'Archipel Mélanésien que dans les eaux du gyre du pacifique sud. Nos résultats ont suggéré fortement que la production de MOP enrichie en azote soutenue par la fixation de N_2 , et la reminéralisation de cette dernière dans les eaux de la thermocline, sont en partie à l'origine de l'augmentation des valeurs de N^* . En effet, d'après nos résultats, la fixation de N_2 observée dans les eaux de surface du WTSP a été à l'origine d'une variation de $30 \pm 19 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ dans les eaux de la thermocline. Le rôle du processus de fixation de N_2 sur le signal du N^* dans les eaux de la thermocline a été renforcé par les résultats des simulations numériques. En effet, l'interprétation des simulations numériques a montré que la fixation de N_2 était à l'origine d'une augmentation des valeurs de N^* localement dans les eaux de la thermocline à l'échelle de la région étudiée mais également à l'échelle du bassin du Pacifique sud. L'analyse de la plus récente base de

données en éléments nutritifs disponible pour le bassin du Pacifique sud a montré que des valeurs relativement fortes de N* sont présentes dans les eaux relativement froides de la thermocline de la mer de Tasman et dans la partie sud du gyre du Pacifique sud. La distribution du N* à l'échelle du bassin du Pacifique sud combinée aux connaissances actuelles de la circulation océanique à grande échelle suggèrent fortement que la circulation océanique à grande échelle des eaux de la thermocline joue un rôle significatif dans la redistribution des relatives fortes valeurs de N* observées dans les eaux de l'Archipel Mélanésien et en mer de Corail.

Chapitre 4

Variations temporelles de la biomasse
autotrophe et des particules associées dans
les eaux de surface du Pacifique tropical
sud-ouest : observations à partir des
mesures de flotteurs *Biogeochemical Argo*

4 Variations temporelles de la biomasse autotrophe et des particules associées dans les eaux de surface du Pacifique tropical sud-ouest : observations à partir des mesures de flotteurs *Biogeochemical Argo*

4.1 Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en lumière le rôle important de la fixation de N₂ sur la distribution de la Matière Organique Particulaire (MOP) dans les eaux oligotrophes du Pacifique Tropical Sud-Ouest (WTSP) sur des échelles de temps et d'espace relatives à la campagne OUTPACE. Cependant, à ce jour, notre compréhension du fonctionnement biogéochimique de cette région, reste limité par l'absence de suivi saisonnier de la biomasse particulaire phytoplanctonique associée au processus de fixation de N₂. Les flotteurs *Biogeochemical-Argo* (BGC-Argo) déployés pendant la campagne OUTPACE offrent l'opportunité de replacer dans un contexte temporel plus large les observations faites pendant la campagne, avec notamment l'acquisition, sur plusieurs années, de mesures de fluorescence de Chla et de rétrodiffusion particulaire (b_{bp}). La mesure de la fluorescence de Chla est fréquemment utilisée comme un proxy de la concentration en Chla, et donc de la biomasse phytoplanctonique vivante dans la couche éclairée (Cullen, 1982 ; Siegel *et al.*, 2013). Néanmoins, outre l'augmentation de biomasse phytoplanctonique vivante, les variations saisonnières de Chla peuvent également refléter les effets du processus de photo acclimatation, c'est à dire une variation du quota intra cellulaire en Chla parallèlement à une variation de la quantité de radiations photosynthétiques actives (PAR) sans changement « parallèle » de la biomasse carbonée (Letelier *et al.*, 1993 ; Winn *et al.*, 1995 ; Behrenfeld *et al.*, 2005 ; Morel *et al.*, 2010 ; Siegel *et al.*, 2013). Au contraire, la variabilité du b_{bp} n'est pas soumise au processus de photo acclimatation, mais reflète les variations de l'ensemble des particules, y compris organiques (algales et non algales), dans les eaux dites du cas 1 (Stramski *et al.*, 2004). Le b_{bp} a ainsi été utilisé à de nombreuses reprises comme un proxy optique du carbone organique particulaire (COP) (Stramski *et al.*, 2004 ; Loisel *et al.*, 2001 ; Cetinić *et al.*, 2012).

Dans le contexte de la campagne OUTPACE, nous avons vu que, dans la couche de mélange appauvrie en NO₃⁻, les taux record de fixation de N₂ s'accompagnaient d'une augmentation significative des concentrations en NOP ainsi que des concentrations en Chla (Bonnet *et al.*, 2018 ; Moutin *et al.*, 2018). Des observations similaires sur une échelle de temps annuelle ont pu être réalisées à la station ALOHA située dans l'océan Pacifique nord subtropical (Hebel and Karl, 2001). Néanmoins, dans l'océan Pacifique sud, les mesures de NOP sur une large échelle de temps et d'espace sont extrêmement rares, soulignant ainsi le besoin de développer des méthodes indirectes pour estimer cette variable clé.

L'objectif principal de cette étude vise à déterminer la dynamique saisonnière de la biomasse particulaire autotrophe et des particules associées dans les eaux de surface du WTSP. Pour cela, dans un premier

temps, il a été nécessaire de définir les différents processus qui contrôlent les variations saisonnières de concentrations en Chla dans la couche de mélange du WTSP, puis dans un second temps, de définir un nouveau proxy optique de la biomasse phytoplanctonique et des particules associées, le PON^{opt}, à partir de la relation b_{bp} vs NOP. Enfin, à partir des variations temporelles de Chla et de PON^{opt}, nous avons déterminé les périodes et la localisation des épisodes de production nouvelle liées à la fixation de N₂ dans la couche de mélange du WTSP.

4.2 Variations saisonnières des concentrations en Chlorophylle-a dans les eaux de surface du Pacifique tropical sud-ouest

4.2.1 Résultats

Dans la couche de mélange, les concentrations moyennes en Chla étaient faibles au cours des 3 années d'étude et ont atteint $0.04 \pm 0.02 \text{ mg m}^{-3}$, $0.05 \pm 0.02 \text{ mg m}^{-3}$ et $0.03 \pm 0.01 \text{ mg m}^{-3}$ respectivement pour F_A, F_B et F_C (Figure 55). Un cycle saisonnier peut être observé, avec des concentrations en Chla deux fois plus importantes en période hivernale qu'en période estivale. En effet, dans la partie ouest de l'Archipel Mélanésien (WMA, flotteur F_A), entre janvier 2016 et juillet 2017, un cycle saisonnier est observé avec des valeurs minimales ($<0.03 \text{ mg m}^{-3}$) en période estivale (Janvier/Février) et maximales ($>0.06 \text{ mg m}^{-3}$) en période hivernale (Juillet/Aout) (Figure 55). En fin de période hivernale, les concentrations en Chla diminuent drastiquement parallèlement à la remontée de la MLD. Dans le gyre du Pacifique sud (SPG, flotteur F_C), les concentrations en Chla suivent les mêmes variations saisonnières que celles observées en 2016 et 2017 dans le WMA (F_A) avec de faibles et fortes valeurs parallèlement à de faibles ou fortes MLD.

Parallèlement au cycle saisonnier de la Chla, le PAR_(MLD) journalier présente des valeurs de 10-30 mol quanta m⁻² j⁻¹ en période hivernale et des valeurs maximales de 50-75 mol quanta m⁻² j⁻¹ en période estivale (Figure 55e). Il est intéressant de noter que les concentrations en Chla et le rapport $b_{bp}/chla$ sont significativement corrélés avec le PAR_(MLD), notamment dans le WMA (F_A) et le SPG (F_C) (Tableau 13).

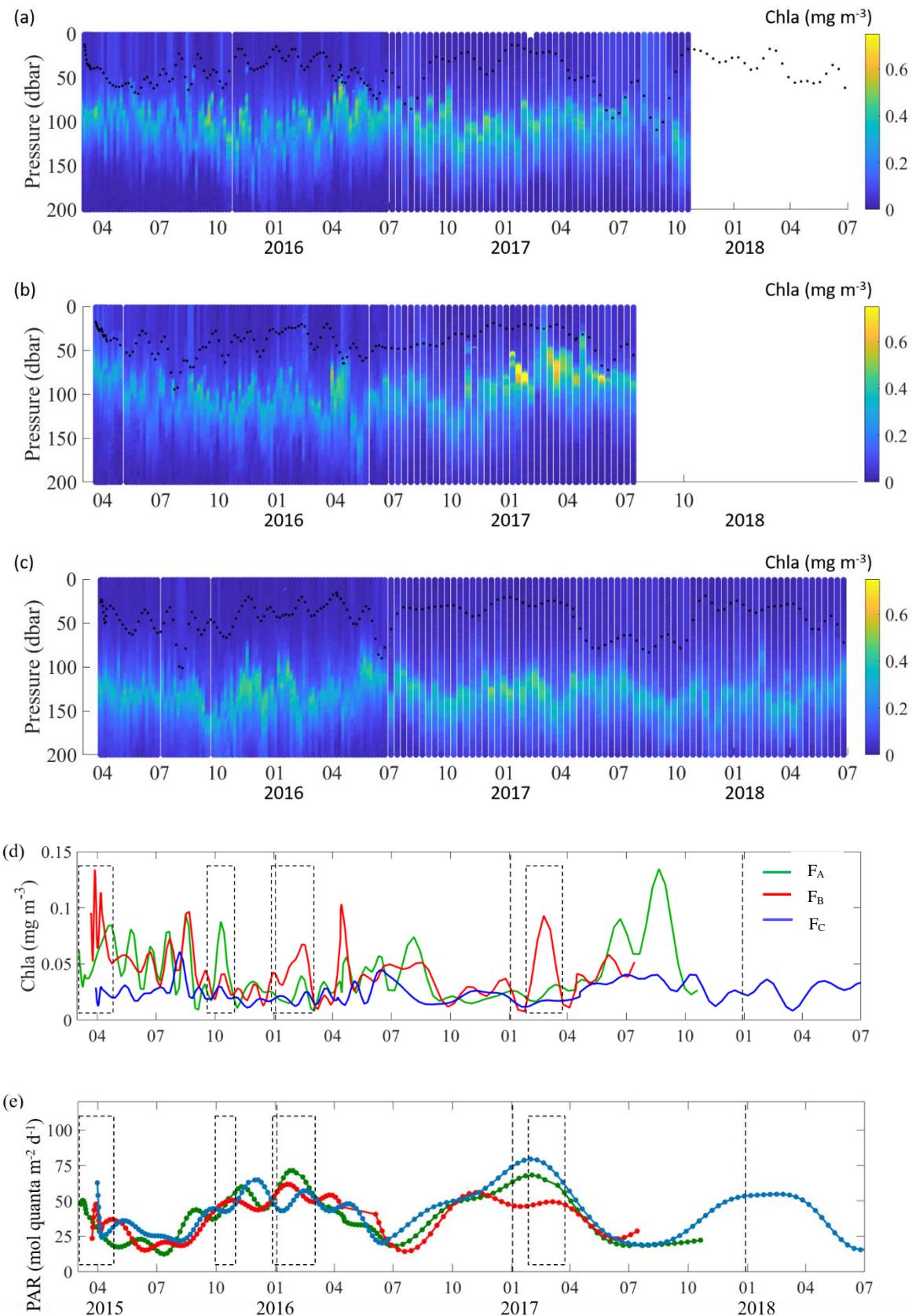


Figure 55. Concentrations en Chla (mg m⁻³) en fonction du temps et de la profondeur, pour (a) le flotteur F_A, (b) le flotteur F_B et (c) le flotteur F_C, (la ligne pointillée noire représente la profondeur de la MLD), (d) concentrations moyennes en Chla (mg m⁻³) dans la MLD, (e) variations temporelles du PAR_(MLD) (mole quanta m⁻² j⁻¹) (ligne verte = flotteur F_A, rouge = flotteur F_B et bleue = flotteur F_C).

Tableau 13. Coefficient de détermination de Pearson (R^2) entre les valeurs de Chla et de la MLD, entre les valeurs de Chla et de $\text{PAR}_{(\text{MLD})}$, et entre le rapport $b_{\text{bp}}/\text{Chla}$ et le $\text{PAR}_{(\text{MLD})}$. Un astérisque a été ajouté lorsque la $p\text{-value}$ est inférieure à 0.001.

Fleuteurs	Variables	MLD	$\text{PAR}_{(\text{MLD})}$
F_A <i>(Western Melanesian Archipelago)</i>	Chla	0.76*	0.75*
	$b_{\text{bp}}/\text{Chla}$	/	0.80*
F_B <i>(Eastern Melanesian Archipelago)</i>	Chla	0.01	0.22
	$b_{\text{bp}}/\text{Chla}$	/	0.55*
F_C <i>(South Pacific Gyre)</i>	Chla	0.69*	0.56*
	$b_{\text{bp}}/\text{Chla}$	/	0.52*

Dans ces régions, nous avons également observé une corrélation significative positive entre les concentrations en Chla et la MLD, notamment dans le WMA (F_A) et le SPG (F_C) (Tableau 13). En effet, les valeurs maximales de Chla et de MLD coïncident sur des périodes de temps relativement courtes, de l'ordre de quelques jours, et cela principalement en période hivernale (Figure 55). Cette variabilité sur de courtes échelles de temps se superpose au signal saisonnier. Par exemple, dans le WMA, des périodes de mélange vertical important sont observées en hiver, atteignant épisodiquement des valeurs maximales de 107, 106 et 148 dbar le 27 Juin 2015, le 16 Aout 2016 et le 10 Septembre 2017 (Flèches noires sur la Figure 56a) parallèlement à des valeurs maximales de Chla dans les eaux de surface.

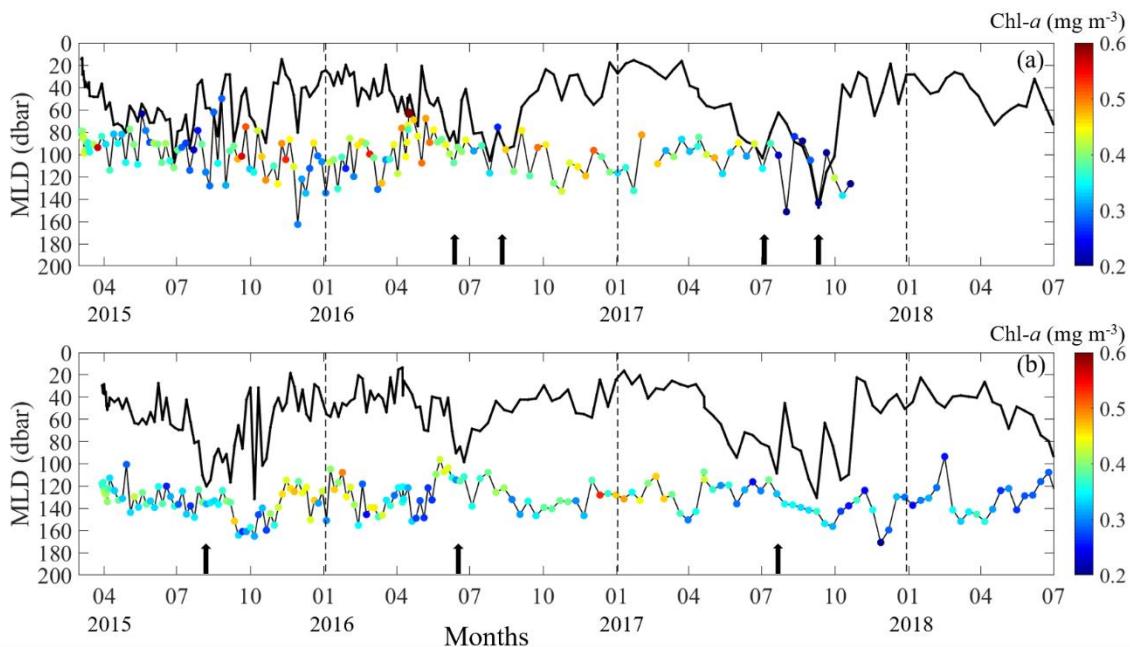


Figure 56. MLD (dbar) et profondeur du maximum de Chla de subsurface (ligne colorée), (a) pour F_A , (b) pour F_C . La barre colorée correspond aux concentrations en Chla (mg m^{-3}) mesurées sur le maximum de Chla de subsurface. Les flèches noires montrent la période pendant laquelle les valeurs maximales de Chla et de MLD coïncident.

4.2.2 Discussion et conclusion

Les faibles concentrations en Chla observées dans les eaux de surface du WTSP sont typiques des régions oligotrophes (*Ras et al.*, 2008 ; *Morel et al.*, 2010 ; *Mignot et al.*, 2014). L’augmentation entre la période estivale et hivernale des concentrations en Chla est observée parallèlement à une réduction du PAR_(MLD) d’environ un facteur 2 à 3 en période hivernale par rapport aux valeurs estivales. La réduction de l’énergie de radiation suite à l’approfondissement de la MLD est connue pour favoriser le processus de photo acclimatation. Le rapport $b_{bp}/Chla$ a été utilisé à de nombreuses reprises comme un index de photo acclimatation (*Behrenfeld and Boss*, 2003 ; *Siegel et al.*, 2005). Dans cette étude, le rapport $b_{bp}/Chla$ est significativement corrélé avec le PAR_(MLD) dans le WMA (F_A) et le SPG (F_C), suggérant une augmentation du contenu cellulaire en Chla simultanément avec la diminution du PAR_(MLD). Par conséquent, en accord avec les précédentes études (*Winn et al.*, 1995 ; *Behrenfeld et al.*, 2005 ; *Siegel et al.*, 2013 ; *Mignot et al.*, 2014 ; *Barbieux et al.*, 2018), il semble que le processus de photo acclimatation soit à l’origine des variations saisonnières de Chla dans les eaux oligotrophes de surface du WTSP. Ces observations sont cohérentes avec celles précédemment reportées à partir de données satellitaires (*Yoder et al.*, 1993), ainsi qu’avec celles qui ont pris place dans le gyre subtropical du Pacifique nord (*Winn et al.*, 1995), dans la partie est (*Mignot et al.*, 2014) et centrale du gyre subtropical du Pacifique sud (*Barbieux et al.*, 2018).

Mis à part le processus de photo acclimatation, un processus additionnel pourrait également influencer les variations saisonnières de Chla, du moins dans cette région spécifique. De brefs mais importants épisodes de mélange vertical ont systématiquement été associés à des concentrations en Chla maximales dans la couche de mélange. Lors de ces courts épisodes, la MLD s’approfondit et atteint le haut du Maximum de Chla de subsurface (SCML). Dans le WTSP, sur toute la période d’enregistrement, le SCML ($Chla \approx 0.20\text{--}0.80 \text{ mg m}^{-3}$) a été localisé continuellement à une profondeur moyenne de 100 dbar (Figure 56). Les fortes concentrations associées au SCML sont typiques des régions subtropicales (*Cullen* 1982 ; *Letelier et al.*, 2004 ; *Mignot et al.*, 2014 ; *Barbieux et al.*, 2018) et reflètent principalement une augmentation de contenu cellulaire en Chla avec la profondeur contrôlée par le processus de photo acclimatation (*Steele*, 1964 ; *Taylor et al.*, 1997 ; *Fennel and Boss*, 2003). (Nous verrons plus en détail, dans le chapitre 5, que d’autres processus peuvent contribuer à la présence du SCML). Le mélange vertical sur des échelles de temps très courtes joue vraisemblablement un rôle dans le transport d’organismes en provenance du SCML vers les eaux de surface, contribuant ainsi aux augmentations épisodiques de Chla en période hivernale. Par conséquent, il est fortement probable que les processus de photo acclimatation et le mélange vertical hivernal coexistent et contrôlent la distribution de la Chla dans la couche de mélange du WTSP. Cela suggère ainsi que le cycle saisonnier de Chla ne correspond pas à une réelle variation saisonnière de biomasse phytoplanctonique.

Cependant, nous avons observé qu'en période estivale le mélange vertical est très faible et n'atteint pas le SCML. Par conséquent, le transport d'organismes en provenance du SCML vers les eaux de surface n'est pas envisageable. Les fortes valeurs de PAR_(MLD) en période estivale devraient induire une diminution du contenu intracellulaire en Chla. Cependant, contre toute attente, dans ces eaux de surface oligotrophes, dépourvues de nutriments (*Moutin et al.*, 2018), il a été observé sur une échelle de temps plus courte, allant d'un à deux mois, des augmentations inattendues de Chla ($\geq 0.10 \text{ mg m}^{-3}$), notamment la première année (2015) en Mars/Avril 2015 et en Octobre/Novembre 2015 dans le WMA et lors des périodes estivales entre Janvier et Avril dans la partie est de l'Archipel Mélanésien (EMA, flotteur F_B) (Encadrés noirs pointillés, Figure 55). A *priori*, le processus de photo acclimatation combiné à l'approfondissement de la MLD ne peuvent pas expliquer ces augmentations inattendues de Chla en période estivale. Ces augmentations épisodiques de Chla pourraient refléter une production de matière organique autotrophe, probablement liée à des évènements de fixation de N₂.

4.3 Proxy optique de l'azote organique particulaire à partir des données de flotteurs BGC-Argo (Article publié dans *Optic Express*)

Optical proxy for particulate organic nitrogen from BGC-Argo floats

A. Fumenia¹, A. Petrenko¹, H. Loisel², K. Djaoudi³, A. de Verneil⁴ and T. Moutin¹

¹ Aix Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, OSU PYTHEAS, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110, 13288, Marseille, Cedex 09, France

² Univ. Littoral Côte d'Opale, CNRS, Univ. Lille, UMR 8187 - LOG - Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F-62930 Wimereux, France

³ University of Arizona, department of Molecular and Cellular Biology, 1007 E Lowell Street
Life science south, room 315 Tucson, AZ 85721, USA

⁴ The Center for Prototype Climate Modeling, New York University Abu Dhabi, Abu Dhabi, United Arab Emirates

Corresponding author: Alain Fumenia (alain.fumenia@mio.osupytheas.fr)

Abstract

Using Biogeochemical-Argo float measurements, we propose, for the first time, an optical proxy for Particulate Organic Nitrogen concentration (PON) in the Western Tropical South Pacific, an area influenced by dinitrogen (N_2) fixation. Our results show a significant relationship between the backscattering coefficient at 700 nm (b_{bp}) and PON, especially when the latter is measured using the wet oxidation method ($R^2=0.87$). b_{bp} may be used to estimate PON concentrations (PON^{opt}) between 0.02 and 0.95 μM , allowing for unprecedented monitoring using autonomous profiling floats. The b_{bp} vs PON relationship can be used to study phytoplanktonic biomass dynamics at relevant seasonal temporal scales, with clear evidence of PON^{opt} as a proxy of phytoplanktonic biomass, at least for this specific area. Temporal analyses of PON^{opt} show significant increases (from 0.16 to 0.80 μM) likely related to new production associated to N_2 fixation events measured during stratification periods in the Melanesian Archipelago.

© 2020 Optical Society of America under the terms of the [OSA Open Access Publishing Agreement](#)

Introduction

The surface waters of the subtropical South Pacific gyre (SPG) are permanently depleted in dissolved inorganic nitrogen (NO_3^-) (Raimbault *et al.*, 2008), making this area the largest oceanic desert in the world's ocean (Morel *et al.*, 2010). However, in some oligotrophic areas, biological N_2 fixation offers the marine phytoplankton community a mechanism to relieve nitrogen limitation in the euphotic surface layer (Dugdale *et al.*, 1961; Karl *et al.*, 2002). In the framework of the Oligotrophy to UlTra-oligotrophy PACific Experiment (OUTPACE) cruise (19 Feb-3 Apr 2015), record N_2 fixation rates were recently observed in the upper waters of the Western Tropical South Pacific (WTSP) at the end of austral summer (Bonnet *et al.*, 2017). Despite a NO_3^- depleted mixed layer, a significant increase of phytoplanktonic

biomass was observed during N₂ fixation events. However, the limited observations of seasonal phytoplankton biomass dynamics, hypothesized to be largely driven by N₂ fixation (*Moutin et al.*, 2018; *Gimenez et al.*, 2018), considerably restricts our understanding of the WTSP's biogeochemical functioning. To overcome present limitations, *in situ* observations over a broad range of time scales are required.

Biogeochemical-Argo (BGC-Argo) profiling floats are capable of autonomously observing bio-optical properties such as Chlorophyll-a (Chla) fluorescence and particulate backscattering coefficient (b_{bp}) at high frequency (*Roemmich et al.*, 2019). The use of bio-optical proxies has been previously shown to have high reliability in the estimation of biogeochemical variables such as Chla and particulate organic carbon (POC), among others [*Roemmich et al.*, 2019, *Johnson et al.*, 2017]. While Chla fluorescence is the most commonly used proxy for living phytoplankton cells (*Cullen*, 1982; *Siegel et al.*, 2013), b_{bp} variability is instead driven by both the algal and non-pigmented particle pools including viruses, heterotrophic bacteria, and non-living cells in case 1 oceanic waters (*Stramski et al.*, 2004). For this reason, b_{bp} has long been used as a proxy of POC in open ocean water in the absence of mineral particles (*Stramski et al.*, 1999, 2004, 2008; *Loisel et al.*, 2001, 2002; *Duforêt-Gaurier et al.*, 2010; *Cetinić et al.*, 2012).

In oligotrophic areas, the Carbon Hydrogen Nitrogen (CHN) method requires a high volume of filtered seawater, up to 10 L, to obtain accurate POC measurements (*Cetinić et al.*, 2012). Filtering such volumes of sea water is extremely time consuming and limits throughput of large numbers of samples. Several factors can lead to large biases in estimated POC in oligotrophic areas, including contamination, adsorption of dissolved organic carbon (DOC) onto filters, particle formation in bottle samples after collection, the contribution of particulate inorganic carbon, as well as particle retention, among others (*Moran et al.*, 1999; *Gardner et al.*, 2003; *Liu et al.*, 2005; *Cetinić et al.*, 2012). Particulate organic nitrogen and phosphorus measurements obtained by the wet oxidation method (PON_(wet) and POP_(wet), respectively) could represent a valuable alternative in oligotrophic areas, since the method's sensitivity requires smaller volumes of seawater than the CHN method (*Raimbault et al.*, 1999), making it less sensitive to the potential contaminations alluded to above.. Wet oxidation requires a maximum volume of 1.2 L, even in oligotrophic areas. The smaller volume and the absence of an acidification step to remove inorganic particles on the filter significantly decrease both the time required for each sample and potential particle formation as transparent exopolymer particles (TEP; *Liu et al.*, 2005) in bottle samples, thus decreasing potential contamination. The wet oxidation method has been shown to be more accurate than the CHN method for PON and POC measurements (*Raimbault et al.*, 1999). Based on the fact that POC and PON generally covary [1, 6], one may expect a good correlation between b_{bp} and PON. As a result, the use of an optical proxy of PON (PON^{opt}) could provide a means to estimate seasonal variations of phytoplanktonic biomass and associated particles, especially in oligotrophic areas.

In areas where nitrogen is the key limiting nutrient, and N₂ fixation is sufficiently favored, both an increase in PON standing stocks and a tight coupling between N₂ fixation and surface water PON accumulation have been observed (*Hebel and Karl, 2001; Bonnet et al., 2018*). While PON estimates allow one to follow phytoplanktonic biomass, observations in the South Pacific are sparse (*Martiny et al., 2014; Figure 57a*), stressing the need to develop indirect methods for estimating this key variable at regional and pertinent time scales. For this purpose, three BGC-Argo floats were deployed during the OUTPACE cruise. Our study focuses on the mixed layer, where the N₂ fixation process mainly occurs (*Bonnet et al., 2018*). The main goals of this work are (1) to characterize and discuss, for the first time, b_{bp} vs PON relationships to define an optical proxy of PON (PON^{opt}), and then, (2) to investigate the seasonal dynamics of the particulate organic biomass in the WTSP, an area influenced by N₂ fixation events, using Chla and PON^{opt} seasonal distribution.

Materials and Methods

The OUTPACE cruise took place along a West to East transect (Figure 57b). A total of 18 stations were sampled from the oligotrophic water of the Western and Eastern Melanesian Archipelago (WMA and EMA, respectively) to the clearest ocean waters of the SPG (*Moutin et al., 2017*).

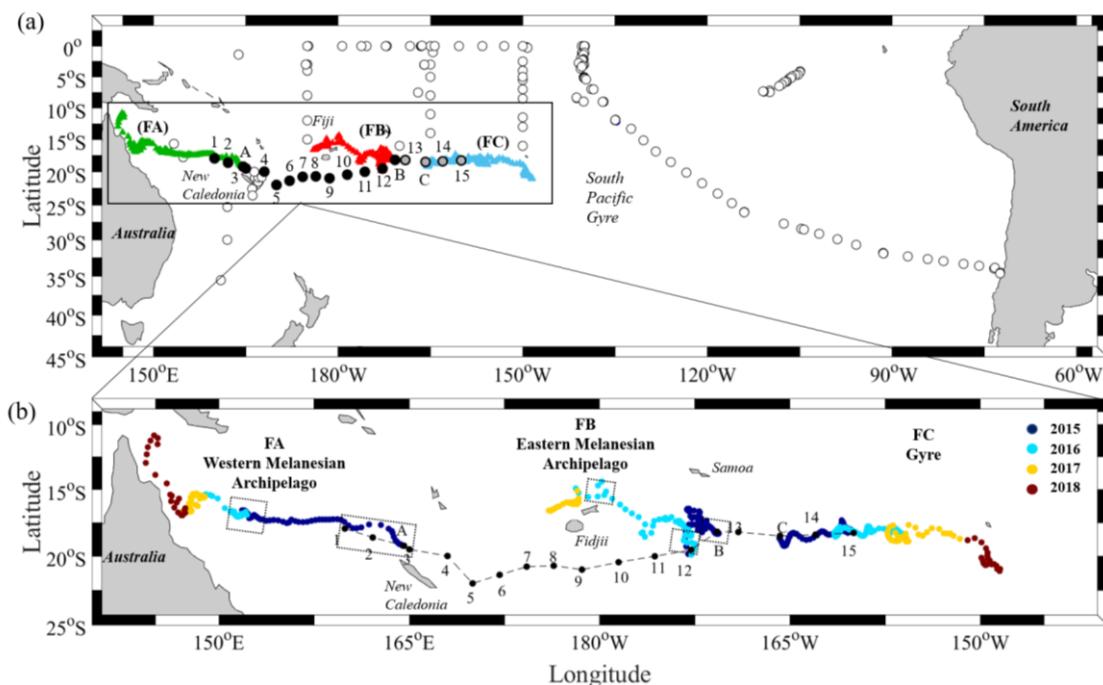


Figure 57. (a) Trajectory of the BGC-Argo floats deployed in this study (green triangle = F_A, red triangle = F_B, blue triangle = F_C). The location of the OUTPACE section is represented by black (Western and Eastern Melanesian Archipelago) and grey (South Pacific gyre) circles. Open circles represent the location of available *in situ* PON measurements in the South Pacific (*Martiny et al., 2014*). (b) Zoom on the trajectory of the BGC-Argo floats. Colors represent the time (years) and the black dashed boxes show the “bloom periods” defined in the text.

PON and Particulate Organic Phosphorus (POP) samples were collected at 12 depths between the surface and 500 m from a SBE 911+ CTD-Rosette in polycarbonate bottles. PON and POP concentrations were

quantified spectrophotometrically following the wet oxidation method ($\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$) based on persulfate digestion at 120 °C (*Pujo-Pay and Raimbault*, 1994). Following this method, a volume of 1.2 L was filtered through a pre-combusted (24h, 450 °C) 47 mm GF/F filter. The filter was then placed in a Teflon bottle in which 20 mL of milli-Q water and 2.5 mL of the oxidizing reagent were previously dispensed (concentration factor: 1.2/0.0225). Nitrate and phosphate concentrations were then determined in the digested sample using an automated colorimetric procedure on a Technicon auto-analyzer (*Aminot and Kerouel*, 2007). The repeatability, calculated as the coefficient of variation (CV) for $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$ field-collected replicates (n=10), was 2% and 3%, respectively. The accuracy, linked to the uncertainty of the calibration curve's slope (calculated as the CV of the slope) of $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$ was 1.46% and 1.36% (n=14), respectively. For each station, pre-combusted GF/F filters were used on board as sample blanks. The blank consisted of adding the same volume of oxidizing reagent to 20 mL of milli-Q water, in which a pre-combusted GF/F filter was previously added. The means of filter blanks of $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$ were $0.036 \pm 0.002 \mu\text{M}$ and $0.0021 \pm 0.0001 \mu\text{M}$. The quantification limits of $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$, calculated as ten times the standard deviation of 10 blank measurements (*Currie*, 1999), were $0.02 \mu\text{M}$ and $0.001 \mu\text{M}$, respectively. The maximum quantification limits for $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{POP}_{(\text{wet})}$ were $[\text{PON}]_{\text{max}} = [\text{standard } \text{NO}_3^-]_{\text{max}} / (\text{concentration factor}) = 0.95 \mu\text{M}$ and $[\text{POP}]_{\text{max}} = [\text{standard } \text{PO}_4^{3-}]_{\text{max}} / (\text{concentration factor}) = 0.060 \mu\text{M}$, respectively. Mineralization efficiencies measured daily with P-Choline and urea standards were $100 \pm 2 \%$ for N and $99 \pm 1 \%$ for P (n=27). A second set of PON measurements used a PerkinElmer 2400 CHN analyzer ($\text{PON}_{(\text{CHN})}$), with standards prepared with a 20 g L^{-1} glycine (VWR C14037000) solution (N range: 0.15-10 μM). Seawater samples (2 L) were filtered through pre-combusted (4h, 450 °C) 25 mm GF/F filters, dried at 60° C and stored in 1.5 mL Eppendorf PE tubes. The repeatability for $\text{PON}_{(\text{CHN})}$ field-collected replicates (n=6) was 4.60% and the calibration curve slope CV was 2.83 % (n=13). For each station, pre-combusted GF/F filters were used on board as sample blanks. These filter blanks were processed in the same way as sample filters without the filtration step. The mean of filter blanks of $\text{PON}_{(\text{CHN})}$ was $0.021 \pm 0.014 \mu\text{M}$. The quantification limit of $\text{PON}_{(\text{CHN})}$ was $0.13 \mu\text{M}$. $\text{PON}_{(\text{wet})}$ and $\text{PON}_{(\text{CHN})}$ concentrations showed an excellent agreement ($R^2=0.92$; slope = 1.03 ± 0.03). The recovery between $\text{PON}_{(\text{CHN})}$ and $\text{PON}_{(\text{wet})}$ is close to 100% (95% C.I of the slope= [0.96 1.11]; 95% C.I of the intercept = [-0.03 0.028]) with a very low standard deviation over the range of concentrations measured as part of this study, highlighting that the wet oxidation method recovered all the PON from living phytoplankton and associated particles as previously reported by *Raimbault and Slawyk* (1991) and *Raimbault et al.* (1999).

Three BGC-Argo floats (F_A), (F_B) and (F_C) were deployed in March/April 2015 near the stations LDA, LDB and LDC respectively (Figure 57b), and their collected data were downloaded from the Coriolis database website (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/coriolis/>). These floats were equipped with a Sea-Bird Electronics (SBE41CP) conductivity-temperature-depth (CTD) sensor (Seabird Inc., USA) and an

additional sensor package: the WETLabs Environmental Characterization Optics triplet puck (ECO3, Seabird Inc., USA) measuring the fluorescence of Chla at excitation/emission wavelengths of 470/695 nm and the angular backward scattering coefficient of particles at 700 nm (Table 1). Measurements were collected every 1 or 5 days between 1,000 dbar and the surface, with a sampling resolution of 1 dbar between the surface (0.1–1 dbar) and 250 dbar and 10 dbar between 250 and 500 dbar, respectively. Growth rate of diazotrophs like *Trichodesmium* (the main diazotroph in the WTSP) are generally low and blooms last for months, indicating that 5 days is a correct sampling time to capture a diazotroph bloom. The data were quality controlled following the standard Argo protocol (Wong *et al.*, 2013; Schmechtig *et al.*, 2018; Schmechtig *et al.*, 2019).

Mixed layer depth (MLD) was calculated using a threshold density of 0.03 kg m⁻³ deviation from the reference value at 10 m depth (*de Boyer Montegut et al.*, 2004).

The fluorescence measurements of Chla were converted to Chla concentrations according to the procedure detailed by Schmechtig *et al.* (2018). Chla concentrations were cleaned from out-of-range values and, following the recommendations of Roesler *et al.* (2017), adjusted Chla concentrations were divided by a factor of two. A non-photochemical quenching correction was applied following the standard Argo protocol (Schmechtig *et al.*, 2018)

Table 1. Equipment details for each float used in this study, (the first fifteen, nineteen, and eleven profiles were recorded every day for floats F_A, F_B and F_C, respectively, before starting to sample every five days).

	F _A	F _B	F _C
Argo float numbers	6901656	6901658	6901660
Dates of measurements	03/03/2015 – 27/07/2018 (1243 days)	21/03/2015 - 13/07/2017 (846 days)	29/03/2015 - 24/07/2018 (1235 days)
Deployment	19.13° S/164.29° W	18.16° S/170.43° W	18.28° S/165.46° W
The closest CTD (Stations)	CTD 067 (LDA)	CTD 151 (LDB)	CTD 199 (LDC)
Dates of the CTD	03/03/2015	20/03/2015	28/03/2015
Number of profiles	186	146	178
Distance (km) between stations and float data used in matchups	14.9	9.7	2.9
Parameters used in this study	Latitude, Longitude, Time (days), Pressure (dbar), Salinity, Temperature (°C), Chla (mg m ⁻³), b _{bp} (m ⁻¹)		

Vertical profiles of Chla concentrations showed that most of the Chla values observed in deep waters (> 200 dbar) were negative (Figure not shown). To correct the negative deep Chla concentrations, we removed a constant value (the deepest Chla fluorescence value from the profile, i.e., so-called “deep-offset correction”). During the OUTPACE cruise, a “Fluorimeter, Chelsea Aquatracka MKIII” attached to a SeaBird CTD rosette was used to measure the Chla fluorescence. Calibration of the fluorimeter was carried out using HPLC Chla measurements from 13 OUTPACE stations (stations SD1, LDA, SD6, SD8, SD10, SD12, LDB, LDC, SD14, SD15), hence just before the BGC-Argo deployments. Very good agreement ($p > 0.01$, Figure 58) was observed between the first vertical profile of adjusted Chla concentrations and the vertical profile of Chla concentrations measured *in situ* at the closest OUTPACE CTDs in time and space (Table 1).

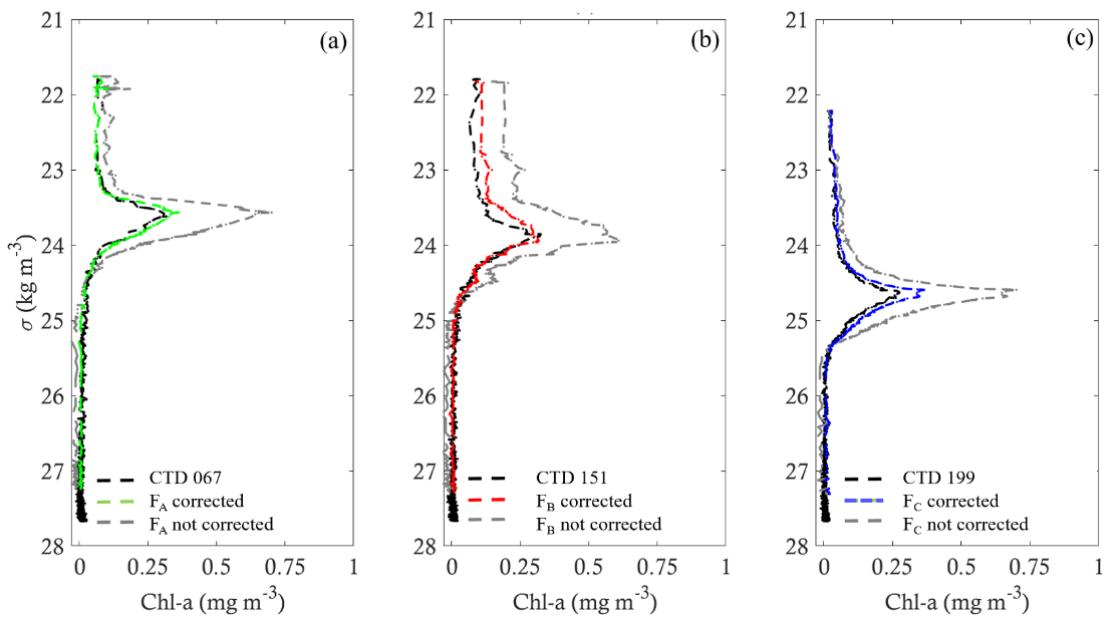


Figure 58. (a, b, c) Comparison between the respective concentrations of Chla (mg m^{-3}) measured by the CTD 067/151/199 (black dashed lines), uncorrected Chla (mg m^{-3}) concentrations measured by floats FA / FB / FC (gray lines), and corrected (colored lines) Chla, depending on the density (kg m^{-3}).

The backscattering sensors measure the angular scattering coefficient at 124° relative to the direction of light propagation at a wavelength of 700 nm. This measurement is then transformed into the b_{bp} following Schmechtig *et al.* (2019), using the conversion factor of Sullivan *et al.* (2013) ($\chi = 1.076$). Both datasets (Chla and b_{bp}) have indeed been checked qualitatively and no sensor drift or bio-fouling have been observed. The variability of b_{bp} with PON is investigated between the surface and 500 dbar using the OUTPACE CTD-rosette water samples, which were the closest in time and space to the float profiles where b_{bp} was measured (Table 1). To avoid the effect of internal waves, each bottle data value was paired with a b_{bp} value at the same density coordinate. Differences in density between the bottle data and associated b_{bp} values were found to be less than 0.005 kg m^{-3} .

Results

From backscattering to Particulate Organic Matter

The b_{bp} vs PON relationship is investigated to understand the extent to which b_{bp} can be used as a proxy of PON to better assess the impact of N₂ fixation events at the relevant seasonal temporal scales. Here we investigate the b_{bp} vs PON relationship (1) in the mixed layer (ML), (2) in the ML and the Deep Chla maximum (DCM) (0-150 dbar, Figure 59b), and (3) in the whole sampled water column (0-500 dbar), before deriving PON^{opt} and POP^{opt}.

All PON_(wet) concentrations and most of the PON_(CHN) concentrations are above their respective quantification limits. By considering these data, a significant relationship is obtained between b_{bp} and PON, regardless of the experimental method used to measure PON (wet vs CHN) (Figure 59). The b_{bp} vs PON_(wet) relationship is better than that of b_{bp} vs PON_(CHN) between the surface and 150 (500) dbar (Figure 59c, d). Methodologically based variability could explain this discrepancy. Indeed, the wet oxidation method achieves a sensitive measurement from a smaller volume (1.2 L) of seawater than the CHN method (2-10 L), making this method highly sensitive and suitable for PON analyses in oligotrophic waters (*Pujo-Pay and Raimbault, 1994; Moutin et al., 2018*).

The b_{bp} /PON_(wet) ratios exhibit a low variability with depth, with an average value of $1.9 \times 10^{-3} \pm 5.7 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1} \mu\text{M}^{-1}$ (Figure 59a) in the layer including the ML and the DCM, (Figure 59b). In the ML, the slope derived from the b_{bp} vs PON_(wet) relationship (1285 ± 114 ; Figure 59c, f) is not significantly different from that observed in the 0-150 dbar layer (1280 ± 98 ; Figure 59c, f). In contrast, below the DCM (>150 dbar), an increase in b_{bp} /PON_(wet) ratios is observed, with an average value reaching $4.1 \times 10^{-3} \pm 9.5 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1} \mu\text{M}^{-1}$ (Figure 59a). The slope from the b_{bp} vs PON_(wet) relationship obtained between 0 and 500 dbar is significantly lower than those observed in both the ML and between the surface and 150 dbar (Figure 59f).

Hereafter, to investigate the temporal variability of phytoplanktonic biomass and associated particles in the WTSP, the b_{bp} measurements will be discussed in terms of PON using the relationship established from the b_{bp} and PON_(wet) data set measured between the surface and 150 dbar (Figure 59c).

$$PON^{opt} = 1280 \times b_{bp}(700) - 0.38 \quad (\mu\text{M})$$

Studying each float separately in the 0-150 m layer, the b_{bp} vs PON_(wet) relationships are only significant for F_A and F_B, with similar slopes ($p < 0.001$) (Table 2). The F_C/LDC data are very few ($n=9$) and F_C exhibits low and quasi-constant PON_(wet) values. We therefore decide not to calculate the b_{bp} vs PON relationship for the LDC station individually. Nevertheless, including F_C/LDC data in the global b_{bp} vs

PON_(wet) relationship does not significantly affect the slope (Table 2), so the global relationship is therefore calculated with all the data in the 0-150 m layer.

We consider the intercept of the PON_(wet) vs b_{bp} relationship as the lower detection limit of b_{bp} to derive PON^{opt}. The highest value of b_{bp} for which this equation is valid corresponds to the maximum value measured. Values of b_{bp} for which the b_{bp} vs PON_(wet) relationship is valid range between 3.4×10^{-4} and $9.5 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1}$. Additionally, values of b_{bp} for which the b_{bp} vs POP_(wet) relationship is valid range between 2.7×10^{-4} and $9.5 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1}$.

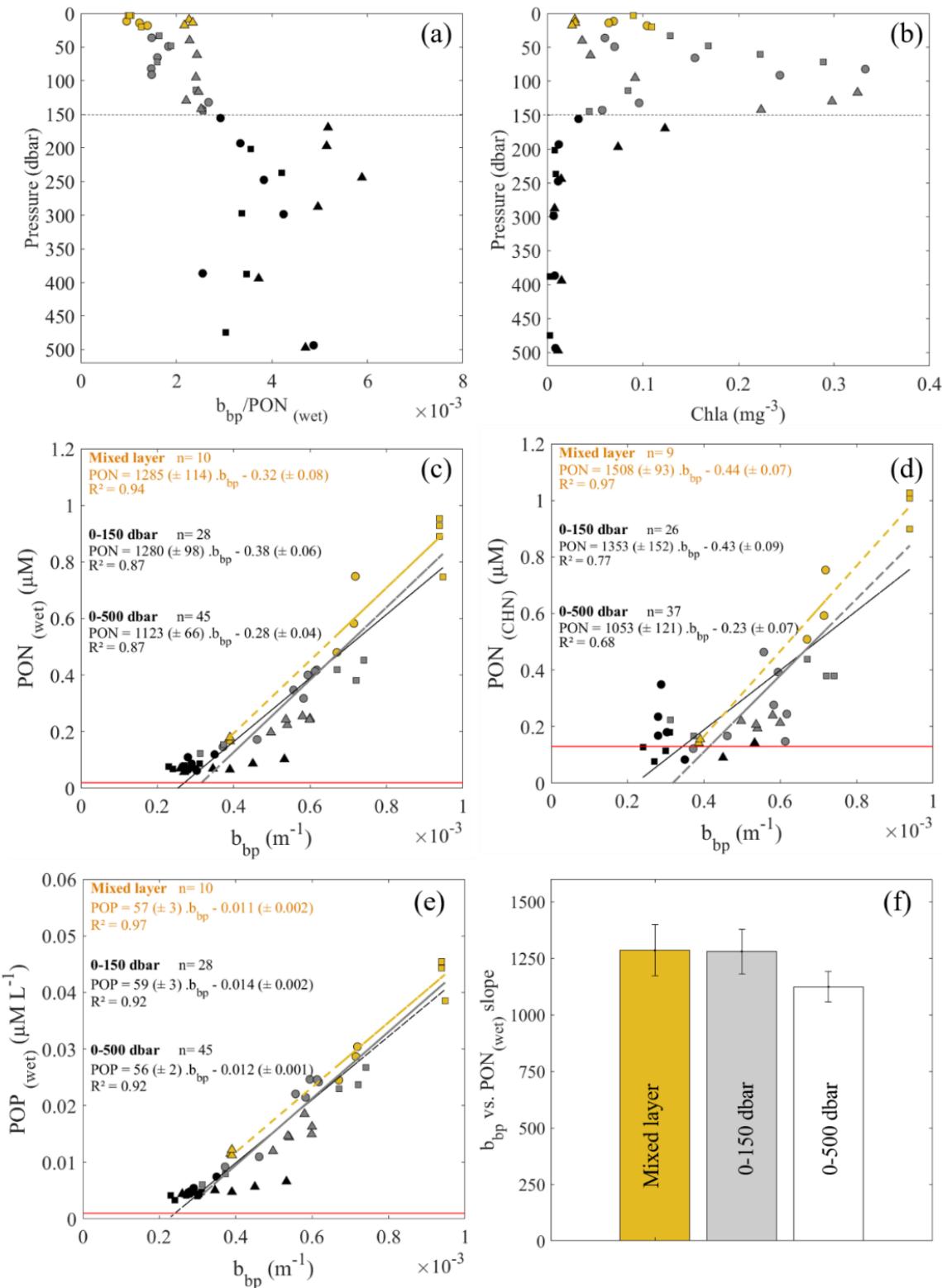


Figure 59. (a) Ratio of $b_{bp}/PON_{(wet)}$ vs Pressure, (b) Chla concentrations vs Pressure, and scatter plots between b_{bp} (m^{-1}) measured during the first profiles of the F_A, F_B and F_C floats and (c) PON_(wet), (d) PON_(CHN), and (e) POP_(wet). (The yellow, grey, and black lines represent the best linear regression fits for the data points in the ML, 0-150 dbar, and 0-500 dbar, respectively). Mixed layer = yellow markers/yellow lines, 0-150 dbar = yellow + grey markers/ grey lines, 0-500 dbar = yellow + grey + black markers/ black lines. (f) b_{bp} vs PON_(wet) slopes in the mixed layer, between the surface and 150 dbar, and between the surface and 500 dbar (note: circle = F_A/LDA, square = F_B/LDB, triangle = F_C/LDC). Red lines correspond to quantification limits. Statistical parameters are in Table 2.

Table 2. Statistical parameters for b_{bp} vs PON_(wet), PON_(CHN), and POP_(wet) for the three depth categories: 0-500 dbar, 0-150 dbar, and Mixed Layer. n is the number of data points, R² is the determination coefficient, RMSE the Roots Mean Square Error (μM), Median of residuals (residuals = observed minus fitted values), and 75th and 25th percentile represents the interquartile range of residuals).

	b_{bp} vs. PON _(wet)	b_{bp} vs. PON _(CHN)	b_{bp} vs. POP _(wet)
0-500 dbar			
n	45	37	45
R ²	0.87	0.68	0.92
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001
RMSE	0.09	0.143	0.003
Median of residuals	0.01	0.03	0.001
75th percentile	0.05	0.11	0.002
25th percentile	-0.06	-0.13	-0.002
0-150 dbar			
n	28	26	28
R ²	0.87	0.77	0.92
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001
RMSE	0.09	0.13	0.003
Median of residuals	0.01	0.03	<0.001
75th percentile	0.06	0.06	0.003
25th percentile	-0.07	-0.11	-0.003
Mixed layer			
n	10	9	10
R ²	0.94	0.97	0.97
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001
RMSE	0.082	0.063	0.002
Median of residuals	0.004	0.005	<0.001
75th percentile	0.04	0.003	0.002
25th percentile	-0.02	-0.05	-0.001

Mixed layer depth and chlorophyll-*a* seasonal distribution

In general, the seasonal Chla patterns mimic the MLD seasonal variability, with low mixed layer values observed during the summer (January/February/March) and high values during the winter (July/August) (Figure 60). However, in the WMA (F_A), increases of Chla at shorter time scales were superimposed onto the seasonal pattern, with values reaching 0.09 mg m⁻³ in March/April 2015 and 0.10 mg m⁻³ in October/November 2015. These episodes were not related to abrupt changes in the MLD but occurred during conditions of shallow MLD (< 60 dbar) (dashed frame on Figure 60a). In the EMA (F_B), Chla followed the same seasonal variations as observed in 2016 and 2017 in the WMA (F_A), except for the

summer period: despite a shallow MLD (< 45 dbar), Chla showed relatively high values, reaching 0.14 mg m⁻³ in March/April 2015, 0.08 mg m⁻³ in January/February 2016, and 0.10 mg m⁻³ in February 2017 (dashed frame on Figure 60c). The absence of intense vertical mixing and relatively high light levels (figure not shown) during these stratified periods should result in a diminution of the Chla concentrations. Observing the opposite, we hypothesize that the high Chla concentrations point to an additional controlling factor of the variability of Chla dynamics in the area, probably linked to diazotroph blooms.

PON seasonal distribution

In contrast to Chla, the temporal evolution of PON^{opt} was relatively even, with low values generally below 0.20 µM (Figure 60). However, as for Chla, increases of PON^{opt} were observed during the first year in the WMA (F_A) and each year at particular times, between January and April, in the EMA (F_B). Indeed, in the WMA (F_A), between January 2016 and July 2017, despite the seasonal cycle of Chla, PON^{opt} was constant over time (Figure 60b), with an average value of 0.18 ± 0.06 µM over this period (Figure 60b). Conversely, PON^{opt} values were significantly higher ($p < 0.01$, t-test) in 2015 than those observed in 2016 and 2017 (Figure 60b). Maximum values were recorded during March/April 2015 and October/November 2015, averaging 0.41 ± 0.09 µM during both periods (dashed frames on Figure 60b), simultaneous with increases of Chla (dashed frames on Figure 60a).

In the EMA (F_B) during the summer periods, the average PON^{opt} values reached 0.70 ± 0.10 µM during March/April 2015, 0.50 ± 0.20 µM during January/February 2016 and 0.60 ± 0.03 µM during February 2017 (dashed frames on Figure 60d), coinciding with relatively strong increases of Chla (dashed frames on Figure 60c). Outside of these summer periods, PON^{opt} values were mostly constant with an average value of 0.17 ± 0.06 µM (Figure 60d), similar to F_A in 2016/2017. In the SPG (F_C), no increases of PON^{opt} were observed during the summer period. Instead, PON^{opt} was constant throughout the study period, with an average value of 0.16 ± 0.04 µM (Figure 60f).

Hereafter, periods with both significant increases of PON^{opt} by a factor of 5 (from 0.16 to 0.80 µM) and Chla by a factor of 4 to 5 (from 0.03 to 0.14 mg m⁻³) are called ‘bloom periods’ (dashed frames on Figure 57b and Figure 60). These periods are: March/April 2015 and October/November 2015 for F_A, and March/April 2015 and January/February 2016 and February 2017 for F_B.

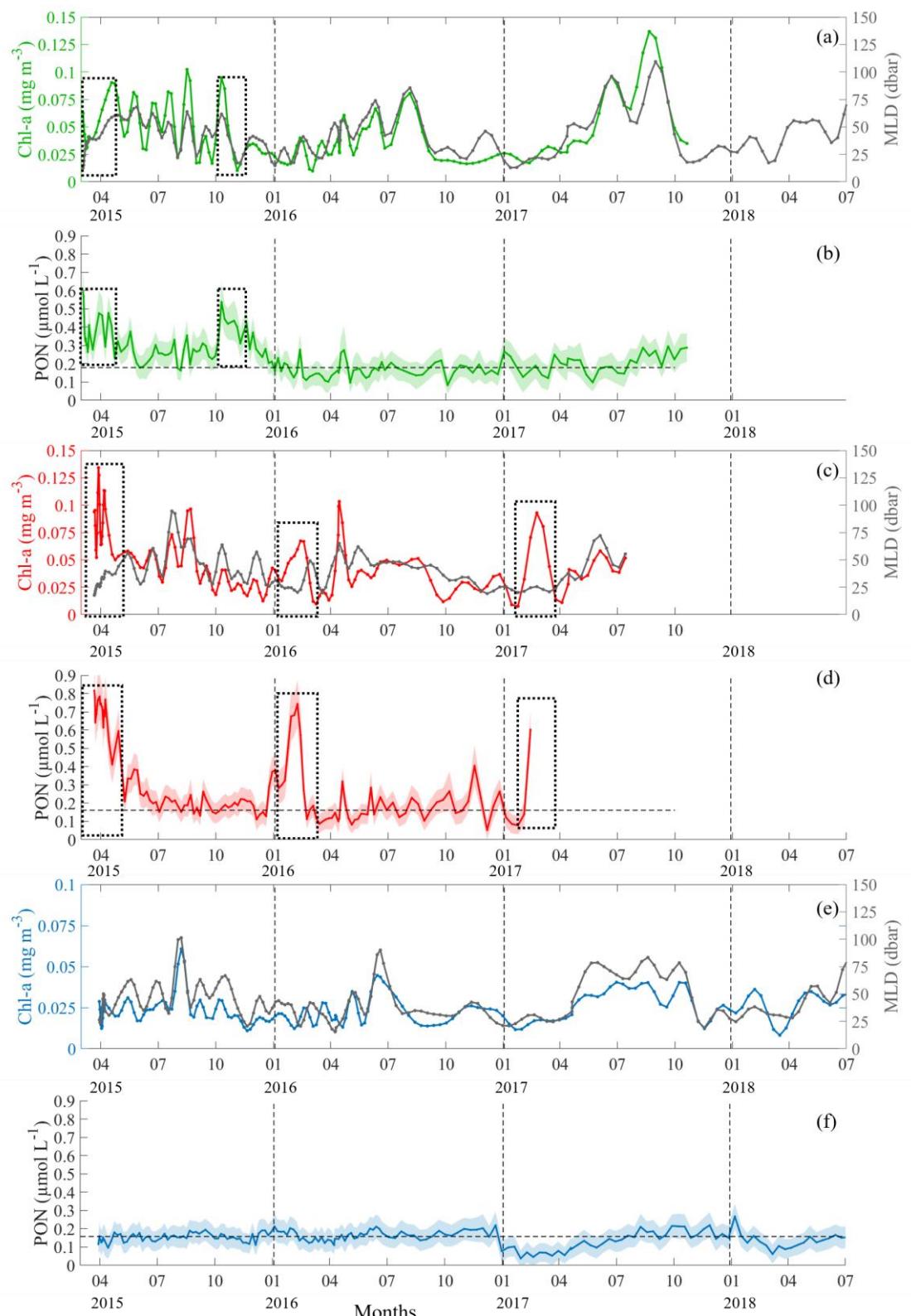


Figure 60. Temporal variations of the mixed layer depth (dbar) (black line) and the mixed layer average Chl_a (mg m^{-3}) concentration for floats (a) F_A (green line), (c) F_B (red line), and (e) F_C (blue line), along with and temporal variations of (b) the mixed layer average PON^{opt} concentration (μM) ($\pm \text{sd}$) for float F_A (green line), (d) float F_B (red line), and (f) float F_C (blue line). Lighter colors show standard deviation around the mean (the uncertainty in the regression has been incorporated into the error propagation). Black dashed frames show the “bloom periods” as defined in the text.

Discussion

At first order, b_{bp} variability is driven by the concentration of bulk particulate matter, with changes in the particulate size distribution, refractive index, and particle morphology, among other factors, generally acting at second order (Stramski *et al.*, 2004). The inherent optical properties (IOP) values relative to the concentration (or mass) of biogeochemical parameters (here $b_{bp}/PON_{(wet)}$) are sensitive to these second-order effects. While a relatively constant $b_{bp}/PON_{(wet)}$ ratio indicates homogeneous bulk particulate matter in terms of backscattering efficiency in the surface layer, an increase at depth indicates modification and/or heterogeneity of bulk particulate matter. Our result suggests that the influence of different particle composition and/or a potential presence of distinct microbial communities observed during the OUTPACE cruise b_{bp} (diazotrophic organisms in the ML and DCM microbial communities below the ML, Bonnet *et al.*, 2018; Bock *et al.*, 2018) was not significant compared to changes in organic particulate concentration. Thus, it seems that biomass changes are a dominant source of b_{bp} variability, as previously reported by Martinez *et al.* (2013). These observations are also in agreement with those of Cetinić *et al.* (2012), who reported that the POC *vs* b_{bp} relationship was relatively insensitive to community composition. In contrast, below the DCM (>150 dbar), an increase in $b_{bp}/PON_{(wet)}$ ratios is observed. This finding could reflect the presence of an assemblage of particles dominated by detritus and heterotrophs (but requires further analysis based on a better characterization of the bulk particulate matter below the DCM). The main conclusion of these observations is that the highly sensitive wet oxidation method provides a good b_{bp} *vs* $PON_{(wet)}$ relationship for this area between the surface and 150 dbar, and valid between 0.02 and 0.95 μM (~50-fold biomass increase), which thanks to float-based measurements of b_{bp} can be leveraged to expand both the number of observations and the spatiotemporal scales resolved.

During the periods of no bloom in the Melanesian Archipelago, and throughout the study period in the SPG, PON^{opt} concentrations were remarkably stable and low (<0.20 μM), displaying a net balance between production (or supply) and remineralization (or removal) processes (Hebel and Karl, 2001). The relative increase of Chla and the constant values of PON^{opt} during the winter periods suggest a seasonal change in Chla cell quota due to a lower light intensity in winter coupled with deeper mixed layer depths (Letelier *et al.*, 1993; Winn *et al.*, 1995). As a result, the constant PON^{opt} suggests that the marked Chla seasonal cycle, which can be falsely interpreted as a biomass variation, is in fact not related to new production but is instead a steady phytoplankton biomass. In our study region, the absence of phytoplanktonic blooms could be linked to nitrogen limitation (Raimbault *et al.*, 2008), while N₂ fixation could be constrained by lower iron availability (Blain *et al.*, 2008; Moutin *et al.*, 2008).

During the bloom periods of the austral summer, coinciding with the increase of Chla concentrations, PON^{opt} concentrations increased by a factor of two to five only in the Melanesian Archipelago. A co-

variation between Chla concentrations and b_{bp} values (or PON^{opt} in our case) is linked to phytoplankton biomass production (Reynolds *et al.*, 2001; Westberry *et al.*, 2010; Huot *et al.*, 2008; Barbier *et al.*, 2018). The results obtained in this study extend this observation to subtropical areas, pointing to outstanding increases of living phytoplanktonic biomass and associated particles, even in oligotrophic regions. To explain the recurrent increases of phytoplanktonic biomass during austral summer periods, it is necessary to identify the nitrogen sources in the mixed layer. The two first blooms (March/April 2015 for both F_A and F_B) reported in this study occurred during the OUTPACE cruise. During those blooms, high N_2 fixation rates were reported while NO_3^- was extremely low. Regarding the diazotroph bloom observed at station LD B, mesoscale vertical fluxes were too weak to displace the nitracline (*de Verneil et al.*, 2017). As a result, delivered nitrogen to the surface from mesoscale activity could not sustain the observed primary production. Regarding the blooms observed in our study after the cruise, except during February 2017 in the EMA no significant decreases of salinity were measured in parallel to PON^{opt} increases over the study period (Figure 61), suggesting no direct influence of precipitation or riverine inputs.

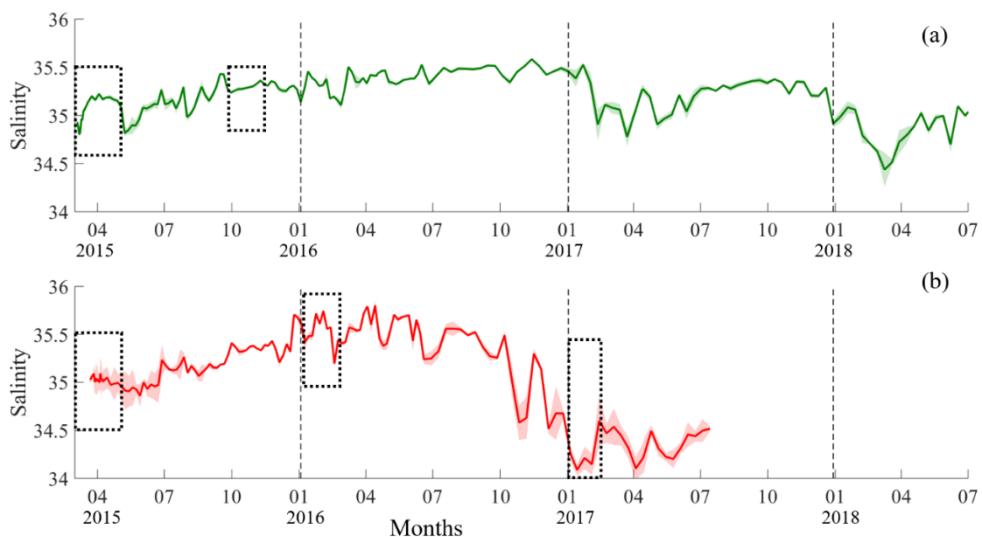


Figure 61. Temporal variations of (a) the average salinity ($\pm sd$) in the mixed layer for float F_A (green line) and (b) float F_B (red line). Black dashed frames show the “bloom periods” defined in the text.

Furthermore, atmospheric particle deposition fluxes are very low in the region (Wagener *et al.*, 2008). The top of the nitracline was 90 dbar in the area during the summer (Moutin *et al.*, 2018), significantly deeper than the measured MLD (<60 dbar, Figure 60). However, physical processes could vertically displace isopycnals tens of meters along with the nitracline (McGillicuddy *et al.*, 2007). Nevertheless, extreme events such as cyclones reported in this area perturbed the phosphacline but not the deeper nitracline, resulting in surface increases of phosphate but not of nitrate (Law *et al.*, 2011). Therefore, in the absence of vertical N supply, the variations of PON^{opt} appear to be a valuable proxy of new production related to intense N_2 fixation events during austral summer conditions. In this specific

environment characterized by active biological N₂ fixation, most of the new nitrogen is rapidly integrated into the phytoplanktonic biomass. Even if part of the nitrogen is released to the labile dissolved organic and inorganic pools, it is rapidly re-assimilated by the nitrogen-starved organisms (*Berthelot et al.*, 2015; *Caffin et al.*, 2018b). We therefore conclude that the increases of PON^{opt} are most likely related to living POM, i.e. phytoplankton cells, and, to a lesser extent detritus.

In our study, we propose to use an optical proxy of PON rather than the traditional optical proxy of POC for several reasons. First, POC values show concentrations below 4 µM in oligotrophic gyres [*Martiny et al.*, 2013]. This limit value is close to the uncertainty reported in previous studies predicting POC from b_{bp} (*Johnson et al.*, 2017, *Cetinić et al.*, 2012). The use of PON would be a superior alternative as the wet oxidation procedure, coupled with spectrophotometric measurements, allows accurate quantification of PON (quantification limit = 0.02 µM which correspond to 0.13 µM in terms of POC following the Redfield proportion), with reasonable volumes of filtered seawater (1.2 L). Second, oceanic primary production is primarily controlled by nitrogen availability (*Falkowski et al.*, 1997, *Moore et al.*, 2013). Thus, it would be helpful, in order to better understand controls of primary production, to gain insight on nitrogen cycling, particularly on the seasonal cycle of nitrogen pools directly, rather than carbon pools. This argument is even more important to consider in environments characterized by active biological N₂ fixation [*Bonnet et al.*, 2018] where N budgets are needed [*Moutin et al.*, 2018]. Theoretically, all essential elements may be used to track primary production rates and biomass accumulations. Relative to carbon, the ~30 essential nutrient elements display a range of plasticity in their cellular requirements [*Galbraith and Martiny*, 2015], with N being the least plastic by varying in cellular N:C molar ratios from ~1/5 to 1/10, a factor of two [*Geider and Laroche*, 2002]. This variability is low compared to changes in biomass at the scale of the world Ocean, and even in the oligotrophic WTSP [*Moutin et al.*, 2018]. Therefore, if biomass is dominated by phytoplankton, a close link between PON and POC is to be expected. Similarities notwithstanding, the relative ease of PON measurements in oligotrophic areas favors the use of a PON optical proxy.

In addition to PON_(wet), the wet oxidation method can simultaneously measure POP_(wet). Interestingly, the b_{bp} vs POP_(wet) relationship was statistically better than b_{bp} vs PON_(wet) (Figure 59), highlighting the possible use of POP as a biomass proxy, which would drive an accurate estimation of standing POP stocks and associated biogeochemical fluxes. The better relationship between POP and b_{bp} than PON and b_{bp} suggests that the bulk particulate matter of POP could be less optically variable than PON-bulk particulate matter. This result could be linked to the variability of particle composition between both PON and POP pools. One main signature of a given particulate organic matter pool is the relative contributions of living particles and detrital material. Turnover rates of POP have been previously shown to be significantly higher than POC in the subtropical south Pacific (*Duhamel et al.*, 2007), with the

carbon and nitrogen pools containing more refractory material than the phosphorus pool (*Menzel et al.*, 1964; *Schneider et al.*, 2003; *Paytan et al.*, 2003). Consequently, POP was considered to contain a higher contribution of living particles than PON or POC (*Duhamel et al.*, 2007). Therefore, the significant b_{bp} vs $POP_{(wet)}$ relationship obtained (Figure 59c) suggests that the variability of b_{bp} could be linked, at least for this study area, more to the abundance of phytoplanktonic biomass than to associated material, as previously reported by *Martinez-Vicente et al.* (2012) and *Graff et al.* (2015). Consequently, the optical proxy of POP estimated from b_{bp} could also be a living biomass indicator and offer its own unique perspectives.

Conclusions

The combined use of in situ PON (and POP) measurements using the wet oxidation method, and optical properties measured by BGC-Argo floats close to *in situ* measurements, allowed to highlight, for the very first time, the excellent b_{bp} vs PON (and POP) relationships between 0 and 150 dbar in under-sampled oligotrophic waters. In such areas, the quantification of PON^{opt} , in the range between 0.02 and 0.95 μM , documents phytoplanktonic biomass dynamics (and associated properties) at the relevant seasonal temporal scale. Increases of PON^{opt} by a factor of 5 (from 0.16 to 0.80 μM) were observed in the mixed layer of the WTSP during stratified conditions in the absence of significant nitrogen sources other than N_2 fixation. The pertinence of the b_{bp} vs PON (POP) relationships should be investigated in other oligotrophic areas, but also in other trophic regimes. This new relationship also opens a promising avenue to assess PON (POP) from ocean color remote sensing using various existing inverse methods (*Lee et al.*, 2002; *Werdell et al.*, 2013; *Loisel et al.*, 2018).

Acknowledgments, Samples, and Data

This is a contribution of the OUTPACE (Oligotrophy from Ultra-oligoTrophy PACific Experiment) project (<https://outpace.mio.univ-amu.fr/>) funded by the French research national agency (ANR-14-CE01-0007-01), the LEFE-CyBER program (CNRS-INSU), the GOPS program (IRD) and the CNES (BC T23, ZBC 4500048836). The OUTPACE cruise (<http://dx.doi.org/10.17600/15000900>) was managed by MIO (OSU Institut Pytheas, AMU) from Marseilles (France) and received funding from European FEDER Fund under project 1166-39417. The authors thank the crew of the RV *L'Atalante* for outstanding shipboard operations. Gilles Rougier and Marc Picheral are warmly thanked for their efficient help in CTD rosette management and data processing, as well as Catherine Schmechtig for the LEFE-CyBER database management. All data and metadata are available at the following web address: <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/outpace/outpace.php>. The authors would like to acknowledge Sandra Helias Nunige and Karine Leblanc for providing particulate organic concentrations. We acknowledge R. Letelier, G. Dall'Olmo, an unknown reviewer and the editor for their helpful comments.

4.4 Synthèse

À partir des mesures de Chla et de b_{bp} provenant de trois flotteurs BGC-Argo combinées à des données *in situ* de NOP et de POP, cette étude a permis de fournir pour la première fois un suivi temporel de la biomasse particulaire autotrophe (et des particules associées) dans la couche de mélange du WTSP. Des relations significatives ont été observées entre les valeurs de b_{bp} et de NOP (POP) ($R^2=0.87$ et 0.91, respectivement) permettant de définir de nouveaux proxys optiques de la biomasse particulaire phytoplanctonique, du moins dans cette région spécifique. Les concentrations en Chla présentent un cycle saisonnier, avec des concentrations deux fois plus importantes en période hivernale qu'estivale. Ce cycle saisonnier des concentrations en Chla est principalement contrôlé par le processus de photo acclimatation combiné à un approfondissement de la MLD en période hivernale et ne reflète pas une réelle variation de biomasse autotrophe. Parallèlement à ce cycle saisonnier, des augmentations concomitantes de Chla (de 0.03 à 0.14 mg m⁻³) et de PON^{opt} (de 0.16 à 0.80 µM) se sont superposées et ont été observées notamment dans l'Archipel Mélanésien en période stratifiée. Il a été démontré que cette production de biomasse autotrophe (et des particules associées) ne pouvait être soutenue que par l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂. Il semble donc que l'augmentations significative de MOP, associée à la forte fixation de N₂ mesurée dans l'Archipel Mélanésien pendant la campagne OUTPACE, ne soit pas un évènement isolé, mais plutôt un évènement récurrent notamment en période stratifiée (de Janvier à Avril, principalement). Ces observations encouragent la réalisation future d'un suivi *in situ* du processus de fixation de N₂ dans cette région en période estivale. D'un point de vu optique, d'intéressantes perspectives sont également apparues. En effet, bien que le NOP et le POP aient été analysés suivant la même méthodologie, la relation b_{bp} vs POP est, d'un point de vue statistique, meilleure que la relation b_{bp} vs NOP. Étant donné la plus forte contribution de la matière vivante au *pool* de POP par rapport au matériel détritique, le proxy optique du POP (POP^{opt}) pourrait permettre de tracer les évolutions temporelles de la biomasse particulaire vivante sur des échelles de temps significatives et offrir ainsi d'intéressantes perspectives.

Chapitre 5

-

Une production communautaire nette
positive associée au maximum de
chlorophylle-a de subsurface dans les eaux
oligotropes du Pacifique tropical sud-ouest

5 Une production communautaire nette positive associée au maximum de chlorophylle-a de subsurface dans les eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest

5.1 Introduction

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes intéressés aux différents processus qui contrôlent la dynamique de la biomasse organique particulaire synthétisée dans la couche de mélange (<60m) des eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest (WTSP). Nous avons mis en évidence que dans la couche de mélange suffisamment éclairée mais marquée par de faibles concentrations en NO_3^- , les variations saisonnières de la biomasse organique particulaire sont contrôlées principalement par les organismes diazotrophes. Cependant de nombreuses études ont montré que les régions subtropicales oligotrophes sont également peuplées d'organismes non diazotrophes spécifiquement adaptés aux faibles éclairements et capables d'utiliser l'azote inorganique dissous à de très faibles concentrations (Martiny *et al.*, 2009 ; Singh *et al.*, 2017). Certains de ces organismes peuvent occuper la niche écologique située à la profondeur de la couche euphotique (Z_{01}) au niveau du maximum de Chla de subsurface (SCML). Dans les eaux extrêmement claires de l'océan Pacifique sud subtropical, le SCML peut même être positionné bien en dessous de Z_{01} et atteindre une profondeur correspondante à $1.5 \times Z_{01}$ (Raimbault *et al.*, 2008 ; Claustre *et al.*, 2008). Récemment, il a été montré que dans les régions subtropicales oligotrophes, le SCML peut correspondre, dans certaines conditions, à un maximum de biomasse organique particulaire (Mignot *et al.*, 2014 ; Barbieux *et al.*, 2018). Néanmoins, à ce jour, les difficultés liées à la mise en place de suivi saisonnier *in situ*, notamment dans l'océan Pacifique subtropical sud, limitent considérablement notre compréhension des impacts biogéochimiques d'un maximum de biomasse de subsurface qui serait situé aux environs de Z_{01} . Étant donné la forte superficie des régions oligotrophes, la présence d'un maximum de biomasse situé dans la partie basse de la couche euphotique pourrait potentiellement augmenter les estimations de la production photosynthétique, et apporter éventuellement un regard nouveau permettant de reconsidérer, entre autres, l'état métabolique (hétérotrophe *vs* autotrophe) des régions oligotrophes.

del Giorgio and Duarte (2002) ont rapporté que le taux de respiration total (R_C) dans l'océan ouvert est compris entre 56 et 76 Gt C a⁻¹, ce qui est plus important que la production océanique estimée à l'échelle globale (35 à 65 Gt C a⁻¹). Une des questions actuelles est de comprendre comment un tel déséquilibre entre respiration et production est possible. Les études se basant sur des mesures d' O_2 sur une échelle de temps saisonnière, supportent que l'équilibre métabolique des régions oligotrophes est net autotrophe (NCP>0) ou proche de l'équilibre (NCP=0) (Riser and Johnson, 2008 ; Williams *et al.*, 1998, 2013). À ce jour l'ensemble des estimations de NCP (basées sur des méthodes d'incubation en bouteilles ou sur des mesures d' O_2 sur une échelle de temps saisonnière) ont été réalisées à l'intérieur de Z_{01} , en dépit du

fait que certaines études soulignent qu'il serait préférable, pour estimer des flux biogéochimiques réalistes dans les régions oligotropes, d'utiliser Z_{001} (*Banse et al., 2004 ; Claustre et al., 2008*) ou des isolumes (*Letelier et al., 2004*) plutôt que Z_{01} .

Dans cette étude, nous avons tenté d'apporter un regard nouveau sur l'état métabolique des régions oligotropes en quantifiant à partir des mesures d' O_2 *in situ* faites par le flotteur BGC-Argo F_A (cf. Figure 57, Chapitre 4), la NCP associée au SCML situé aux environs de Z_{01} . L'objectif principal est de déterminer si dans les régions oligotropes, le SCML présente un état net autotrophe ou net hétérotrophe sur une échelle de temps saisonnière. Pour cela, il a été nécessaire, dans un premier temps, d'isoler à partir des résultats présentés dans le chapitre précédent une masse d'eau non influencée par les efflorescences de diazotropes de surface sur une échelle de temps saisonnière (années 2016/2017, cf. Figure 60, Chapitre 4). Dans un second temps il a été nécessaire d'isoler dans ces eaux oligotropes, une masse d'eau non influencée par des processus de méso échelle et par les éventuels mélanges avec les eaux de la thermocline. Les mesures de température et de salinité faites par le flotteur F_A dans le WTSP ne permettent pas de discriminer la présence de différentes masses d'eau. En effet, dans les eaux de la thermocline supérieure et inférieure aucune variation saisonnière significative de température et de salinité n'est observée. Le maximum de salinité caractéristique des eaux de la thermocline du WTSP (cf. la section 3.2.2.1, Chapitre 3) est présent continuellement sur $\sigma 24.7$ pendant les trois années d'enregistrement et les variations temporelles de température et de salinité observées sur toutes les isopycnies sont très faibles (Figure S 9, Annexe 3). Cependant, contrairement aux valeurs de température et de salinité, les concentrations en O_2 présentent une forte hétérogénéité temporelle dans les eaux de la thermocline (Figure 4c dans *Barbot et al., 2018*). Pour isoler une période/localisation non influencée par des processus de méso échelle et par les éventuels mélanges des masses d'eau de la thermocline, nous avons utilisé les concentrations en O_2 combinées aux données AVISO et HYCOM (*Barbot et al., 2018*) et du *World Ocean Atlas* (WOA), 2013. Durant cette période où nous pouvons considérer que nous avons une masse d'eau oligotrophe non influencée par le mélange, nous avons étudié la distribution verticale sur une échelle de temps saisonnière des concentrations en Chla et en MOP associées au SCML sous la MLD. Puis, en utilisant les taux d'accumulation d' O_2 sur chaque surface isopycnale, nous avons estimé la NCP associée au SCML. Les résultats ainsi obtenus sont présentés ci-dessous sous le format d'une publication.

5.2 Evidence of net autotrophy associated to the subsurface chlorophyll-a maximum layer in the oligotrophic Western Tropical South Pacific

Alain Fumenia¹, Thierry Moutin¹, Dominique Lefevre¹, Hervé Claustre² and Anne Petrenko¹.

¹Aix Marseille Univ, Universite de Toulon, CNRS, IRD, OSU PYTHEAS, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110, 13288, Marseille, Cedex 09, France

²Sorbonnes Université & CNRS, UMR 7093, Laboratoire d’Océanographie de Villefranche, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

Key points

- Low but positive net community production along with a maximum of phytoplanktonic biomass was observed at extremely low light levels.

Abstract

We were able to quantify Net Community Production (NCP) in the extremely poor light conditions found at the Subsurface Chlorophyll Maximum Layer (SCML) using the oxygen data from a Biogeochemical-Argo float deployed in the oligotrophic Western Tropical South Pacific (WTSP). The SCML extended from just above the lower limit of the euphotic zone (Z_{01}) down to Z_{001} , where the photosynthetically active radiation (PAR) is reduced to 0.1% of its sea surface value. Throughout the study period (180 days), a low but positive NCP of $0.08 \pm 0.01 \text{ mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ was observed in the SCML. Despite observing a positive NCP, there was no accumulation of particulate organic matter between Z_{01} and Z_{001} , suggesting the excess of biomass produced was transferred or exported. The quantification and fate of this production provides important information concerning the current question on the trophic status of oligotrophic gyres.

Introduction

In oligotrophic subtropical gyres the Subsurface Chlorophyll Maximum Layer (SCML) is observed at a depth where 1% of the surface Photosynthetic Active Radiation (PAR) (Z_{01}) is measured (Jamart *et al.* 1977; Herblant and Voituriez 1979; Dandonneau 1979; Cullen, 1982). The SCML results from a range of sometimes interacting processes; photo-acclimation, enhanced phytoplankton growth, remineralization and grazing (Cullen, 2015). In such oligotrophic areas, the SCML is primarily associated with the photo-acclimation process (Steele, 1964; Letelier *et al.*, 1993; Taylor *et al.*, 1997; Fennel and Boss, 2003; Perez *et al.*, 2006) but could also reflect, under certain conditions, a real biomass increase (Winn *et al.*, 1995; Claustre *et al.*, 1999; Letelier *et al.*, 2004; Beckmann and Hense, 2007; Mignot *et al.*, 2014; Barbier *et al.*, 2018). Recently, in the oligotrophic Mediterranean Basin, Barbier *et al.* (2019) highlighted many intermediate types of SCML between photo-acclimation and maximum

of phytoplanktonic carbon. These diverse situations clearly resulted from nitrate and light availability. In the clearest waters of the South Pacific subtropical gyre, the entire SCML is found well below Z_{01} (*Raimbault et al.*, 2008) with 60% of the Chla content being located in the layer between Z_{01} and Z_{001} (1° of the surface PAR) (*Claustre et al.*, 2008). Given the extent of subtropical areas, phytoplankton production in the lower euphotic zone could contribute to new and exported production (*Letelier et al.*, 2004; *Mignot et al.*, 2014), and thus could significantly influence the metabolic status of these areas. Obtaining an insight into the metabolic status of these areas is important in identifying these parts of the oceans as a possible sink of CO₂. For almost twenty years, there has been controversy regarding the metabolic state of oligotrophic subtropical gyres: net autotrophs vs net heterotrophs (*del Giorgio et al.*, 1997; *Williams et al.*, 1998; 2013; *Duarte et al.*, 2013). Bottle incubation experiments for quantifying O₂ production and consumption rates have been performed over a diurnal time scale in the euphotic zone and support a prevalence of heterotrophic communities (*del Giorgio et al.*, 1997; *Duarte et al.*, 2013). In this case, the whole community respiration rate (R) exceeds gross primary production (GPP) and implies negative Net Community Production (NCP = GPP-R). Below the MLD, seasonal thermocline waters can be considered as closed systems, not influenced by any air-sea exchange (*Riser and Johnson*, 2008; *Ducklow and Doney*, 2013). According to these authors, an accumulation of O₂ below the mixed layer at a nearly constant rate is similar to independent measurements of positive NCP. By using O₂ concentrations from profiling floats, *Riser and Johnson* (2008) provide evidence that euphotic zones in the North and South Pacific subtropical gyres are net autotrophic throughout the year. In these extremely clear waters, some studies have highlighted the advantage of using Z_{001} , instead of Z_{01} (*Morel and Berthon*, 1989; *Banse*, 2004; *Claustre et al.*, 2008) or of using isolumes (*Banse*, 2004; *Letelier et al.*, 2004; *Mignot et al.*, 2014). These are better adapted metrics for evaluating the uncoupling between photosynthesis and respiration and processes such as new or exported production and nutrient inventories. However, so far, difficulties inherent to observing NCP between Z_{01} and Z_{001} over large spatio-temporal scales considerably limit our understanding of the biogeochemical implications of the SCML.

A BGC-Argo float was deployed in the clear oligotrophic WTSP and was simultaneously measuring, optical proxies of phytoplankton (Chla fluorescence) and particle load (backscattering coefficient, b_{bp}), O₂ concentrations and PAR. The acquired time series gives us a unique opportunity to address key aspects in understanding the potential and subtle role of the SCML in controlling the biogeochemical cycle of carbon and, more generally, in controlling the metabolic state in stratified environments. Specifically, we (1) investigate the vertical distribution of Chla and particulate organic matter associated to the SCML over a seasonal time scale and (2) quantify the level of NCP in the extremely poor light conditions that prevail in the SCML, around and below Z_{01} .

Materials and methods

BGC-Argo float trajectory and sensors' characteristics

The F_A BGC-Argo float (F_A) was deployed in the Melanesian Archipelago in March/April 2015 during the OUTPACE cruise (*Moutin et al.*, 2017), near the station LD A (Figure 62). The collected data were downloaded from the Coriolis database website (<ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/argo/dac/coriolis/>). The criteria for restricting the spatio-temporal domain of this study (dashed frame, Figure 62) is defined below in the section “*In situ* measurements using Argo biogeochemical floats: NCP^F”. The F_A float was equipped with a Sea-Bird Electronics (SBE41CP) conductivity-temperature-depth (CTD) (Seabird Inc., USA), with an additional sensor package: the WETLabs Environmental Characterization Optics triplet pack (ECO3, Seabird Inc., USA) for measuring the fluorescence of Chla at excitation/emission wavelengths of 470/695 nm and the angular backward scattering coefficient of particles at 700 nm with the OCR504 Satlantic multispectral radiometer measuring the PAR over the 400–700 nm range. PAR measurements were collected every 1 to 5 days between the surface and 250 dbar. The post treatment of both Chla fluorescence and particulate backscattering are detailed in *Fumenia et al.* (2020).

To document particulate organic matter associated with SCML, we used the b_{bp} vs Particulate Organic Nitrogen (PON) relationship (PON^{opt} = 1280 × b_{bp} - 0.38, R² = 0.87), a valuable proxy of phytoplanktonic biomass and associated particles in the WTSP (*Fumenia et al.* 2020).

The F_A float was equipped with an optode Aanderaa 4330 sensor, for measuring O₂ concentrations. The measurements were collected at a frequency of 10 days between the surface and 1000 dbar. During the OUTPACE cruise, O₂ concentrations in the water column were measured with a Seabird SBE43 electrochemical sensor interfaced with the CTD unit and was adjusted with O₂ concentrations measured using the Winkler method (*Winkler*, 1888). The analytical chemical method and the procedure of adjustment are detailed in *Moutin et al.* (2018). The standard error (E1) associated with O₂ concentrations measured using the Seabird SBE43 electrochemical sensor is 4.35 μmol kg⁻¹ (<http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/outpace/outpace.php>). A linear regression between O₂ concentrations measured using the float F_A and O₂ concentrations measured at the OUTPACE CTDs, the closest in time and space to the float (Figure 62a; Table S 1, Annex 3), was performed. Only the data included between the mixed layer depth (MLD) and 300 dbar were used for this linear regression. A significant relationship was obtained (R²=0.98, p<0.001) with a positive intercept (12.92 μmol kg⁻¹). O₂ concentrations measured by the float F_A were adjusted following Eq.1.

$$[O_2]_{F_A \text{ corrected}} = 0.98 \times [O_2]_{F_A} + 12.92 \quad (\mu\text{mol kg}^{-1}) \quad (1)$$

The standard error (E2) associated with the corrected O₂ concentrations measured by the float F_A was 1.67 μmol kg⁻¹. The total error associated with the O₂ concentrations measured by the float F_A was calculated following Eq.2.

$$\text{Total error} = \sqrt{(E1^2 + E2^2)} = 4.66 \text{ } (\mu\text{mol kg}^{-1}) \quad (2)$$

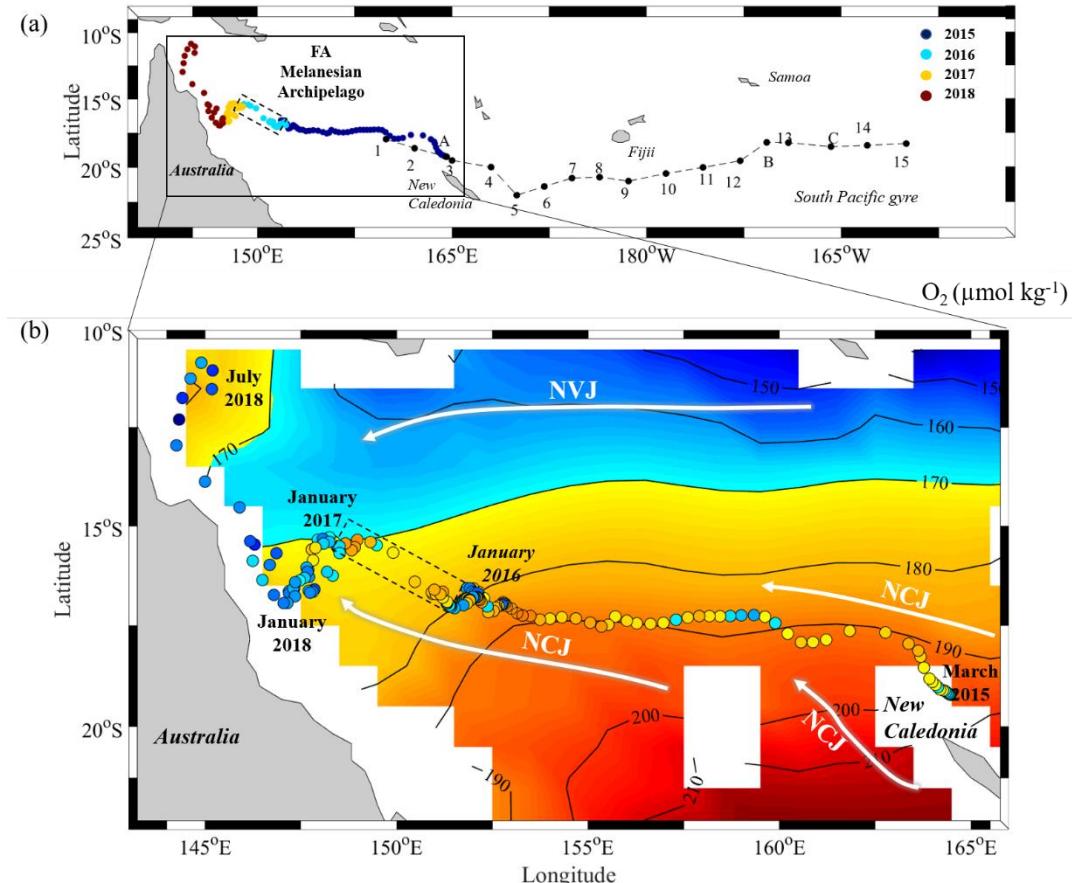


Figure 62. (a) Trajectory of the BGC-Argo float, the color bar represents time (years), the dashed frame represents the study period, (b) map of average O₂ concentrations in the upper thermocline waters (σ_{24} - $\sigma_{24.7}$), the data come from the World Ocean Atlas, 2013 (annual mean concentrations between 1955 and 2012, Locarnini *et al.*, 2013; Zweng *et al.*, 2013). The colored marker represent the average O₂ concentrations measured by the F_A float in the same layer, the dashed frame corresponds to the study period. (NCJ = North Caledonian Jet, NVJ = North Vanuatu Jet).

Observation layers (MLD and SCML)

The MLD was defined as the depth where the density reached 0.03 kg m⁻³ greater than its value at 10 dbar (*de Boyer Montégut et al.*, 2004).

The high frequency displacements in the SCML depth (and maximum of particles) is usually associated with the vertical displacement of the isopycnal surfaces (*Dandonneau and Lemasson*, 1987; *Claustre et al.*, 1999). In our study area, relatively important short-term vertical displacements of isopycnal surfaces were observed. These were attributed to internal waves (*Bouruet-Aubertot et al.*, 2018) or else mesoscale activities (*Rousselet et al.*, 2018; *Barbot et al.*, 2018). We decided to consider the temporal variations in

concentration on isopycnal surfaces (σ) and not on fixed depths in order to avoid the influence of internal waves. Isopycnal surfaces (from σ 23.9 to σ 24.9) were chosen, from the Chla and b_{bp} transect sections (see Results section), to include the SCML and the maximum particle depth.

In situ measurements using Argo biogeochemical floats: NCP^f

In this study, the rate of O₂ production was determined following the method adapted from *Riser and Johnson* (2008) which is solely dedicated to the study of SCML. We determined the temporal variations in O₂ concentration minus O₂ solubility (ΔO_2) concentrations along the isopycnal surfaces (just below the MLD, from σ 23.3 to σ 24.9) in order to take into account the small thermodynamic changes in O₂ solubility (Figure 63). Using direct O₂ concentration rather than ΔO_2 concentrations gives similar results but regression coefficients were slightly lower. O₂ solubility was calculated according to the solubility coefficients derived from the data of *Benson and Krause* (1984), as fitted by *Garcia and Gordon* (1992; 1993). The rate of O₂ production (NCP^f) was determined from the slopes of straight lines by least square regression to the ΔO_2 concentrations measured on each isopycnal surface, below the MLD between 26 July 2016 and 22 January 2017 (Figure 63a to q). This time interval was the only one chosen over which this calculation could be done, as explained at the end of this section.

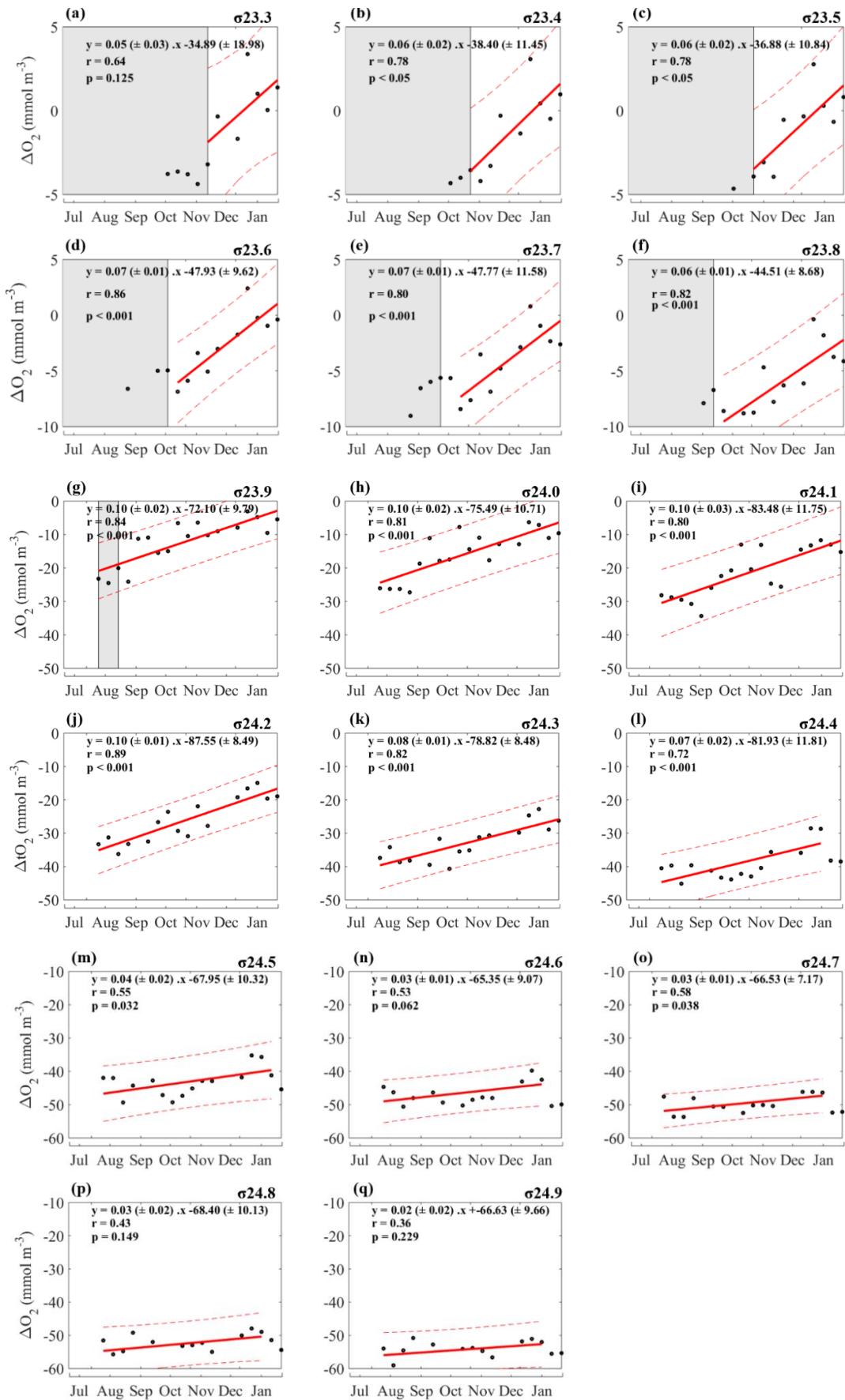


Figure 63. Oxygen concentrations minus oxygen solubility concentrations measured on isopycnal surfaces ($\sigma 23.3$ to $\sigma 24.9$) (mmol m^{-3}) vs time (days) in the Melanesian Archipelago. The red lines are fitted to the oxygen data by least squares to estimate the rate of oxygen production between 26 July 2016 and 22 January 2017. The red dashed lines correspond to an estimate of a 95% prediction interval. The grey frames correspond to time intervals where isopycnals are located above the MLD.

Significant ΔO_2 vs time relationships ($p < 0.05$) were observed between $\sigma 23.9$ and $\sigma 24.7$ (Figure 63b to o). Only these significant relationships were considered to calculate NCP^f. The average NCP^f was calculated as follows. First, ΔO_2 concentrations (mmol m^{-3}) were integrated for each profile between $\sigma 23.9$ (Z1) and $\sigma 24.7$ (Z2) (Table 3).

$$\text{Integrated } \Delta O_2 = \int_{Z1}^{Z2} \Delta O_2 \cdot dz \text{ (mmol m}^{-2}\text{)} \quad (3)$$

Then, to get average ΔO_2 concentrations (mmol m^{-3}) between Z1 and Z2, the integrated ΔO_2 concentrations were divided by the thickness ($\Delta Z = Z2 - Z1$) (Table 3). Finally, the average NCP^f ($\text{mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) between Z1 and Z2 was determined from the slopes of the straight lines by least square regression to the average ΔO_2 concentrations vs time.

Table 3. Vertically integrated ΔO_2 concentrations (mmol m^{-3}) between the depth of $\sigma 23.9$ (Z1) and $\sigma 24.7$ (Z2) for each profile, average ΔO_2 concentrations (mmol m^{-3}) between Z1 and Z2.

SCML layer ($\sigma 23.9 - \sigma 24.7$)						
Date	Time (days)	Integrated ΔO_2 ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2}$)	Z1($\sigma 23.9$)	Z2($\sigma 24.7$)	ΔZ	Average ΔO_2 ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3}$)
26-Jul-2016	1	-1751.7	123.5	170.0	46.5	-37.7
05-Aug-2016	10	-1850.9	80.0	128.0	48.0	-38.6
15-Aug-2016	20	-2061.2	96.0	154.5	58.5	-35.2
25-Aug-2016	30	-1825.1	109.5	155.0	45.5	-40.1
14-Sep-2016	50	-2075.5	91.0	157.0	66.0	-31.4
24-Sep-2016	60	-1749.1	80.0	132.5	52.5	-33.2
04-Oct-2016	70	-3032.7	57.5	139.5	82.0	-37.0
24-Oct-2016	90	-1447.6	101.0	156.5	55.5	-26.1
03-Nov-2016	100	-1589.1	76.0	140.0	64.0	-24.8
13-Nov-2016	110	-1401.4	97.0	145.0	48.0	-29.1
23-Nov-2016	120	-2248.0	88.5	157.5	69.0	-32.6
13-Dec-2016	140	-1866.1	88.0	153.0	65.0	-28.7
23-Dec-2016	150	-1818.5	59.5	135.5	76.0	-23.9
02-Jan-2017	160	-1880.4	88.0	157.0	69.5	-27.1
12-Jan-2017	170	-1800.5	84.0	149.5	65.5	-27.5
22-Jan-2017	180	-2185.1	75.0	170.5	92.5	-23.6

The spatio-temporal domain of the NCP^f calculation was restricted as follows. We isolated a steady state oligotrophic period/area characterized by very low surface Chla (<0.1 mg m⁻³) and PON^{opt} (<0.20 μM) concentrations (Figure 60a, b, Chapter 4) and an area with limited influence of mesoscale activities and/or water mass mixing (from July 2016 to January 2017, dashed frame on Figure 62). The criteria for restricting the spatio-temporal domain was based on the O₂ concentrations from float F_A combined to AVISO and HYCOM data (Barbot *et al.*, 2018) combined with O₂ concentrations from the World Ocean Atlas (WOA) 2013. The map of average O₂ concentrations in the upper thermocline waters (WOA, 2013) showed relatively low O₂ concentrations (<170 μmol kg⁻¹) north of 15° S (Figure 62b). This low O₂ concentration can be associated to the North Vanuatu Jet (NVJ) water masses (Wyrtki, 1962b; Sokolov

and Rintoul, 2000; Webb, 2000). South of 15° S, the thermocline waters, transported by the Nord Vanuatu Jet (NCJ) have O₂ concentrations generally higher than North of 15° S (Gourdeau *et al.*, 2008; Kessler and Cravatte, 2013; Gasparin *et al.*, 2014), with values ranging between 170 and 200 µmol kg⁻¹ (Figure 62b). Recently, Barbot *et al.* (2018) highlighted intrusions of deoxygenated water masses due to mesoscale activities during 2015 and again in March/April 2016 (blue markers on Figure 62b). In contrast, float F_A remained in homogeneous water masses between April 2016 and January 2017 (Barbot *et al.*, 2018). Between February 2017 and July 2017, O₂ concentrations in the upper thermocline waters decreased sharply close to the Australian coast (Figure 62b), suggesting a mixing between the NCJ and the deoxygenated NVJ water masses, typical of this area (Sokolov and Rintoul, 2000). The O₂ concentrations measured during the periods of deoxygenated water mass intrusions (March 2015 to March/April 2016) and during NCJ and NVJ water mass mixing (February 2017 to July 2017) were not taken into account in the NCP calculation.

On board measurements using bottle incubations: NCP^b

Rates of NCP^b were estimated from changes in the O₂ concentration over 24-h incubations carried out *in situ* on a drifting mooring line at their respective sampling depths corresponding to 75, 54, 36, 19, 10, 2.7, 1, 0.3, 0.1 % of surface PAR levels. A PAR-depth profile was performed at solar noon the day prior to the incubation experiments. Three sets of four replicates were collected in 125-cm³ borosilicate glass bottles. Dissolved O₂ concentration was measured using an automated high-precision Winkler titration system linked to a photometric end-point detector (Williams and Jenkinson, 1982). NCP^b was calculated as the difference in the dissolved oxygen concentration between “light” incubated samples and “time 0” samples. The overall coefficient of variation for O₂ titrations was 0.06%.

Estimation of NO₃⁻ concentrations using CANYON-B neural network

The nitrate concentrations (NO₃⁻_CANYON-B) were estimated using the Bayesian neural network CANYON-B: “Carbonate system and Nutrients concentration from hYdrological properties and Oxygen using a Neural-network”. CANYON-B gives a robust estimate for open ocean CO₂ variables and macronutrients from T, S and O₂ data, using Bayesian neural networks (Bittig *et al.*, 2018). The MATLAB computer code has been downloaded at the following address: <https://github.com/HCBScienceProducts/>. Briefly, based on a variable interrelation view, CANYON-B provides mappings from one set of variables (T, S, O₂, pressure, longitude, latitude, time) to another set of variables (NO₃⁻ and PO₄³⁻, amongst others), to include a local uncertainty estimate as the key element (Bittig *et al.*, 2018). The estimated CANYON-B output uncertainty for NO₃⁻ ranges between 0.75 et 1.27 µmol kg⁻¹. Very good agreement ($p > 0.01$, t-test) was observed between the first vertical profile of NO₃⁻

concentrations and the vertical profile of NO_3^- concentrations measured *in situ* at the closest OUTPACE CTD in time and space (Figure S 10, Annex 3).

Results

Over the study period, a SCML continuously appeared below the MLD and coincided with the maximum of b_{bp} (Figure 64a, b, d). These maximums of Chla and b_{bp} were located between $\sigma 23.9$ and $\sigma 24.9$ (black dashed lines on Figure 64), just below the depth of the nitracline (Figure 64d) and extended from just above Z_{01} (pink line on Figure 64) down to Z_{001} (red line on Figure 64). The depth of Z_{001} corresponded approximatively to the depth of the isolume $0.06 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, as well as to the depth of the so-called production zone (Z_{Prod}), defined as $1.5 \times Z_{01}$ (Morel and Berthon, 1989) (Figure S 11, Annex 3). Chla concentrations observed in the SCML were approximately 10-fold higher than those observed in the mixed layer, with an average value of $0.39 \pm 0.06 \text{ mg m}^{-3}$ (Figure 64a). Between Z_{01} and Z_{001} , Chla concentrations decreased progressively, reaching an average value of $0.17 \pm 0.02 \text{ mg m}^{-3}$. Below Z_{001} , the Chla concentrations decreased sharply to values close to zero (Figure 64a). As with Chla concentrations, maximum values of b_{bp} were recorded close to Z_{01} , with an average value greater than $6.0 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ (Figure 64b, d). Between Z_{01} and Z_{001} , b_{bp} values decreased progressively, but stayed relatively high, with an average value of $4.9 \times 10^{-4} \pm 3 \times 10^{-5} \text{ m}^{-1}$ (Figure 64b, d). Below Z_{001} , b_{bp} values decreased abruptly, ranging between 2 and $2.8 \times 10^{-4} \text{ m}^{-1}$ (Figure 64b, d).

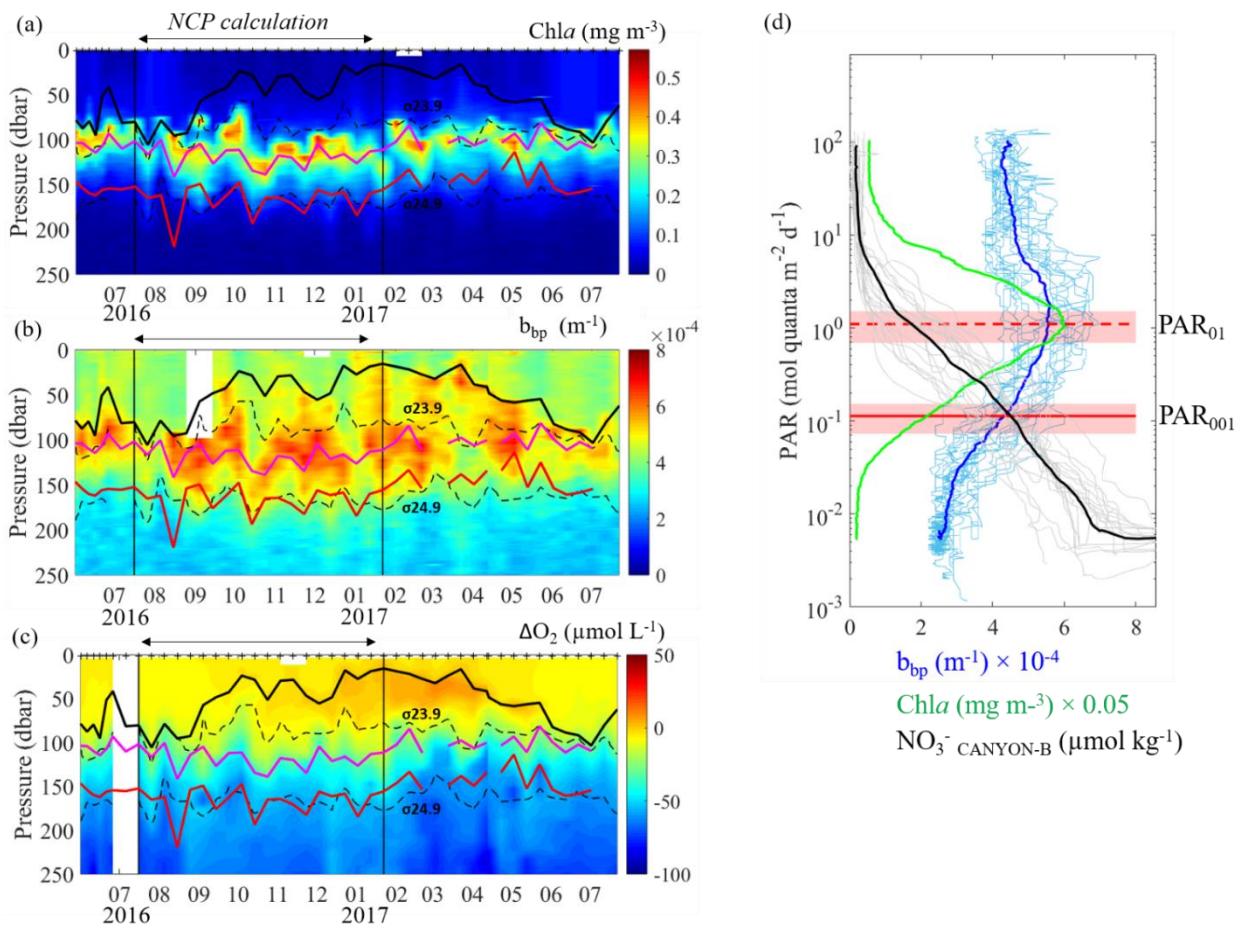


Figure 64. Temporal variations of the vertical distribution of (a) Chla concentrations (mg m^{-3}), (b) b_{bp} (m^{-1}) and (c) ΔO_2 concentrations (mmol m^{-3}), (the black line corresponds to the MLD, the pink line corresponds to the depth of the euphotic zone (Z_{01}) and the red line corresponds to the depth where PAR is reduced to 0.1 % of the PAR measured just below the sea surface (Z_{001})), (d) Chla concentrations (mg m^{-3}), b_{bp} (m^{-1}), NO_3^- concentrations ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) vs PAR ($\text{mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

The b_{bp} to Chla relationship exhibited a log-log linear covariation ($R^2 = 0.65$, $p < 0.001$) at the core of the SCML (Figure 65b). Interestingly, this relationship was better in the layer between Z_{01} and Z_{001} than at the core of the SCML. Indeed, in this layer the b_{bp} to Chla relationship exhibited a power law ($b_{bp} = 0.0008 \times \text{Chla}^{0.26}$, $R^2 = 0.77$, $p < 0.001$; Figure 65c).

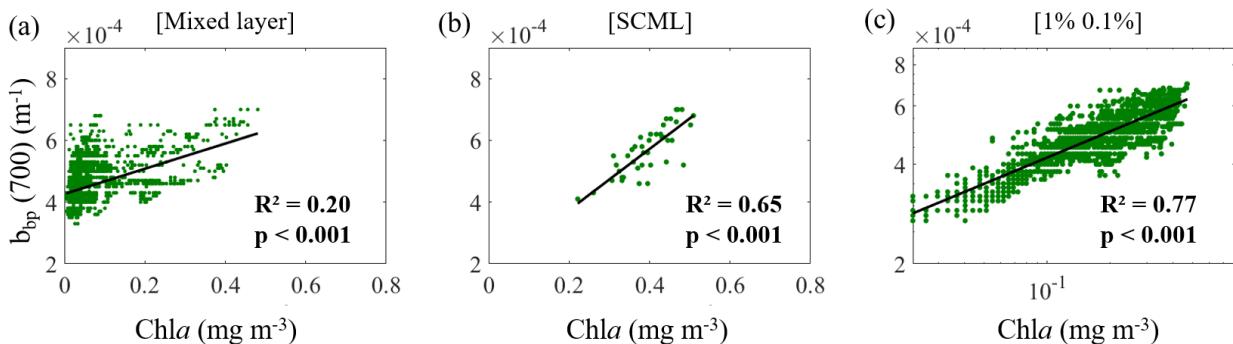


Figure 65. Log-log plot of the b_{bp} as a function of Chla within (a) the mixed layer, (b) at the level of the core of the SCML, (c) within the layer comprised between Z_{01} and Z_{001} . The black line corresponds to the regression model calculated.

Over the study period, low but positive NCP^f was observed ranging between 0.05 and 0.07 $\text{mmol m}^{-3} \text{d}^{-1}$ between $\sigma_{23.4}$ and $\sigma_{23.9}$ (Figure 63b to f; Figure 66b). Between $\sigma_{23.9}$ and $\sigma_{24.4}$, maximum NCP^f was observed with values reaching $0.10 \pm 0.02 \text{ mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Figure 66b) in parallel to maximum of PON^{opt} (Figure 66c). Between $\sigma_{24.5}$ and $\sigma_{24.7}$ (below Z_{01}), NCP^f behaved in the same way as the average PON^{opt} and decreased progressively with depth but stayed positive with values reaching 0.03-0.04 $\text{mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Figure 66b). No significant NCP^f was observed deeper, between $\sigma_{24.8}$ and $\sigma_{24.9}$ (close to Z_{001}) (Figure 63p to q).

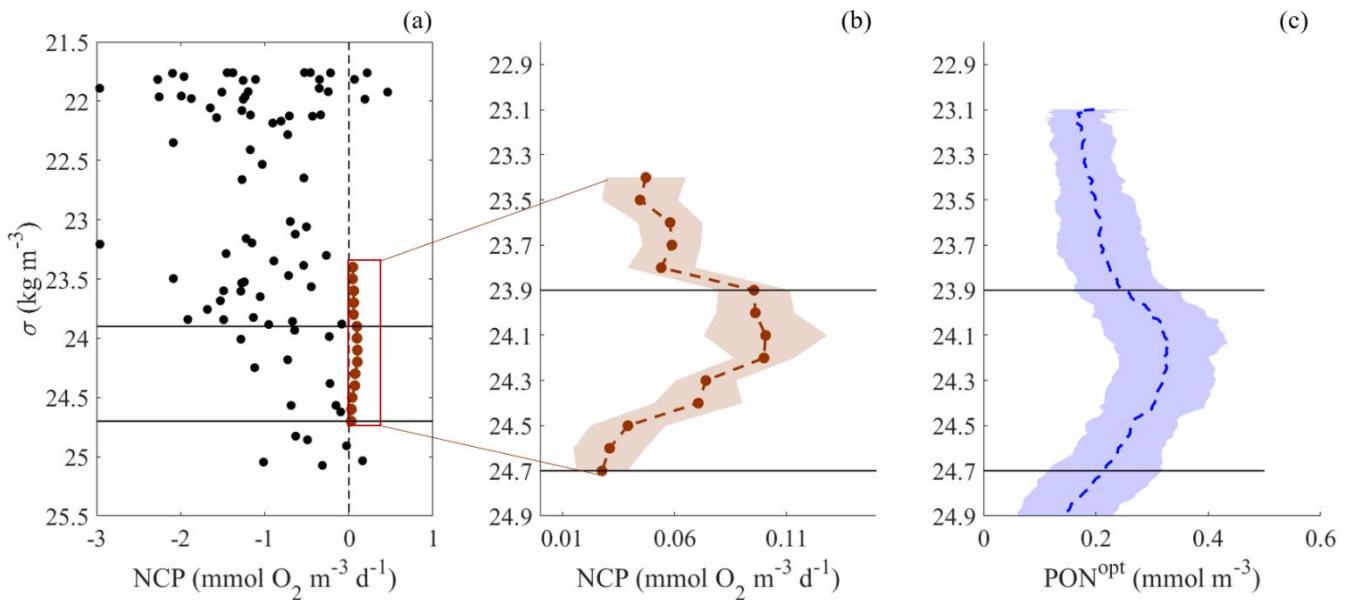


Figure 66. (a) In vitro NCP^b ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) measured during the OUTPACE cruise at LD A, LD B and LD C stations (March/April 2015) (black marker) superimposed with NCP^f ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) calculated in this study (red marker), (b) NCP^f ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) calculated in this study between $\sigma_{23.4}$ and $\sigma_{24.7}$, (c) average PON^{opt} (mmol m^{-3}) over the study period.

Over the study period, a significant increase in average ΔO_2 concentration *vs* time was observed (Figure S 12, Annex 3), displaying an average NCP^f of $0.08 \pm 0.01 \text{ mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ between $\sigma_{23.9}$ and $\sigma_{24.7}$. Interestingly, despite a positive average NCP^f between $\sigma_{23.9}$ and $\sigma_{24.7}$, no accumulation of PON^{opt} was observed over the study period. In this layer, PON^{opt} concentrations fluctuated around the average value of $0.30 \pm 0.09 \text{ mmol m}^{-3}$ (Figure 66c). Over a monthly scale, no significant difference in PON^{opt} concentrations were observed (Table S 2, Annex 3).

Discussion

The presence of a SCML in the vicinity of Z_{01} (Figure 64) is a typical feature of subtropical oligotrophic areas (Cullen 1982; 2015). In parallel to the positive gradients in both Chla and b_{bp} values observed between the surface and the SCML, the Chla/ b_{bp} ratio increased greatly, irrespective of the season considered (Figure S 13, Annex 3). This indicates the clear effect of the photoacclimation process on the vertical gradient of Chla concentration (Steele, 1964; Taylor *et al.*, 1997; Geider *et al.*, 1997; Cullen, 1982; 2015). Despite this indisputable effect, the concomitance of the SCML and the maximum of b_{bp}

is striking (Figure 64a, b), and the significant positive b_{bp} to Chla relationship between Z_{01} and Z_{001} (Figure 65c) points to the fact that variations in the b_{bp} values at the SCML level can be at least partly attributed to the variation in living phytoplankton. As previously reported (Barbieux *et al.*, 2019), the WTSP is characterized by a permanent SCML, which results from both photoacclimation and a maximum of phytoplanktonic biomass (and associated particles).

Interestingly, low but positive rates of O₂ production were calculated with the float (NCP^f) in parallel to maximum values of Chla and PON^{opt} over the study period. This observation contrasts with O₂ production rates measured using bottle experiments in March/April 2015 during the OUTPACE cruise (Figure 66a). Indeed, as previously reported in oligotrophic gyres (*del Giorgio et al.*, 1997; *Duarte and Agusti*, 1998; *del Giorgio and Duarte*, 2002; *Duarte et al.*, 2013), direct measurements from bottled incubations indicate net oxygen consumption in the euphotic zone (NCP^b<0). In a review paper, *Ducklow and Doney*, (2013) discussed the discrepancy which exists between approaches and suggested that perhaps the differences in the time and space scales captured by the two basic approaches is a key point for resolving this apparent disagreement. Indeed, in our study, the estimated NCP^f in the low light layer was positive for half of the year, but very weak on a daily scale. These low NCP^f values on a daily scale could be difficult to detect when using *in vitro* O₂ measurements, particularly for oligotrophic microbial systems where autotrophy and heterotrophy appear to be tightly coupled (*Ducklow and Doney*, 2013). It is also possible that the net heterotrophy obtained using bottle experiments (NCP^b<0) could be linked to a bottle confinement artefact inducing an increase in respiration rates (*Calvo-Diaz et al.*, 2011) or an error in the measurement of photosynthesis (or both) (*Williams et al.*, 2013). A very different trend and net autotrophy (NCP^f>0) is observed using the Argo-BGC float in the low light layer of the oligotrophic WTSP, indicating that the autotrophic character of the system appears to be obvious only over a seasonal scale. Thereafter, it would be interesting to consider the entrainment of water from above/below the layer σ23.9- σ24.7, on our results, as well as exchange by diffusion as previously reported by *Nicholson et al.* (2008). Indeed, the effect of entrainment of water, mainly from above σ23.9 and turbulent diffusion on the estimation of NCP could be significant and question the autotrophic character of the system.

A low but positive net production of phytoplanktonic biomass is associated to the SCML of the WTSP and a pertinent question remains: Is it associated to remineralization (NH₄⁺) or is it linked to new production i.e. new NO₃⁻ coming from below? It was previously reported that the depth of the SCML core was statistically the same as the top of the nitracline, (*Steele* 1956; *Anderson* 1969; *Klausmeier and Litchman* 2001), especially in the WTSP (*Caffin et al.*, 2018a). This is consistent with phytoplankton growing where the combination of light and nutrients is optimal (*Cullen*, 2015). By considering the NO₃⁻ concentrations estimated from CANYON-B over the study period, it seems that the position of the nitracline is below σ23.9 (around 90-100 dbar) (Figure S 14, Annex 3) just above the depth of the SCML

(Figure 64d), suggesting that NO_3^- concentrations are sufficient to support the production of living phytoplanktonic cells below Z_{01} . It is likely that the low but positive NCP in the low light levels of the SCML from the WTSP is mainly related to new production.

We have shown that a positive NCP was measured at extremely low light levels (close to Z_{001} or Z_{006}) in the clear oligotrophic waters of the WTSP. These results highlight a problem already indicated by *Banse et al.* (2004), *Claustre et al.* (2008) and then by *Marra et al.* (2014). In the clear open sea waters, the use of Z_{01} for studying processes such as new production or export, could lead to the underestimation of biogeochemical fluxes; on the other hand, the use of Z_{001} (*Banse et al.*, 2004; *Claustre et al.*, 2008) or isolomes (*Letelier et al.*, 2004) appears to be more appropriate. Given the large spatial representation of the SCML in oligotrophic regions, on a global scale, the contribution of the SCML above and below Z_{01} , even if limited, could play a significant role in global production and the remineralization balance, and therefore influence the biological carbon pump. Indeed, using the classical stoichiometry of organic matter production during photosynthesis (150 mol of O_2 produced per 16 mol of organic nitrogen produced, (*Redfield et al.*, 1963; *Anderson*, 1995), we observed that the total NCP^f accumulation over the period studied ranged between 1.26 and 1.98 mmol N m^{-3} (Table 4). This result indicates that between 4.4 and 6.6 times the equivalent of the biomass initially present was produced over the study period (180 days). Because a steady state of biomass was observed ($\frac{\partial PON}{\partial t} = 0$), we assume that the excess biomass was exported to the deep sea or transferred to the dissolved organic pool or toward the trophic network which may be advected elsewhere. The fate of this new production associated with low light levels needs to be understood in order to better quantify the role of the oligotrophic ocean in the overall biological carbon pump.

Table 4 Average NCP measured ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) in the SCML layer ($\sigma23.9-\sigma24.7$) and NCP converted using classical ratio of organic matter production ($\text{mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ and $\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) together with the NCP produced over the studied period of 180 days (mmol N m^{-3}).

		Integrated NCP
SCML layer $\sigma23.9$ and $\sigma24.7$	NCP ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)	0.08 ± 0.01
	NCP ($\text{mmol N m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)	0.009 ± 0.002
	NCP ($\text{mmol C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)	0.06 ± 0.01
	NCP ($\text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)	0.72 ± 0.17
Total NCP (mmol N m^{-3}) accumulate over the studied period		1.26-1.98

Conclusion

The use of *in situ* O_2 concentrations and optical properties measured by a BGC-Argo float enables us to highlight the state of net autotrophy of the subsurface chlorophyll-a maximum layer (SCML) over a seasonal time scale in the oligotrophic WTSP. In this study, we reveal the presence of a SCML layer which results from both photoacclimation and a maximum of phytoplanktonic biomass (and associated

particles). The entire SCML was found just above the depth of the euphotic zone (Z_{01}) and extended down to Z_{001} , the depth where the photosynthetically available radiation measured just below the sea surface was reduced to 0.1%. In parallel to the steady state of the maximum particulate organic biomass ($PON^{opt} = 0.30 \pm 0.09 \text{ mmol m}^{-3}$) associated with the SCML, a maximum net community production ($NCP^f = 0.10 \pm 0.02 \text{ mmol m}^{-3} \text{ d}^{-1}$), likely related to new production, was observed throughout the study period (180 days). Given the large surface of subtropical areas worldwide, the presence of a low but positive NCP^f in the relatively deep lower euphotic zone could play a significant role in global production and remineralization balance and should be investigated in other oligotrophic areas.

Acknowledgments, Samples, and Data

This is a contribution of the OUTPACE (Oligotrophy from Ultra-oligoTrophy PACific Experiment) project (<https://outpace.mio.univ-amu.fr/>) funded by the French research national agency (ANR-14-CE01-0007-01), the LEFE-CyBER program (CNRS-INSU), the GOPS program (IRD) and the CNES (BC T23, ZBC 4500048836). The OUTPACE cruise (<http://dx.doi.org/10.17600/15000900>) was managed by MIO (OSU Institut Pytheas, AMU) from Marseilles (France) and received funding from European FEDER Fund under project 1166-39417. The authors thank the crew of the RV *L'Atalante* for outstanding shipboard operations. Gilles Rougier and Marc Picheral are warmly thanked for their efficient help in CTD rosette management and data processing, as well as Catherine Schmechtig for the LEFE-CyBER database management. All data and metadata are available at the following web address: <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/outpace/outpace.php>.

Chapitre 6

-

Synthèse et perspectives

6 Synthèse et perspectives

6.1 Synthèse

Dans le cadre de cette thèse, l'exploitation des données de la campagne OUTPACE et des flotteurs BGC-Argo déployés pendant la campagne a permis de définir les différents processus qui contrôlent la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse organique particulaire synthétisée dans la couche éclairée des eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest (WTSP) et d'établir une première esquisse des cycles biogéochimiques et des écosystèmes dans cette région.

6.1.1 L'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ soutient la production de MOP dans le WTSP.

Les données en NOP et POP sont encore très rares dans l'océan Pacifique sud, surtout associées à des mesures de fixation de N₂. Dans le cadre de ce travail de thèse, des concentrations en MOP élevées ont été mesurées dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien parallèlement à des concentrations en NO₃⁻ extrêmement faibles. À l'échelle de temps et d'espace de la campagne OUTPACE, nous avons mis en évidence l'existence d'un lien étroit entre les concentrations en NOP et POP et les taux record de fixation de N₂ observés dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien. La fixation de N₂ semble, dans cette région spécifique, la seule source possible d'azote nouveau capable de soutenir la production de MOP, du moins à l'échelle de temps de la campagne.

Ces données récentes de MOP obtenues pendant la campagne OUTPACE viennent compléter les données disponibles dans l'océan Pacifique sud (Figure 67a, b). En les remettant dans ce contexte spatial plus large, nous pouvons voir que, malgré une forte différence dans la disponibilité des éléments nutritifs entre les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien (limitées en NO₃⁻) et la partie centrale équatoriale située au nord de 10° S (riches en NO₃⁻, *Chavez and Barber*, 1987 ; *Raimbault et al.*, 2008a), les concentrations moyennes de MOP (en surface) entre ces deux régions sont statistiquement identiques ($p>0.01$, *t-test*). Ces observations soulignent le rôle potentiellement important du processus de fixation de N₂ sur la distribution de la MOP dans l'océan Pacifique sud. Il a été précédemment montré qu'une partie de la production de MOP soutenue par l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N₂ était exportée en dehors de la zone euphotique des régions oligotrophes (*Karl et al.*, 1997, 2012 ; *Scharek et al.*, 1999 ; *Gandhi et al.*, 2011 ; *Berthelot et al.*, 2015 ; *Bonnet et al.*, 2016a ; *Knapp et al.*, 2005, 2016 ; *Kumar et al.*, 2017). Étant donné les valeurs élevées de taux de fixation de N₂ et de MOP observées dans notre étude, la région du WTSP joue un rôle important sur la pompe biologique de carbone à l'échelle de temps de la campagne OUTPACE (*Moutin et al.*, 2018 ; *Bonnet et al.*, 2018 ; *Caffin et al.*, 2018). Néanmoins, le devenir de la production de MOP *via* la fixation de N₂ et son rôle dans l'exportation du

carbone, sur de longues échelles de temps, restent à confirmer par de nouvelles études en mer dans cette région.

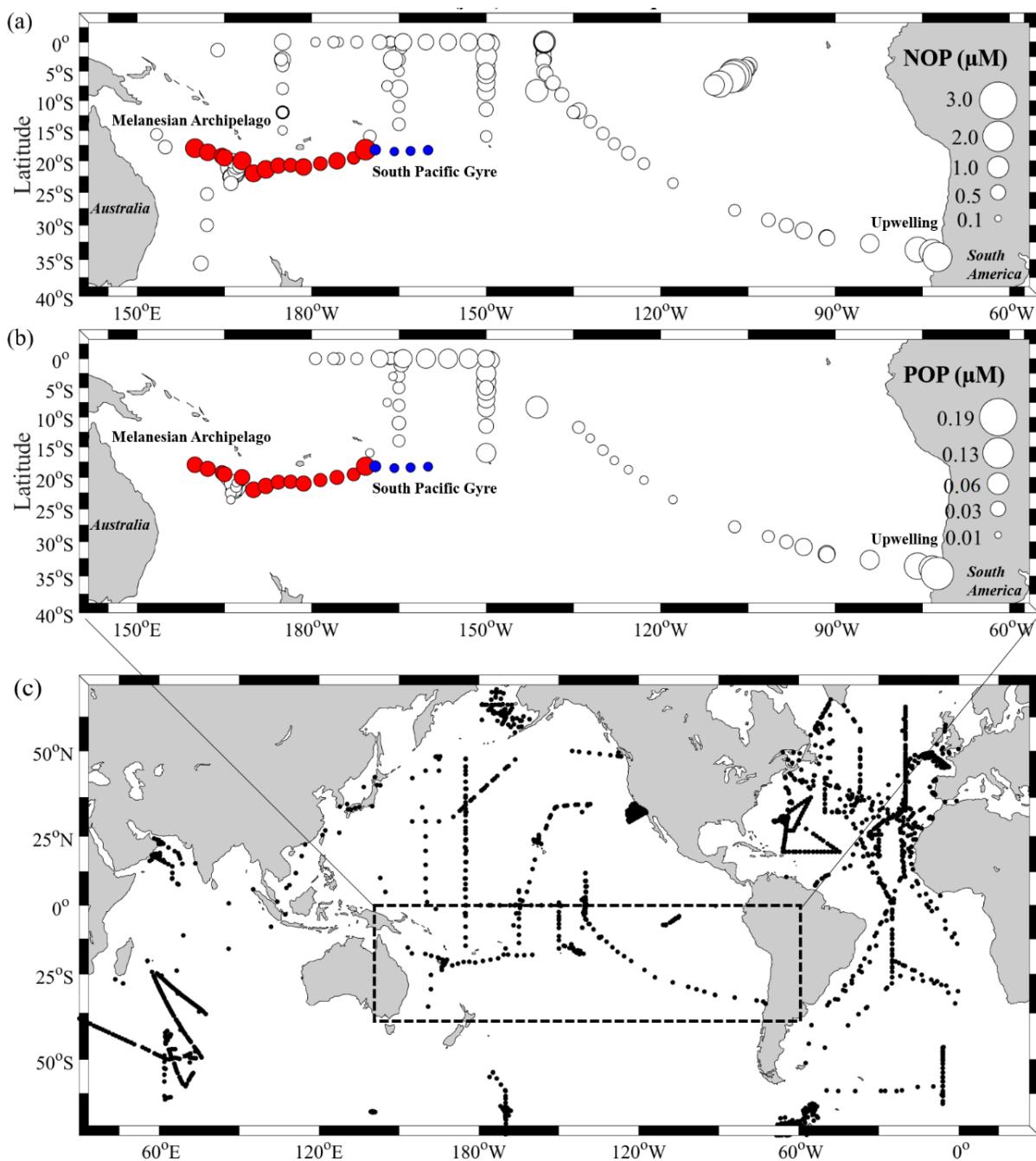


Figure 67. Concentrations en (a) NOP (μM) et (b) en POP (μM) disponibles dans l'océan Pacifique sud. Les cercles blancs correspondent aux concentrations (μM) issues de la base de données de *Martiny et al. (2014)* et les cercles colorés correspondent aux mesures faites pendant la campagne OUTPACE, (cercle rouge= Archipel Mélanésien, cercle bleu= eaux du gyre du Pacifique sud), (c) synthèse de la localisation des mesures de concentrations en NOP et POP (μM) disponibles dans l'océan.

Le processus de fixation de N_2 est à l'origine d'un excès de N organique particulaire dans les eaux de surface et de N inorganique dissous dans les eaux de la thermocline (par rapport à la valeur attendue de la stœchiométrie de Redfield).

Le rapport stœchiométrique moyen N:P de la matière organique est étroitement lié à celui des éléments nutritifs (*Redfield et al.*, 1963) et se trouve être fortement variable d'une région océanique à une autre (*Weber and Deutsch*, 2012). La connaissance de ces rapports est relativement importante dans l'étude des cycles biogéochimiques. En effet, certaines études ont suggéré que la connaissance des variations des rapports N:P de la biomasse phytoplanctonique était nécessaire (entre autres) pour estimer des taux de fixation de N₂ réalistes (*Martiny et al.*, 2013 ; *Singh et al.*, 2013).

Dans le cadre de ce travail de thèse, des rapports N:P de la MOP de 19 ± 2 ont été observés dans les eaux de surface de l'océan Pacifique sud soumises à une intense fixation de N₂. Des rapports proches de celui de Redfield ont été observés dans les eaux du gyre du Pacifique sud. Un lien étroit a été établi ($R^2 = 0.86$) entre l'excès de NOP contenu dans la MOP et les taux de fixation de N₂, suggérant ainsi que l'excès d'azote organique contenue dans l'ensemble des particules présentes dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien provient de l'apport nouveau d'azote due à l'activité diazotrophe.

Parallèlement aux faibles concentrations en MOP et aux faibles taux de fixation de N₂ observés, des valeurs très négatives de N* (< -2 mmol m⁻³) ont été observées dans les eaux de la thermocline du gyre du Pacifique sud. Au contraire, une forte augmentation du N* a été observée dans les eaux de la thermocline de l'Archipel Mélanésien. Une différence de N* de 210 ± 173 mmol m⁻² a⁻¹ ($\Delta N^*_{\text{mesuré}}$) a été estimée entre les deux régions. Deux causes principales pouvant expliquer cette différence ont été mises en lumière : d'une part, il a été démontré que la production de MOP enrichie en azote soutenue par la fixation de N₂, et la reminéralisation de cette MOP chutant dans la colonne d'eau pouvaient être à l'origine d'une augmentation de N* ($\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$) dans les eaux de la thermocline.

Le $\Delta N^*_{\text{diazotrophe}}$ a été estimé entre 30 ± 19 mmol m⁻² a⁻¹ (en supposant que le rapport NOP:POP de la MOP exportée dans les eaux de la thermocline est identique à celui observé en surface) et 192 ± 87 mmol m⁻² a⁻¹ (en supposant qu'il existe une reminéralisation préférentielle du POP en PO₄³⁻ par rapport au NOP dans les eaux de surface). D'autre part, il a été suggéré que les eaux de la thermocline du WTSP pouvaient être impactées par l'apport de N* très négatif en provenance de l'ETSP. Les eaux du gyre du Pacifique sud (station SD 13 à SD 15) semblent notamment impactées plus fortement par cet apport de N* très négatif en provenance de l'ETSP, avec pour conséquence de creuser l'écart de N* observé entre les eaux de l'Archipel Mélanésien et celui du gyre du Pacifique sud.

6.1.2 Augmentation saisonnière de la biomasse organique particulaire en période stratifiée dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien.

Pour établir une première esquisse du fonctionnement du système biogéochimique dans la région du WTSP, il a été essentiel d'avoir une vision de la dynamique saisonnière de la biomasse organique particulaire synthétisée dans la couche éclairée du WTSP. Pour élargir le contexte temporel et spatial de notre étude, nous avons utilisé les données de Chla et de b_{bp} obtenues à partir des mesures de flotteurs

BGC-Argo. Dans le cadre de notre étude, nous avons montré l'existence d'un cycle saisonnier des concentrations en Chla dans la couche de mélange du WTSP. Ces variations étaient imputables à l'effet combiné du processus de photoacclimation et du mélange vertical hivernal et non pas à une réelle variation saisonnière de biomasse phytoplanctonique. Néanmoins, uniquement dans l'Archipel Mélanésien et en période stratifiée, nous avons observé des augmentations de Chla d'un facteur 4 ou 5 dans la couche de mélange, liées à une augmentation de la biomasse organique particulaire. Pour quantifier les augmentations de biomasse organique particulaire associées à ces augmentations de Chla, nous avons présenté, pour la première fois à notre connaissance, les relations b_{bp} vs NOP (POP) ($R^2=0.87$ et 0.91, $p<0.001$, respectivement) et défini des proxys optiques du NOP et du POP (PON^{opt} et POP^{opt} , respectivement). Parallèlement aux augmentations de Chla en période stratifiée, nos résultats ont montré une augmentation significative du PON^{opt} d'un facteur 5 dans l'Archipel Mélanésien, en absence d'autres sources d'azote que la fixation de N_2 .

Il est intéressant de noter qu'une meilleure relation statistique a été obtenue entre le b_{bp} et le POP par rapport à la relation b_{bp} vs NOP. Le fait que la même méthodologie ait été utilisée pour obtenir les concentrations en NOP et POP suggère fortement que le stock de POP peut être, d'un point de vue optique, moins variable que le stock de NOP. Il a été précédemment démontré que le stock de POP peut être reminéralisé plus rapidement que le stock de NOP ou de COP, et contient une plus forte proportion de particules vivantes (Menzel *et al.*, 1964 ; Schneider *et al.*, 2003 ; Paytan *et al.*, 2003 ; Duhamel *et al.*, 2007). La forte contribution de matériel vivant dans le stock de POP pourrait expliquer la très bonne relation obtenue entre le b_{bp} et le POP. Cette hypothèse, bien qu'elle reste à confirmer, est cohérente avec des précédentes études, qui ont montré que la variabilité du b_{bp} pouvait être liée de manière plus étroite avec l'abondance de biomasse phytoplanctonique qu'avec les particules non algales (Martinez-Vicente *et al.*, 2012 ; Graff *et al.*, 2015).

6.1.3 Présence d'un maximum de biomasse particulaire de subsurface associé à une production communautaire nette positive dans les eaux oligotrophes du Pacifique tropical sud-ouest.

Le concept d'un système phytoplanctonique séparé en deux couches distinctes, l'une en surface recevant suffisamment de lumière mais limitée par les éléments nutritifs, et la seconde en profondeur, suffisamment riche en éléments nutritifs mais limitée par la lumière, a été traité dans de nombreuses études (Dugdale and Goering ,1967 ; Winn *et al.*, 1995 ; Hebel and Karl, 2001 ; Letelier *et al.*, 2004 ; Mignot *et al.*, 2014). Dans le cadre de notre étude, nous avons quantifié la production communautaire nette (NCP) associée au Maximum de Chla de subsurface (SCML), situé aux environs de Z_{01} dans une couche suffisamment riche en éléments nutritifs mais limitée par la lumière.

Nos résultats ont montré que, dans la partie ouest de l'Archipel Mélanésien, le SCML, positionné autour de 100 dbar entre la profondeur de la couche euphotique (Z_{01}) et la profondeur à laquelle le PAR mesuré

sous la surface est réduit à 0.1% de sa valeur de surface (Z_{001}), est associé en permanence à un maximum de biomasse organique particulaire. Une corrélation significative ($R^2 = 0.77$) a été observée entre les valeurs de Chla et de b_{bp} , notamment entre Z_{01} et Z_{001} , mettant ainsi en évidence l'origine phytoplanctonique du maximum de biomasse organique particulaire associée au SCML. En utilisant les données en O_2 recueillies par le flotteur F_A , nous avons observé, sur une échelle de temps saisonnière, une NCP moyenne de $0.08 \pm 0.01 \text{ mmol m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ parallèlement au développement de ce maximum de biomasse organique de subsurface.

Ces observations présentent un double intérêt : en effet, ces résultats suggèrent, d'une part, que dans les eaux claires des régions oligotrophes une NCP est possible jusqu'à des niveaux d'éclairement extrêmement faibles ($\sim 0.06 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Cela confirme ainsi le problème déjà pointé par *Morel et al.*, 1996 ; *Banse et al.* (2004), *Claustre et al.* (2008) puis *Marra et al.* (2014), de l'utilisation de Z_{01} comme limite appréciable en dessous de laquelle le processus de photosynthèse ne peut se réaliser. D'autre part, la détection d'une NCP, faible mais positive, confirme l'importance d'étudier le bilan métabolique d'autres régions subtropicales oligotrophes à des échelles de temps suffisamment longues.

6.2 Perspectives

Au terme de ce travail de thèse, de nombreuses perspectives, permettant de mieux comprendre le rôle des régions oligotrophes sur la pompe biologique de carbone, pourraient être approfondies lors de recherches ultérieures. Dans un premier temps, il serait nécessaire de quantifier le processus de fixation de N_2 dans le WTSP sur de relatives longues échelles de temps. La réalisation d'un tel budget nécessiterait d'effectuer de nouvelles études en mer dans cette région. Étant donné les difficultés inhérentes à la mise en place de mesures *in situ* sur de longues échelles de temps, la réalisation d'un budget géochimique de l'apport d'azote *via* le processus de fixation de N_2 pourrait représenter une perspective intéressante. Néanmoins, il serait nécessaire d'isoler en amont les variations de N^* imputables à la fixation de N_2 de celles attribuables à la redistribution des masses d'eau.

6.2.1 Mise en place et contraintes d'un modèle « *end member* » dans l'océan Pacifique sud.

Les différentes étapes nécessaires à la réalisation d'un budget géochimique dans le WTSP sont présentées ci-dessous. Les étapes nécessaires à la réalisation de ce budget sont tirées des études de *Gruber and Sarmiento* (1997), *Deutsch et al.* (2001), *Hansell et al.* (2004, 2007) et de *Singh et al.* (2013) et ont été adaptées à notre région d'étude. Pour estimer des taux de fixation de N_2 à l'aide d'un bilan géochimique, les différentes masses d'eau présentes dans la région d'intérêt doivent être identifiées. De plus, pour isoler les variations de N^* imputables aux processus biogéochimiques de celles attribuables à la redistribution des masses d'eau, le N^* doit être utilisé avec des traceurs conservatifs tels que la salinité

(S). Dans les eaux de la thermocline supérieure, nous avons identifié deux masses d'eau présentes dans le WTSP : la SPEW en provenance du Pacifique subtropical central et la SPTW_{south} (ou la partie haute de la WSPCW), qui se forme en mer de Tasman. On peut donc poser l'hypothèse que, dans le WTSP uniquement deux masses d'eau se mélangent au-dessus de $\sigma_{25.4}$. S_{SPEW} et S_{SPTW} représentent les valeurs de salinité préformées respectivement dans les régions de formation de la SPEW et de la SPTW, et f_1 et f_2 les fractions respectives de ces masses d'eau qui se mélangent dans le WTSP pour former une masse d'eau avec une salinité $S_{WTSP}(<\sigma_{25.4})$.

Équation 48

$$S_{WTSP}(<\sigma_{25.4}) = f_1 \cdot S_{SPEW} + f_2 \cdot S_{SPTW}$$

Équation 49

$$f_1 + f_2 = 1$$

Dans les eaux de la thermocline inférieure, il est possible de considérer que trois masses d'eau sont présentes dans le WTSP : l'eau fortement dénitrifiée en provenance de la région de l'OMZ, l'ESPCW qui se forme à l'est de Nouvelle Zélande vers 30° S et la SPSTMW, qui se forme en mer de Tasman. On peut donc poser l'hypothèse que, dans le WTSP trois masses d'eau se mélangent entre $\sigma_{25.4}$ et $\sigma_{26.7}$. La salinité peut donc se calculer ainsi. S_{OMZ} correspond aux valeurs de salinité mesurées directement dans le Pacifique subtropical à l'ouest de l'OMZ, et S_{WSPCW} et S_{ESPCW} , aux valeurs de salinité préformées, respectivement dans les régions de formation de la WSPCW et de l'ESPCW. Dans ce cas, f_3 , f_4 et f_5 sont les fractions respectives de ces masses d'eau, qui se mélangent dans le WTSP pour former une masse d'eau avec une salinité $S_{WTSP}(\sigma_{25.4}-\sigma_{26.7})$.

Équation 50

$$S_{WTSP}(\sigma_{25.4}-\sigma_{26.7}) = f_3 \cdot S_{OMZ} + f_4 \cdot S_{WSPCW} + f_5 \cdot S_{ESPCW}$$

Équation 51

$$f_3 + f_4 + f_5 = 1$$

Les valeurs de salinité S_n pourraient être estimées à partir de diagrammes de mélange pour chaque isopycne séparément, en utilisant la base de données GLODAPv2. En connaissant les valeurs de S_{WTSP} sur chaque surface isopycnale, toutes les fractions f_n pourraient ainsi être estimées. Les valeurs de N^* (Équation 52) ainsi que l'âge (τ) des masses d'eau (

Équation 53) constituant le mélange des eaux de la thermocline supérieure pourraient être calculés de la manière suivante (Singh *et al.*, 2013) :

Équation 52

$$N_{mixing}^*(<\sigma_{25.4}) = f_1 \cdot N_{SPEW}^* + f_2 \cdot N_{SPTW}^*$$

Équation 53

$$\tau_{mixing} (<\sigma 25.4) = f1 \cdot \tau_{SPEW} + f2 \cdot \tau_{SPTW}$$

De même, les valeurs de N* (Équation 54) ainsi que l'âge (τ) des masses d'eau (Équation 55) constituant le mélange des eaux de la thermocline inférieure pourraient être calculés de la manière suivante :

Équation 54

$$N_{mixing}^* (\sigma 25.4 - \sigma 26.7) = f3 \cdot N_{OMZ}^* + f4 \cdot N_{WSPCW}^* + f5 \cdot N_{ESPCW}^*$$

Équation 55

$$\tau_{mixing} (\sigma 25.4 - \sigma 26.7) = f3 \cdot \tau_{OMZ} + f4 \cdot \tau_{WSPCW} + f5 \cdot \tau_{ESPCW}$$

Les valeurs de N_n^* (N_{SPEW}^* , N_{SPTW}^* , N_{OMZ}^* , N_{WSPCW}^* , N_{ESPCW}^*) et de τ_n (τ_{SPEW} , τ_{SPTW} , τ_{OMZ} , τ_{WSPCW} , τ_{ESPCW}) pourraient être estimées de la même manière que les valeurs de salinité. La différence entre les valeurs observées dans le WTSP (N_{WTSP}^* , τ_{WTSP}) et les valeurs attendues (N_{mixing}^* ; τ_{mixing}) (Équation 56 ; Équation 57), en considérant uniquement le mélange des différentes masses d'eau dans le WTSP, pourraient être calculées de la manière suivante dans les eaux de la thermocline supérieure :

Équation 56

$$\Delta N_{WTSP}^* (<\sigma 25.4) = N_{WTSP}^* (<\sigma 25.4) - N_{mixing}^* (<\sigma 25.4)$$

Équation 57

$$\Delta \tau_{(<\sigma 25.4)} = \tau_{WTSP} (<\sigma 25.4) - \tau_{mixing} (<\sigma 25.4)$$

De même, dans les eaux de la thermocline inférieure :

Équation 58

$$\Delta N_{WTSP(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)}^* = N_{WTSP}^* (\sigma 25.4 - \sigma 26.7) - N_{mixing}^* (\sigma 25.4 - \sigma 26.7)$$

Équation 59

$$\Delta \tau_{(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)} = \tau_{WTSP} (\sigma 25.4 - \sigma 26.7) - \tau_{mixing} (\sigma 25.4 - \sigma 26.7)$$

Dans les Équation 56, 58, 59 et 60, $N_{WTSP(\sigma n)}^*$ correspond à la valeur moyenne de N* sur chaque surface isopycnale mesurée à partir des données de la campagne OUTPACE. τ_{WTSP} pourrait être estimé en faisant correspondre les concentrations en pCFC-12 obtenues à partir des données GLODAP v2 (*WOCE name*, P21 1994, 2009) à la fraction molaire moyenne des concentrations atmosphériques en CFC-12 (Walker *et al.*, 2000). N_{mixing}^* et τ_{mixing} correspondent respectivement aux valeurs de N* et à l'âge (pCFC-12) préformés, estimés à partir des Équation 52, 54, 55 et 56. $\Delta N_{WTSP}^* (<\sigma 25.4)$ et $\Delta N_{WTSP}^* (\sigma 25.4 - \sigma 26.7)$ correspondent respectivement aux variations de N* imputables uniquement aux processus biogéochimiques dans les eaux de la thermocline supérieure et inférieure du WTSP. Le taux de variation

de N* imputable uniquement aux processus biogéochimiques le long de chaque surface isopycnale, pourrait être calculé de la manière suivante dans les eaux de la thermocline supérieure :

Équation 60

$$\frac{\Delta N_{WTSP}^*(<\sigma 25.4)}{\Delta \tau(<\sigma 25.4)} = \frac{N_{WTSP}^*(<\sigma 25.4) - N_{mixing}^*(<\sigma 25.4)}{\tau_{WTSP}(<\sigma 25.4) - \tau_{mixing}(<\sigma 25.4)}$$

De même, dans les eaux de la thermocline inférieure :

Équation 61

$$\frac{\Delta N_{WTSP}^*(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)}{\Delta \tau(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)} = \frac{N_{WTSP}^*(\sigma 25.4 - \sigma 26.7) - N_{mixing}^*(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)}{\tau_{WTSP}(\sigma 25.4 - \sigma 26.7) - \tau_{mixing}(\sigma 25.4 - \sigma 26.7)}$$

En considérant que les variations de N* sont imputables uniquement au processus de fixation de N₂ dans le WTSP et en connaissant les taux de variations de N* sur chaque surface isopycnale (Équation 60 ; Équation 61), ainsi que le rapport N:P de la matière organique diazotrophe (ou issue de l'activité diazotrophe) exportée qui se reminéralise dans les eaux de la thermocline ($r^{N:P}_{N-Rich} = 19 \pm 2$), il serait possible d'estimer des taux de fixation de N₂ de la manière suivante (cf. Chapitre 1, section 1.2.4 pour plus de détails) :

Équation 62

$$N_2fixation = \frac{\Delta N_{WTSP}^*(<\sigma n)}{\Delta \tau(<\sigma n)} \times \frac{r_{N-Rich}^{N:P}}{r_{N-Rich}^{N:P} - r_{Nitration}^{N:P}}$$

À ce jour, les données de traceurs conservatifs, d'éléments nutritifs ainsi que de pCFC12 préformés dans les régions de formation de la SPTW, de la WSPCW et de l'ESCPW, notamment en période de formation hivernale de ces masses d'eau, ne sont pas disponibles, et contraignent par conséquent la mise en place d'un tel modèle. De plus, bien que les régions de formation de ces masses d'eau soient connues, leur transport en direction du WTSP est peu documenté et demande à être étudié. Il semblerait en effet que des processus de transport à méso-échelle intenses soient fréquents dans la région centrale de la mer de Corail et de Tasman, et contribuent fortement au transport et au mélange des masses d'eau de la thermocline dans le WTSP (Rousselet *et al.*, 2018 ; Barbot *et al.*, 2018). À ce jour, une étude plus poussée des propriétés des masses d'eau sur leurs lieux de formation, et de leur circulation en mer de Tasman et de Corail semble donc une condition indispensable à la mise en place de modèles « *end-member* » dans la région du WTSP.

6.2.2 Une alternative intéressante : la modélisation numérique.

De nombreuses études de modélisation numérique ont permis d'apporter des réponses concernant, entre autres, le couplage entre les zones de forte fixation de N₂ et de forte dénitrification (*Deutsch et al., 2007 ; Landolfi et al., 2013*), et les contrôles environnementaux du processus de fixation de N₂ (*Landolfi et al., 2015*). Dans le cadre de ce travail de thèse, les simulations numériques (modèle couplé océan-biogéochimie MOM4, CM2, 1, (*Gnanadesikan et al. (2006)*, courtoisie de A. Landolfi) ont représenté une alternative intéressante qui a permis de mettre en lumière, d'un point de vue qualitatif, le rôle du processus de fixation de N₂ sur l'apport d'azote en excès dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique sud. En effet, les résultats des simulations numériques considérés dans ce travail de thèse semblent confirmer que les fortes valeurs de N* observées dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique sud, peuvent être principalement expliquées par le processus de fixation de N₂. Ces résultats sont cohérents avec la distribution *in situ* du N* à l'échelle du bassin du Pacifique sud et ont permis de montrer, grâce aux connaissances actuelles de la circulation océanique à grande échelle, que les eaux de la thermocline jouent un rôle significatif dans la redistribution des relativement fortes valeurs de N* dans l'océan Pacifique sud. Néanmoins, la quantité d'azote nouveau apporté *via* le processus de diazotrophie dans les eaux de la thermocline de l'océan Pacifique sud reste à déterminer. L'utilisation de simulations numériques ouvre des perspectives intéressantes : l'une d'entre elle pourrait être de quantifier l'azote nouveau provenant de l'intense fixation de N₂ observée dans la région du WTSP et de déterminer le devenir de cet azote dans les eaux de la thermocline du Pacifique sud.

6.2.3 Étude des variations de biomasse organique particulaire à l'aide du POP^{opt}

Dans un second temps, pour mieux comprendre le rôle des régions oligotrophes sur la pompe biologique de carbone, il serait nécessaire de connaître les variations saisonnières de biomasse particulaire (vivante) dans la couche éclairée de ces régions. À ce jour, les variations saisonnières de biomasse particulaire (Chla et COP) dans les gyres subtropicaux de l'océan global sont souvent étudiées à partir des images satellites de couleur de l'océan. Des recherches supplémentaires sur les relations b_{bp} vs NOP (POP) pourraient ouvrir d'intéressantes perspectives. En effet, les relations b_{bp} vs NOP (POP) pourraient être caractérisées dans d'autres régions oligotrophes de l'océan global dans le but de mieux visualiser les réelles variations de biomasse organique particulaire. Néanmoins, à ce jour, les mesures *in situ* simultanées de NOP (POP) et de b_{bp} sont encore très rares. Un travail similaire à notre étude pourrait être réalisé grâce à la combinaison de données satellites de b_{bp} et de mesures *in situ* de NOP (POP) disponibles dans l'océan (Figure 67c). Étant donné la forte contribution possible du matériel vivant dans le stock total de POP, l'obtention de produit globaux de POP^{opt} pourrait permettre de suivre de manière plus réaliste les variations temporelles et spatiales de la biomasse organique vivante synthétisée dans les eaux de surface de l'océan. Récemment, il a été montré que la performance des algorithmes permettant

d'estimer le COP à partir du b_{bp} pouvait varier fortement en fonction de la région considérée (*Evers-King et al., 2017*).

L'obtention de produit globaux de COP nécessiterait un mélange d'algorithmes spécifiques à une région. De même, l'obtention de produit globaux de POP^{opt} nécessiterait en amont, de :

- Définir différentes bio-régions marquées par un fonctionnement biogéochimique relativement homogène ;
- D'associer des valeurs de mesures satellites de b_{bp} avec les mesures *in situ* de POP pour chaque bio-régions définies ;
- De caractériser les relations b_{bp} vs POP pour chaque bio-région définie ;
- De convertir les mesures satellites de b_{bp} en POP^{opt} dans chaque bio-région et d'analyser les variations saisonnières de POP^{opt} ainsi obtenues.

6.2.4 Devenir de la production communautaire nette (NCP) associée au maximum de Chla de subsurface

Une des limites technologiques, associée aux estimations réalisées à partir des images satellites de couleur de l'océan, est la profondeur à laquelle les processus sont observables. En effet, les satellites ne peuvent observer que la couche dite de pénétration qui correspond approximativement à 1/5^{em} de la profondeur de la couche euphotique (*Gordon and McCluney, 1975*). La couche superficielle observable est donc fortement variable d'une région à l'autre et varie entre environ 20 m pour les eaux très claires à seulement 2 à 3 m dans les eaux des upwelling (*Antoine, 1998*). Cependant, les données de flotteurs BGC-Argo ont montré, sur une échelle de temps saisonnière, la présence d'un maximum de biomasse organique particulière associé à une NCP positive et situé bien en dessous de la profondeur de pénétration. La production nouvelle de biomasse organique associée à de faibles niveaux de lumière et son devenir devraient être mieux pris en compte afin d'améliorer la quantification du rôle de l'océan oligotrophe dans la pompe de carbone biologique globale. En effet, étant donné la forte couverture spatiale de ces régions, ces observations pourraient avoir d'importantes implications sur le fonctionnement de la pompe biologique de carbone. Une des perspectives intéressantes serait de définir le devenir de cette NCP de biomasse organique particulière : est-elle exportée vers l'intérieur de l'océan, transférée dans le compartiment dissous et/ou vers le niveau trophique supérieur ?

6.2.5 Estimation de la NCP dans la couche de mélange de l'Archipel Mélanésien fortement influencée par le processus de fixation de N₂

Il serait également intéressant d'estimer, sur une échelle de temps saisonnière, la NCP à partir des mesures d' O_2 provenant de flotteurs BGC-Argo dans la couche de mélange de l'Archipel Mélanésien fortement influencée par le processus de fixation de N₂. Une telle étude permettrait ainsi de comparer

les NCP associées aux deux systèmes phytoplanctoniques (« diazotrophe » vs « SCML ») mis en évidence dans ce travail de thèse. De nombreuses études ont déjà estimé la NCP dans la MLD (*Bushinsky and Emerson, 2015 ; Henon et al., 2016 ; Yang et al., 2017 ; Huang et al., 2018*, entre autres). La réalisation d'une étude semblable dans la MLD de l'Archipel Mélanésien demanderait de dissocier les effets des processus physiques, de la diffusion à l'interface air-mer (F_S), de l'effet de la dissolution des bulles (F_B) et l'effet des variations de profondeur de la MLD (F_E) de ceux associés à une production biologique (J) (Figure 68).

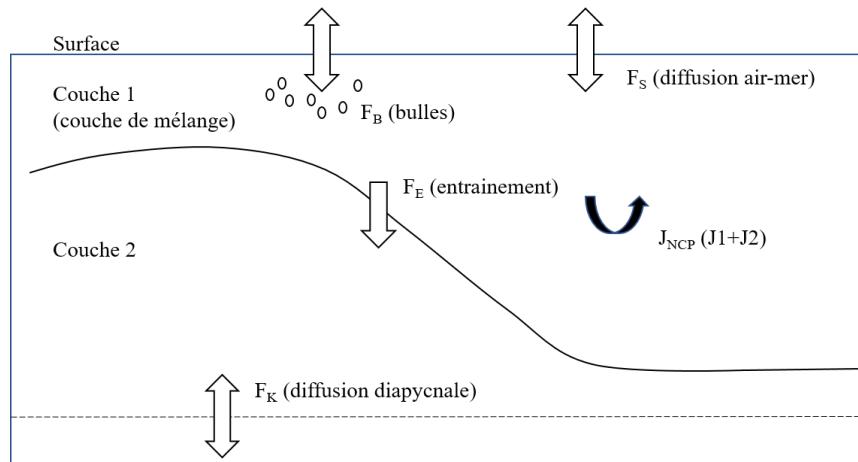


Figure 68. Représentation schématique d'un modèle de calcul de la NCP dans la MLD (couche 1). Le terme F correspond au flux d' O_2 à l'interface air-mer (F_S), causés par l'effet de la dissolution des bulles (F_B) et aux variations de la MLD (F_E). Le terme J correspond au flux de production nette d' O_2 . Image tirée de *Yang et al. (2017)*.

6.2.6 Existe-t-il un lien entre les différents systèmes biologiques capable de favoriser le processus de fixation de N_2 dans le WTSP ?

L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de ce travail de thèse a permis d'aboutir à une première esquisse du fonctionnement biogéochimique de la région du WTSP. Dans cette région, la distribution de la biomasse organique particulaire semble contrôlée par deux systèmes biologiques « diazotrophe » vs « SCML » qui sont à première vue distincts.

L'un des aspects qui n'a pas été abordé dans cette thèse, concerne les facteurs pouvant contrôler le processus de diazotrophie dans la région du WTSP. Plusieurs de ces facteurs ont été mis en évidence ces dernières années : la température, l'éclairement, la stabilité de la colonne d'eau, les concentrations en fer et en PO_4^{3-} (*Falkowski, 1997 ; Sanudo-Wilhelmy et al., 2001 ; Mill et al., 2004 ; Sohm et al., 2011 ; Moutin et al., 2008, 2018*). Dans le cadre de la campagne OUTPACE, une étude récente a montré que l'apport en fer *via* des sources hydrothermales présentes dans cette région pourrait être un des facteurs contrôlant le développement des organismes diazotrophes (*Guieu et al., 2018*). Ces apports en fer pourraient à leur tour entraîner un épuisement des concentrations en PO_4^{3-} *via* le processus de fixation de N_2 dans la couche de surface (*Moutin et al., 2008, 2018*). Outre un apport en fer suffisant, l'absence

de NO_3^- dans la couche de surface combiné à une disponibilité en PO_4^{3-} suffisante devrait fortement contribuer à limiter la production de certains organismes, à diminuer la compétition interspécifique des organismes non diazotrophes et, par conséquent, à favoriser les organismes adaptés physiologiquement aux milieux carencés en azote (Deutsch *et al.*, 2007). En effet, Deutsch *et al.* (2007), Mills and Arrigo (2010) puis Singh *et al.*, (2017) ont émis l'hypothèse qu'un excès de P^* (par rapport à la valeur attendue en considérant la relation stœchiométrique proposée par Redfield, $\text{P}^* = \text{PO}_4^{3-} - \text{NO}_3^- / 16$) crée un environnement favorable pour les organismes diazotrophes. La question qui se pose est de savoir d'où provient l'excès de PO_4^{3-} par rapport au NO_3^- dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien. Une perspective intéressante serait de déterminer les sources potentielles de P^* capables de favoriser le processus de fixation de N_2 dans les eaux de surface du WTSP. Premièrement, une des sources potentielles de P^* pourrait être une reminéralisation préférentielle dans les eaux de surface de POP en PO_4^{3-} par rapport au NOP (Gimenez *et al.*, 2018).

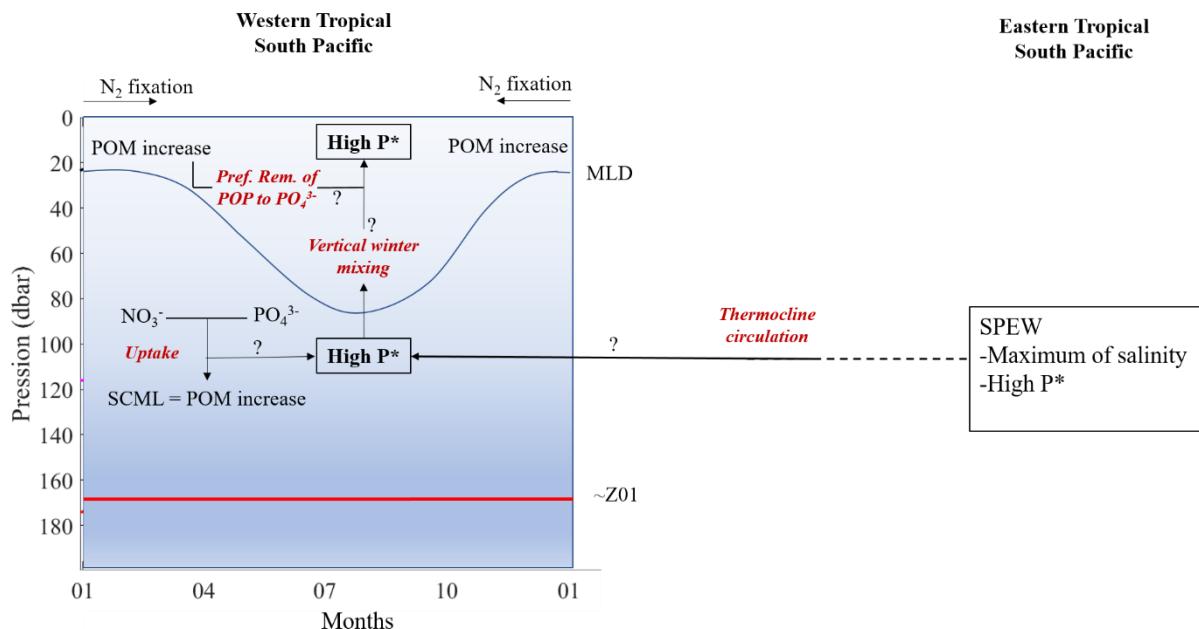


Figure 69. Représentation schématique des éventuels processus pouvant influencer le P^* dans les eaux situées entre la MLD et Z_{01} de l'Archipel Mélanésien sur une période annuelle.

Deuxièmement, nous avons montré qu'il existait une production nette de biomasse organique particulière phytoplanctonique au niveau du SCML. Mills and Arrigo (2010) ont montré, à partir d'un modèle représentant un écosystème à 5 compartiments, que l'assimilation « non Redfieldienne » de l'azote et du phosphate par les cyanobactéries non diazotrophes présentes dans les régions oligotrophes pouvait contrôler l'amplitude et la distribution des fixateurs de N_2 en créant un excès de PO_4^{3-} ($\text{P}^* > 0$). Récemment, à partir d'une analyse statistique de données *in situ* (fixation de N_2 , production primaire, abondance du phytoplancton, MOP et éléments nutritifs) obtenues lors la campagne R/V Meteor dans l'océan Atlantique sud, Singh *et al.* (2017) se sont intéressés au rôle de l'excès de PO_4^{3-} sur le contrôle

de la diazotrophie (Figure 70). Ces auteurs ont montré que les cyanobactéries non diazotrophes adaptées aux faibles éclairements et positionnées au niveau du SCML, consomment le NO_3^- et le PO_4^{3-} avec un rapport supérieur à celui de Redfield et créent ainsi une niche écologique avec un excès de PO_4^{3-} favorable aux organismes diazotrophes.

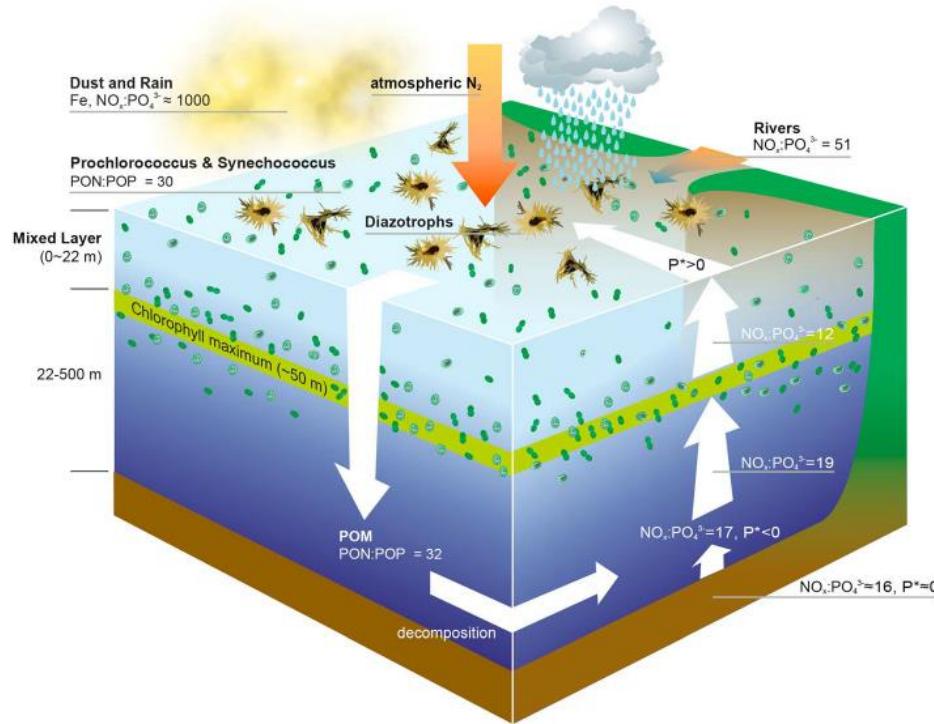


Figure 70. Représentation schématique mettant en évidence les principales conclusions de *Singh et al.* (2017). L'excès de PO_4^{3-} est généré par des processus biogéochimiques plutôt que par upwelling/mélange diapycnal. L'image est tirée de *Singh et al.* (2017)

Dans le cas spécifique de la région du WTSP, la question qui se pose est de savoir si la production nette de biomasse organique particulaire phytoplanctonique au niveau du SCML est associée à une assimilation « non Redfieldienne » de l'azote et du phosphate capable de créer un excès de P^* . Nos résultats ont montré que le mélange vertical atteint chaque hiver la profondeur du SCML (~100 dbar) et pourrait potentiellement transporter un excès de P^* en surface et créer ainsi des conditions favorables au développement de diazotrophes dans cette région (Figure 69).

D'après nos observations, une troisième source de P^* dans les eaux de surface de l'Archipel Mélanésien pourrait être envisageable. Cette dernière pourrait être causée par le transport d'est en ouest dans les eaux de la thermocline d'un excès de P^* entre l'ESTP et le WTSP. Existe-t-il un lien entre la région de l'ETSP et du WTSP capable de favoriser le processus de fixation de N_2 ? *Deutsch et al.* (2007) ont émis l'hypothèse, à partir d'un modèle biogéochimique couplé à la circulation océanique, qu'il existe un couplage proche entre les zones de forte dénitritification et les zones de forte fixation d'azote dans l'ETSP. Ces auteurs ont suggéré que les eaux marquées par un faible N^* (fort P^*), originaires de l'ETSP et transportées dans les eaux du gyre de l'océan Pacifique sud, pouvaient créer une niche favorable au développement des diazotrophes. Cependant les mesures *in situ* ont montré que les taux de fixation de

N_2 sont faibles dans les eaux adjacentes à l'ETSP (*Moutin et al.*, 2008 ; *Knapp et al.*, 2016), remettant ainsi en question le couplage spatial entre les deux processus. L'hypothèse que le couplage entre les zones de forte dénitrification et les zones de forte fixation de N_2 a lieu sur une échelle spatiale beaucoup plus large a récemment été émise (*Bonnet et al.*, 2017). Cette hypothèse se base sur le fait que la disponibilité en fer joue un rôle central en permettant (dans le WTSP) ou en réprimant (dans le gyre) le processus de fixation de N_2 .

Dans notre étude, nous avons observé que les eaux de surface présentes dans l'océan Pacifique est-central sont marquées par un faible N^* (fort P^*) et plongent en profondeur le long de l'isopycne $\sigma 24.7$ pour former la SPEW (18° - 20° S, 100° - 150° W, Figure 71) (*Donguy and Henin* 1977 ; *Emery and Meincke*, 1986 ; *Tomczak and Hao*, 1989 ; *O'Connor et al.*, 2002 ; *Fiedler and Talley*, 2006).

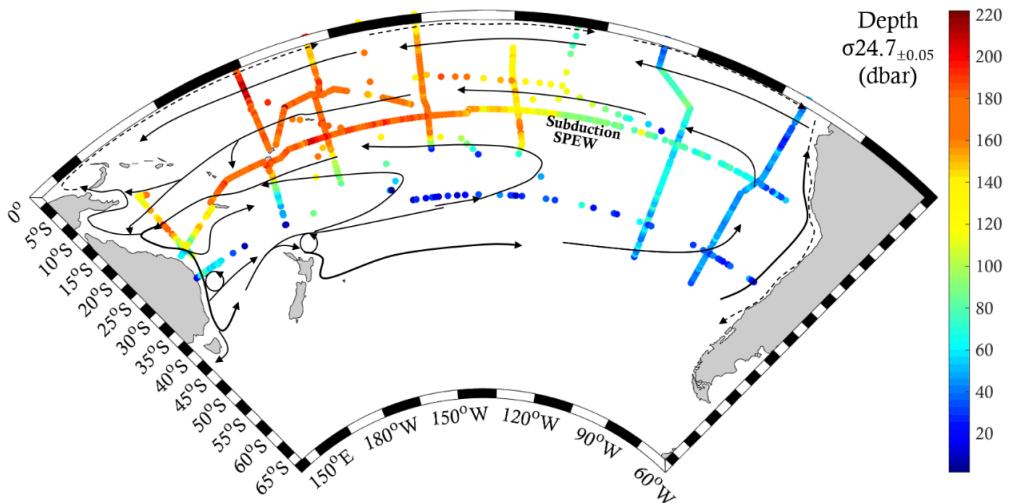


Figure 71. Profondeur (dbar) de la surface isopycnale 24.7 dans l'océan Pacifique sud (les données sont issues de la base de données GLODAPv2).

Tomczak and Hao (1989) et *Sokolov and Rintoul* (2000), ont montré que la SPEW est transportée d'est en ouest de la partie centrale du Pacifique sud (12° - 25° S ; 100° - 150° W), et va avoir une forte influence sur les masses d'eau en mer de Corail et de Salomon. Ces eaux marquées par un faible N^* (fort P^*) originaires de l'ETSP atteignent le WTSP et pourraient également créer un environnement favorable pour les organismes diazotrophes. Néanmoins, les eaux de la thermocline supérieure centrées sur $\sigma 24.7$ ont été détectées entre 50 et 250 m de profondeur dans le WTSP, soit bien en dessous des eaux dans lesquelles la fixation de N_2 est observée (30 dbar) (Figure 69). Le mélange hivernal pourrait, ici encore, permettre l'apport dans les eaux de surface de cet excès de P^* (*Moutin et al.*, 2018).

Pour conclure, une disponibilité en fer combinée à de fortes valeurs de P^* pourraient être les principaux facteurs contrôlant le processus de diazotrophie dans la région du WTSP. Il est probable que les fortes valeurs de P^* observées dans les eaux de surface du WTSP soient la conséquence de l'effet combiné des processus présentés ci-dessus. Néanmoins, la contribution des différentes sources de P^* possible dans les eaux de surface restent encore à définir.

Références

- Abell, J., Emerson, S., and P. Renaud (2000). Distributions of TOP, TON and TOC in the North Pacific subtropical gyre: Implications for nutrient supply in the surface ocean and remineralization in the upper thermocline, *Journal of Marine Research*, 58(2), 203–222, <https://doi.org/10.1357/00222400032151142>.
- Aminot, A. and R. Kéroutil (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : méthodes en flux continu. Ed. Ifremer, Méthodes d'analyse en milieu marin, 188p.
- Anderson, G. C. (1969). Subsurface Chlorophyll maximum in the Northeast Pacific Ocean, *Limnology and Oceanography*, 14(3), 386–391, <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.3.0386>.
- Anderson, L. A. (1995). On the hydrogen and oxygen content of marine phytoplankton, *Deep sea research part I: Oceanographic research papers*, 42(9), 1675–1680, [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00072-E](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00072-E).
- Antoine, D., Andre J. M., and A. Morel (1996). Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll, *Global Biogeochemical Cycles*, 10 (1), 57–69, <https://doi.org/10.1029/95GB02832>.
- Antoine, D. (1998). Apports de la télédétection spatiale de la « couleur de l'océan » à l'océanographie, *Océanis*, 24(2), 81–150.
- Antoine, D., Siegel, D. A., Kostadinov, T., Maritorena, S., Nelson, N. B., Gentili, B., Vellucci, V., and N. Guillocheau (2011). Variability in optical particle backscattering in three contrasting bio-optical oceanic regimes, *Limnology and Oceanography*, 56, 955–973, <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.3.0955>.
- Baker, A. R., Kelly, S. D., Biswas, K. F., Witt, M., and T. D. Jickells (2003). Atmospheric deposition of nutrients to the Atlantic Ocean, *Geophysical Research Letters*, 30(24), <https://doi.org/10.1029/2003GL018518>.
- Balch, W. M., Drapeau, D. T., Fritz, J. J., Bowler, B. C., and J. Nolan (2001). Optical backscattering in the Arabian Sea continuous underway measurements of particulate inorganic and organic carbon, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(11), 2423–2452, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00025-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00025-5).
- Bange, H. W. (2008). Gaseous nitrogen compounds (NO, N₂O, N₂, NH₃), *Nitrogen in the marine environment in the ocean*. Elsevier, 2, 51–82.
- Banse, K. (2004). Should we continue to use the 1% light depth convention for estimating the compensation depth of phytoplankton for another 70 years?, *Limnology and Oceanography Bulletin*, 13(3), 49–52, <https://doi.org/10.1002/lob.200413349>.
- Barbier, M., Uitz, J., Bricaud, A., Organelli, E., Poteau, A., Schmechtig, C., Gentili, B., Obolensky, G., Leymarie, E., Penkerc'h, C., D'Ortenzio, F., and H. Claustre (2018). Assessing the variability in the relationship between the particulate backscattering coefficient and the chlorophyll a concentration from a global Biogeochemical-Argo database, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123, 1229–1250, <https://doi.org/10.1002/2017JC013030>.
- Barbier, M., Uitz, J., Gentili, B., de Fommervault, O. P., Mignot, A., Poteau, A., ... and F. d'Ortenzio, (2019). Bio-optical characterization of subsurface chlorophyll maxima in the Mediterranean Sea from a Biogeochemical-Argo float database, *Biogeosciences*, 16(6), 1321–1342, <https://doi.org/10.5194/bg-16-1321-2019>.
- Barbot, S., Petrenko, A., and C. Maes (2018). Intermediate water flows in the western South Pacific: as revealed by individual Argo floats trajectories and a model re-analysis, *Biogeosciences*, 15, 4103–4124, <https://doi.org/10.5194/bg-15-4103-2018>.
- Bates, N. R., and D. A. Hansell (2004). Temporal variability of excess nitrate in the subtropical mode water of the North Atlantic Ocean, *Marine Chemistry*, 84(3-4), 225–241, <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2003.08.003>.
- Beckmann, A., and I. Hense (2007). Beneath the surface: Characteristics of oceanic ecosystems under weak mixing conditions—a theoretical investigation, *Progress in Oceanography*, 75(4), 771–796,

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.09.002>.

- Behrenfeld, M. J., and E. Boss (2003). The beam attenuation to chlorophyll ratio: an optical index of phytoplankton physiology in the surface ocean?, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 50(12), 1537–1549, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.09.002>.
- Behrenfeld, M. J., Boss, E., Siegel, D. A., and D. M. Shea (2005). Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space, *Global biogeochemical cycles*, 19(1), <https://doi.org/10.1029/2004GB002299>.
- Behrenfeld, M. J., and E. Boss (2006). Beam attenuation and chlorophyll concentration as alternative optical indices of phytoplankton biomass, *Journal of Marine Research*, 64(3), 431–451, <https://doi.org/10.1357/002224006778189563>.
- Behrenfeld, M. J., O’Malley, R. T., Siegel, D. A., McClain, C. R., Sarmiento, J. L., Feldman, G. C., ... and E. S. Boss (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity, *Nature*, 444(7120), 752.
- Benavides, M., Bonnet, S., Berman-Frank, I., and L. Riemann (2018). Deep into oceanic N₂ fixation, *Frontiers in Marine Science*, 5, 108, <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00108>.
- Bendschneider, K., and R. J. Robinson (1952). A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water, *Journal of Marine Research*, 11, 87–96.
- Benson, B. B., and Jr., D. Krause (1984). The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere, *Limnology and oceanography*, 29(3), 620–632, <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.00620>.
- Berman-Frank, I., Cullen, J. T., Shaked, Y., Sherrell, R. M., and P. G. Falkowski (2001). Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium*, *Limnology and Oceanography*, 46(6), 1249–1260, <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.6.1249>.
- Berthelot, H., Moutin, T., L’Helguen, S., Leblanc, K., Hélias, S., Gross, O., Leblond, N., Charrière, B., and S. Bonnet (2015). Dinitrogen fixation and dissolved organic nitrogen fueled primary production and particulate export during the VAHINE mesocosm experiment (New Caledonia lagoon), *Biogeosciences*, 12, 4099–4112, <https://doi.org/10.5194/bg-12-4099-2015>.
- Bertilsson, S., Berglund, O., Karl, D. M., and S. W. Chisholm (2003). Elemental composition of marine Prochlorococcus and Synechococcus: Implications for the ecological stoichiometry of the sea, *Limnology and oceanography*, 48(5), 1721–1731, <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.5.1721>.
- Biermann, L., C. Guinet, M. Bester, A. Brierley, and L. Boehme (2015). An alternative method for correcting fluorescence quenching, *Ocean Science*, 11(1), 83–91, <https://doi.org/10.5194/os-11-83-2015>.
- Bishop, J. K. B. (2009). Autonomous observations of the ocean biological carbon pump, *Oceanography*, 22(2), 182–193, <https://doi.org/10.5670/oceanog.2011.65>.
- Bittig, H. C., Steinhoff, T., Claustre, H., Fiedler, B., Williams, N. L., Sauzède, R., Körtzinger, A. and J. P. Gattuso (2018). An Alternative to Static Climatologies: Robust Estimation of Open Ocean CO₂ Variables and Nutrient Concentrations From T, S, and O₂ Data Using Bayesian Neural Networks, *Frontiers in Marine Sciences*, 5, 328, <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00328>.
- Bittig, H. C., Maurer, T. L., Plant, J. N., Wong, A. P., Schmechtig, C., Claustre, H., ... and X. Xing (2019). A BGC-Argo guide: Planning, deployment, data handling and usage, *Frontiers in Marine Science*, 6, 502, <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00439>.
- Blain S., Bonnet S., and C. Guieu (2008). Dissolved iron distribution in the tropical and subtropical South Eastern Pacific, *Biogeosciences*, 5, 269–270, <https://doi.org/10.5194/bg-5-269-2008>.
- Bock, N., Wambeke, F. V., Dion, M., and S. Duhamel (2018). Microbial community structure in the western tropical South Pacific, *Biogeosciences*, 15(12), 3909–3925, <https://doi.org/10.5194/bg-15-3909-2018>.
- Bonnet, S., Rodier, M., Turk-Kubo, K. A., Germineaud, C., Menkes, C., Ganachaud, A., ... and G. Sarthou (2015). Contrasted geographical distribution of N₂ fixation rates and nifH phylotypes in the Coral and Solomon Seas (southwestern Pacific) during austral winter conditions, *Global Biogeochemical Cycles*, 29(11), 1874–1892, <https://doi.org/10.1002/2015GB005117>.

- Bonnet, S., Baklouti, M., Gimenez, A., Berthelot, H., and I. Berman-Frank (2016). Biogeochemical and biological impacts of diazotroph blooms in a low-nutrient, low-chlorophyll ecosystem: synthesis from the VAHINE mesocosm experiment (New Caledonia), *Biogeosciences*, 13(15), 4461–4479, <https://doi:10.5194/bg-13-4461-2016>.
- Bonnet, S., Caffin, M., Berthelot, H., and T. Moutin (2017). Hot spot of N₂ fixation in the western tropical South Pacific pleads for a spatial decoupling between N₂ fixation and denitrification, *PNAS*, 114, 14, <https://doi.org/10.1073/pnas.1619514114>.
- Bonnet, S., Caffin, M., Berthelot, H., Grosso, O., Benavides, M., Helias-Nunige, S., Guieu, C., Stenugren, M., and R. A. Foster (2018). In-depth characterization of diazotroph activity across the western tropical South Pacific hotspot of N₂ fixation (OUTPACE cruise), *Biogeosciences*, 15(13), 4215–4232, <https://doi.org/10.5194/bg-15-4215-2018>.
- Bouruet-Aubertot, P., Cuypers, Y., Doglioli, A., Caffin, M., Yohia, C., Verneil, A. D., ... and M. Picheral (2018). Longitudinal contrast in turbulence along a~19° S section in the Pacific and its consequences for biogeochemical fluxes, *Biogeosciences*, 15(24), 7485–7504, <https://doi.org/10.5194/bg-15-7485-2018>.
- Boyd, P. W. (2015). Toward quantifying the response of the oceans' biological pump to climate change, *Frontiers in Marine Science, Science*, 2, 77, <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00077>.
- Boyer, T., Conkright, M. E., and S. Levitus (1999). Seasonal variability of dissolved oxygen, percent oxygen saturation, and apparent oxygen utilization in the Atlantic and Pacific Oceans, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 46(9), 1593–1613, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00021-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00021-7).
- Brainerd, K. E., and M. C. Gregg (1995). Surface mixed and mixing layer depths, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(9), 1521–1543, [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00068-H](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00068-H).
- Brandes, J. A., Devol, A. H., and C. Deutsch (2007). New developments in the marine nitrogen cycle, *Chemical reviews*, 107(2), 577–589, <https://doi.org/10.1021/cr050377t>.
- Broecker, W. S (1974). 'NO', a conservative water-mass tracer, *Earth and Planetary Science Letters*, 23, 100–107.
- Bushinsky, S. M., and S. Emerson (2015). Marine biological production from in situ oxygen measurements on a profiling float in the subarctic Pacific Ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 29(12), 2050–2060, <https://doi.org/10.1002/2015GB005251>.
- Caffin, M., Moutin, T., Foster, R. A., Bouruet-Aubertot, P., Doglioli, A. M., Berthelot, H., Guieu, C., Grosso, O., Helias-Nunige, S., Leblond, N., Gimenez, A., Petrenko, A. A., de Verneil, A., and S. Bonnet (2018a). N₂ fixation as a dominant new N source in the western tropical South Pacific Ocean (OUTPACE cruise), *Biogeosciences*, 15, 2565–2585, <https://doi.org/10.5194/bg-15-2565-2018>.
- Caffin, M., Berthelot, H., Cornet-Barthaux, V., Barani, A., and S. Bonnet (2018b). Transfer of diazotroph-derived nitrogen to the planktonic food web across gradients of N₂ fixation activity and diversity in the western tropical South Pacific Ocean, *Biogeosciences*, 15, 3795–3810, <https://doi.org/10.5194/bg-15-3795-2018>.
- Calvo-Díaz, A., Díaz-Pérez, L., Suárez, L. A., Morán, X. A. G., Teira, E., and E. Marañón (2011). Decrease in the autotrophic-to-heterotrophic biomass ratio of picoplankton in oligotrophic marine waters due to bottle enclosure, *Applied and Environmental Microbiology*, 77(16), 5739–5746, <https://doi.org/10.1128/AEM.00066-11>.
- Capone, D. G., Burns, J. A., Montoya, J. P., Subramaniam, A., Mahaffey, C., Gunderson, T., Michaels A. F., and E. Carpenter (2005). Nitrogen fixation by *Trichodesmium* spp.: An important source of new nitrogen to the tropical and subtropical North Atlantic Ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 19, <https://doi.org/10.1029/2004GB002331>.
- Carpenter, J.H. (1965). The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis, *Limnology and Ocean*, 10, 135–140.

- Carpenter, E. J. and D. G. Capone (1992). Nitrogen fixation in *Trichodesmium* blooms. In: *Carpenter EJ, Capone DG and Rueter J (Eds) Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and Other Diazotrophs*, 211–217, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Carrit, D. E. and J. H. Carpenter (1966). Comparaison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in the sea water, *Limnology Oceanography*, 24, 286–318.
- Cetinić, I., Perry, M. J., Briggs, N. T., Kallin, E., D’Asaro, E. A., and C. M. Lee (2012). Particulate organic carbon and inherent optical properties during 2008 North Atlantic Bloom Experiment, *Journal of Geophysical Research*, 117, C06028, <https://doi.org/10.1029/2011JC007771>.
- Chavez, F. P., and R. T. Barber (1987). An estimate of new production in the equatorial Pacific, *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(7), 1229–1243, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90073-2](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90073-2).
- Chen, Y., Mills, S., Street, J., Golan, D., Post, A., Jacobson, M., and A. Paytan (2007). Estimates of atmospheric dry deposition and associated input of nutrients to Gulf of Aqaba seawater, *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 112(D4), <https://doi.org/10.1029/2006JD007858>.
- Church, J. A (1987). East Australian Current adjacent to the Great Barrier Reef, *Australian Journal of Marine Freshwater Research*, 38, 671–683, <https://doi.org/10.1071/MF9870671>.
- Clark, L. L., Ingall, E. D., and R. Benner (1998) Marine phosphorus is selectively remineralized, *Nature* 393, 426.
- Claustre, H., Morel, A., Babin, M., Cailliau, C., Marie, D., Marty, J. C., ... and D. Vaulot (1999). Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific: Scales, patterns, and biogeochemical implications, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C2), 3401–3422, <https://doi.org/10.1029/98JC01334>.
- Claustre, H., and S. Maritorena, (2003). The many shades of ocean blue, *Science*, 302(5650), 1514–1515, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1092704>.
- Claustre, H., Huot, Y., Obernosterer, I., Gentili, B., Tailliez, D., and M. Lewis (2008). Gross community production and metabolic balance in the South Pacific Gyre, using a non intrusive bio-optical method, *Biogeosciences* 4(5), 3089–3121, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-5-463-2008>.
- Codispoti, L. A., and F. A. Richards (1976). An analysis of the horizontal regime of denitrification in the eastern tropical North Pacific, *Limnology and Oceanography*, 21(3), 379–388, <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.3.0379>.
- Codispoti, L. A., and T. T. Packard (1980). Denitrification rates in the eastern tropical South Pacific, *Journal of marine research*, 38, 3.
- Codispoti, L. A., and J. P. Christensen (1985). Nitrification, denitrification and nitrous oxide cycling in the eastern tropical South Pacific Ocean, *Marine Chemistry*, 16(4), 277–300, [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(85\)90051-9](https://doi.org/10.1016/0304-4203(85)90051-9).
- Culberson, C. H., Knapp, G., Williams, R. T., and F. Zemlyak (1991). A comparison of methods for the determination of dissolved oxygen in seawater, *WOCE Report*, 73, 91.
- Cullen, J. J. (1982). The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(5), 791–803, <https://doi.org/10.1139/f82-108>.
- Cullen, J. J. (2015). Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? *Annual Review Marine Science*, 7, 207, 39, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135111>.
- Currie, L. A. (1999). Detection and quantification limits: origins and historical overview, *Analytica Chimica ACTA*, 391, 127–134, [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(99\)00105-1](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(99)00105-1).
- Dabundo, R., Lehmann, M. F., Treibergs, L., Tobias, C. R., Altabet, M. A., Moisander, P. H., and J. Granger (2014). The contamination of commercial $^{15}\text{N}_2$ gas stocks with ^{15}N -labeled nitrate and ammonium and consequences for nitrogen fixation measurements, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110335>.
- Dall’Olmo, G., Westberry, T. K., Behrenfeld, M. J., Boss, E., and W. H. Slade (2009). Significant contribution

- of large particles to optical backscattering in the open ocean, *Biogeosciences*, 6(6), 947, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-6-947-2009>.
- Dandonneau, Y. (1979). Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical. *Oceanol. Acta*, 2(2), 133–142.
- Dandonneau, Y., and L. Lemasson (1987). Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment: correction for the sampling depths and variations of the vertical structure of density, and observation of a growth period, *Journal of plankton research*, 9(1), 215–234, <https://doi.org/10.1093/plankt/9.1.215>.
- D'Asaro, E. A. (2008). Convection and the seeding of the North Atlantic bloom, *Journal of Marine Systems*, 69(3-4), 233–237, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.08.005>.
- de Boyer Montegut, C., G. Madec, A. S. Fischer, A. Lazar, and D. Iudicone (2004). Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109, C12003, <https://doi.org/10.1029/2005JD006119>.
- Dekaezemacker, J., Bonnet, S., Grossot, O., Moutin, T., Bressac, M., and D. G. Capone (2013). Evidence of active dinitrogen fixation in surface waters of the eastern tropical South Pacific during El Niño and La Niña events and evaluation of its potential nutrient controls, *Global Biogeochemical Cycles*, 27(3), 768–779, <https://doi.org/10.1002/gbc.20063>.
- del Giorgio, P. A., Cole, J. J., and A. Cimberis (1997). Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems, *Nature*, 385(6612), 148, <https://doi.org/10.1038/385148a0>.
- del Giorgio, P. A., and C. M. Duarte (2002). Respiration in the open ocean, *Nature*, 420(6914), 379, <https://doi.org/10.1038/nature01165>.
- Deutsch, C., Gruber, N., Key, R. M., Sarmiento, J. L., and A. Ganachaud (2001). Denitrification and N₂ fixation in the Pacific Ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 15(2), 483–506, <https://doi.org/10.1029/2000GB001291>.
- Deutsch, C., Sarmiento, J. L., Sigman, D. M., Gruber, N., and J. P. Dunne (2007). Spatial coupling of nitrogen inputs and losses in the ocean, *Nature*, 445(7124), 163, <https://doi.org/10.1038/nature05392>.
- Deutsch, C., and T. Weber, (2012). Nutrient ratios as a tracer and driver of ocean biogeochemistry, *Annual review of marine science*, 4, 113–141, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142821>.
- de Verneil, A. D., Rousselet, L., Doglioli, A. M., Petrenko, A. A., and T. Moutin (2017). The fate of a southwest Pacific bloom: gauging the impact of submesoscale vs. mesoscale circulation on biological gradients in the subtropics. *Biogeosciences*, 14(14), 3471–3486, <https://doi.org/10.5194/bg-14-3471-2017>.
- de Verneil, A., Rousselet, L., Doglioli, A. M., Petrenko, A., Maes, C., Bouruet-Aubertot, P., and T. Moutin (2018). OUTPACE long duration stations: physical variability, context of biogeochemical sampling, and evaluation of sampling strategy, *Biogeosciences*, 15(7), 2125–2147, <https://doi.org/10.5194/bg-15-2125-2018>.
- Dittmar, W. (1884). Report on researches into the composition of ocean-water, collected by HMS Challenger: During the years 1873–1876. HM Stationery Office.
- Donguy, J. R. and C. Henin (1977). Origin of the Surface Tropical Water in the Coral and Tasman Seas, *Australian Journal of Marine Freshwater Research*, 28, 321–332, <http://dx.doi.org/10.1071/MF9770321>.
- Donguy, J. R. (1994). Surface and subsurface salinity in the tropical Pacific Ocean. Relations with climate, *Progress in Oceanography*, 34, 45–78, [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(94\)90026-4](https://doi.org/10.1016/0079-6611(94)90026-4).
- Dore, J. E., Brum, J. R., Luis, M. T., and D. M. Karl (2002). Seasonal and interannual variability in sources of nitrogen supporting export in the oligotrophic subtropical North Pacific Ocean, *Limnology and Oceanography*, 47, 1595–1607, <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.6.1595>.
- Duarte, C. M., and S. Agustí (1998). The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems, *Science*, 281(5374), 234–236, <http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5374.234>.
- Duarte, C. M., Regaudie-de-Gioux, A., Arrieta, J. M., Delgado-Huertas, A., and S. Agustí (2013). The oligotrophic ocean is heterotrophic, *Annual Review of Marine Science*, 5, 551–569,

[https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172337.](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172337)

- Ducklow, H. W., and S. C. Doney (2013). What is the metabolic state of the oligotrophic ocean? A debate, *Annual Review of Marine Science*, 5, 525–533, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172331>.
- Duforêt-Gaurier, L., Loisel, H., Dessailly, D., Nordkvist, K., and S. Alvain (2010). Estimates of particulate organic carbon over the euphotic depth from in situ measurements: Application to satellite data over the global ocean, *Deep-Sea Research Part I*, 57, 351–367, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.12.007>.
- Dugdale, R. C., Menzel, D. W. and J. H. Ryther (1961). Nitrogen fixation in the Sargasso Sea, *Deep-Sea Research Part I*, 7, 297–300.
- Dugdale, R. (1967). Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification, and significance 1, *Limnology and Oceanography*, 12(4), 685–695, <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.4.0685>.
- Dugdale, R. C., and J. J. Goering (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, *Limnology and oceanography*, 12(2), 196–206, <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0196>.
- Duhamel, S., Moutin, T., Van Wambeke, F., Van Mooy, B., Rimmelin, P. and H. Claustre (2007). Growth and specific P-uptake rates of bacterial and phytoplanktonic communities in the Southeast Pacific (BIOSOPE cruise), *Biogeosciences*, 4, 941–956, <https://doi.org/10.5194/bg-4-941-2007>.
- Emery W. J., and J. Meincke (1986). Global water masses: summary and review, *Oceanologica Acta*, 9, 4.
- Evers-King, H., Martinez-Vicente, V., Brewin, R. J., Dall'Olmo, G., Hickman, A. E., Jackson, T., ... and S. Roy (2017). Validation and intercomparison of ocean color algorithms for estimating particulate organic carbon in the oceans, *Frontiers in Marine Science*, 4, 251, <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00251>.
- Falkowski, P. G. (1997). Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean, *Nature*, 387(6630), 272, <https://doi.org/10.1038/387272a0>.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., and V. Smetacek (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production, *Science*, 281(5374), 200–206, <http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5374.200>.
- Fennel, K., and E. Boss (2003). Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model, *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1521–1534, <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.4.1521>.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., and P. Falkowski (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components, *science*, 281(5374), 237–240, <http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5374.237>.
- Fieux, M. and C. Andrié (2010). L'océan planétaire, *Les Presses de l'ENSTA*, pp. 421.
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V., and J. A. Raven (2009). Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry, *Journal of plankton research*, 32(1), 119–137, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp098>.
- Flory, E. N., Hill, P. S., Milligan, T. G., and J. Grant (2004). The relationship between floc area and backscatter during a spring phytoplankton bloom, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(2), 213–223, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.09.012>.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, AL., Davoult, D., and L. Luczak (2004). Ecosystèmes, Structure, Fonctionnement, Evolution, *Dunod*, 3em edition, 1–15.
- Galbraith, E. D., and A. C. Martiny (2015). A simple nutrient-dependence mechanism for predicting the stoichiometry of marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(27), 8199–8204, <https://doi.org/10.1073/pnas.1423917112>.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., ... & Karl, D. M. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future, *Biogeochemistry*, 70(2), 153–226.
- Gandhi, N., Singh, A., Prakash, S., Ramesh, R., Raman, M., Sheshshayee, M. S., and S. Shetye (2011). First direct measurements of N2 fixation during a Trichodesmium bloom in the eastern Arabian Sea, *Global Biogeochemical Cycles*, 25(4), <https://doi.org/10.1029/2010GB003970>.
- Garcia, H. E., and L. I. Gordon (1992). Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations, *Limnology and oceanography*, 37(6), 1307–1312, <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1307>.

- Garcia, H. E., and L. I. Gordon (1993). Erratum: Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations, *Limnology and oceanography*, 38(3), 656, <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1307>.
- Garcia, H. E., Locarnini, R. A., Boyer, T. P., Antonov, J. I., Baranova, O. K., Zweng, M. M., ... and S. Levitus (2013). World ocean atlas 2013. Volume 4, Dissolved inorganic nutrients (phosphate, nitrate, silicate).
- Gardner, W. D., Richardson, M. J., Carlson, C. A., Hansell, D., and A. V. Mishonov. (2003). Determining true particulate organic carbon: bottles, pumps and methodologies, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(3-4), 655–674, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00589-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00589-1).
- Gardner, W. D., Mishonov, A. V., and M. J. Richardson (2006). Global POC concentrations from in-situ and satellite data, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(5-7), 718–740, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.01.029>.
- Gasparin, F., Maes, C., Sudre, J., Garcon, V. and A. Ganachaud (2014). Water mass analysis of the Coral Sea through an Optimum Multiparameter method, *Journal of Geophysical Research Oceans*, 119, 7229–7244, <https://doi.org/10.1002/2014JC010246>.
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L., and T. M. Kana, T (1997). Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature, *Marine Ecology Progress Series*, 148, 187–200, <http://dx.doi.org/10.3354/meps148187>.
- Geider, R. J., and J. La Roche (2002). Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis, *European Journal of Phycology*, 37, 1–17, <https://doi.org/10.1017/S0967026201003456>.
- Gimenez, A., Baklouti, M., Wagener, T., and T. Moutin (2018). Diazotrophy as the main driver of the oligotrophy gradient in the western tropical South Pacific Ocean: results from a one-dimensional biogeochemical–physical coupled model, *Biogeosciences*, 15, 6573–6589, <https://doi.org/10.5194/bg-15-2961-2018>.
- Gnanadesikan, A., Dixon, K. W., Griffies, S. M., Balaji, V., Barreiro, M., Beesley, J. A., ... and I. M. Held (2006). GFDL's CM2 global coupled climate models. Part II: The baseline ocean simulation, *Journal of climate*, 19(5), 675–697, <https://doi.org/10.1175/JCLI3630.1>.
- Godfrey, J. S., Cresswell G. R., Golding T. J. and A. F. Pearce (1980). The separation of the East Australian Current, *Journal of Physical Oceanography*, 10, 430–440, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1980\)010%3C0430:TSOTEA%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1980)010%3C0430:TSOTEA%3E2.0.CO;2).
- Gordon, H. R., and W. R. McCluney (1975). Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing, *Applied optics*, 14(2), 413–416, <https://doi.org/10.1364/AO.14.000413>.
- Gourdeau, L., Kessler, W. S., Davis, R. E., Sherman, J., Maes, C., and E. Kestenare (2008). Zonal jets entering the Coral Sea, *Journal of Physical Oceanography*, 38, 714–724, <https://doi.org/10.1175/2007JPO3780.1>.
- Graff, J. R., Westberry, T. K., Milligan, A. J., Brown, M. B., Dall'Olmo, G., van Dongen-Vogels, V., Reifel, K. M., and J. B. Behrenfeld (2015). Analytical phytoplankton carbon measurements spanning diverse ecosystems, *Deep-Sea Research Part I*, 102, 16–58, <https://doi.org/10.1016/j.dsri.2015.04.006>.
- Gruber, N., and J. L. Sarmiento (1997). Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification, *Global Biogeochemical Cycles*, 11(2), 235–266, <https://doi.org/10.1029/97GB00077>.
- Gruber, N. (2004). The dynamics of the marine nitrogen cycle and its influence on atmospheric CO₂, in: *The ocean carbon cycle and climate*, edited by: Follows, M. and Oguz, T., Kluwer Academic, Dordrecht.
- Gruber, N. (2008). The marine nitrogen cycle: overview and challenges, *Nitrogen in the marine environment in the ocean*. Elsevier, 2, 1–50.
- Gruber, N. (2016). Elusive marine nitrogen fixaton, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 16, 4246–4248, <https://doi.org/10.1073/pnas.1603646113>.
- Guieu, C., Bonnet, S., Petrenko, A. A., Menkes, C., Chavagnac, V., Desboeufs, K., Maes, C., and T. Moutin (2018). Iron from a submarine source impacts the productive layer of the Western Tropical South

- Pacific (WTSP), *Nature Sci. Rep.*, 8, 9075, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27407-z>.
- Hansell, D. A., and R. A. Feely (2000). Atmospheric intertropical convergence impacts surface ocean carbon and nitrogen biogeochemistry in the western tropical Pacific, *Geophysical Research Letters*, 27(7), 1013–1016, <https://doi.org/10.1029/1999GL002376>.
- Hansell, D. A., Bates, N. R., and D. B. Olson (2004). Excess nitrate and nitrogen fixation in the North Atlantic Ocean, *Marine Chemistry*, 84(3-4), 243–265, <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2003.08.004>.
- Hansell, D. A., Olson, D. B., Dentener, F., and L. M. Zamora (2007). Assessment of excess nitrate development in the subtropical North Atlantic, *Marine Chemistry*, 106(3-4), 562–579, <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2007.06.005>.
- Hebel, D. V., and D. M. Karl (2001). Seasonal, interannual and decadal variations in particulate matter concentrations and composition in the subtropical North Pacific Ocean, *Deep-Sea Research Part II*, 48, 1669–1695, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00155-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00155-7).
- Heldal, M., Scanlan, D. J., Norland, S., Thingstad, F., and N. H. Mann (2003). Elemental composition of single cells of various strains of marine Prochlorococcus and Synechococcus using X-ray microanalysis, *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1732–1743, <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.5.1732>.
- Hennon, T. D., Riser, S. C., and S. Mecking (2016). Profiling float-based observations of net respiration beneath the mixed layer, *Global Biogeochemical Cycles*, 30(6), 920–932, <https://doi.org/10.1002/2016GB005380>.
- Herbrand, A., and B. Voituriez (1979). Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean, *Journal of marine Research*, 37(1), 87–101.
- Holbrook, N. J., and A. M. Maharaj (2008). Southwest Pacific subtropical mode water: A climatology, *Progress in Oceanography*, 77, 298–315, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.015>.
- Hopfield J. J. (1982). Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79(8), 2554–2558, ISSN 0027-8424, <https://doi:10.1073/pnas.79.8.2554>.
- Huang, Y., Yang, B., Chen, B., Qiu, G., Wang, H., and B. Huang (2018). Net community production in the South China Sea Basin estimated from in situ O₂ measurements on an Argo profiling float, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 131, 54–61, <https://doi.org/10.1016/j.dsri.2017.11.002>.
- Huot, Y., Morel, A., Twardowski, M. S., Stramski, D., and R. A. Reynolds (2008). Particle optical backscattering along a chlorophyll gradient in the upper layer of the eastern South Pacific Ocean, *Biogeosciences*, 5, 495–507, <https://doi.org/10.5194/bg-5-495-2008>.
- Jacobsen J. P. (1912). The amount of oxygen in the water of the Mediterranean. In: *Report on the Danish oceanographical expeditions 1908-1910*, 1, 207–236.
- Jamart, B. M., Winter, D. F., Banse, K., Anderson, G. C., and R. K. Lam (1977). A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern US coast, *Deep Sea Research*, 24(8), 753–773, [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(77\)90498-2](https://doi.org/10.1016/0146-6291(77)90498-2).
- Jickells, T. D., Buitenhuis, E., Altieri, K., Baker, A. R., Capone, D., Duce, R. A., ... and K. Lee (2017). A reevaluation of the magnitude and impacts of anthropogenic atmospheric nitrogen inputs on the ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 31(2), 289–305, <https://doi.org/10.1002/2016GB005586>.
- Johnson, K. S., Berelson, W. M., Boss, E. S., Chase, Z., Claustre, H., Emerson, S. R., ... and S. C. Riser, (2009). Observing biogeochemical cycles at global scales with profiling floats and gliders: prospects for a global array, *Oceanography*, 22(3), 216–225.
- Johnson, K. S., Plant, J. N., Coletti, L. J., Jannasch, H. W., Sakamoto, C. M., Riser, S. C., ... and J. L. Sarmiento (2017). Biogeochemical sensor performance in the SOCCOM profiling float array, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(8), 6416–6436, <https://doi.org/10.1002/2017JC012838>.
- Johnson, Z. I., and Y. Lin (2009). Prochlorococcus: Approved for export, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(26), 10400–10401, <https://doi.org/10.1073/pnas.0905187106>.

- Karl, D. M., Letelier, R., Hebel, D. V., Bird, D. F. and C. D. Winn (1992). Trichodesmium blooms and new nitrogen in the north Pacific gyre. In: *Carpenter EJ, Capone DG and Rueter JG (Eds) Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 219–237.
- Karl, D. M., Letelier, R., Tupas, L., Dore, J., Christian, J., and D. Hebel (1997). The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean, *Nature*, 388, 533–538, <https://doi.org/10.1038/41474>.
- Karl, D. M., Björkman, K. M., Dore, J. E., Fujieki, L., Hebel, D. V., Houlihan, T., ... and L. M. Tupas (2001). Ecological nitrogen-to-phosphorus stoichiometry at station ALOHA, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48(8-9), 1529–1566, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00152-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00152-1).
- Karl, D., Michaels, A., Bergman, B., Capone, D., Carpenter, E., Letelier, R., Lipschultz, F., Paerl, H., Sigman, D., and L. Stal (2002). Dinitrogen fixation in the world's oceans, *Biogeochemistry*, 58, 47–98.
- Karl, D. M., Church, M. J., Dore, J. E., Letelier, R. M., and C. Mahaffey (2012). Predictable and efficient carbon sequestration in the North Pacific Ocean supported by symbiotic nitrogen fixation, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(6), 1842–1849, <https://doi.org/10.1073/pnas.1120312109>.
- Kessler, W. S., and S. Cravatte (2013). Mean circulation of the coral sea, *Geophysical Research letters*, 118, 6385–6410, <https://doi.org/10.1002/2013JC009117>.
- Key, R. M., Kozyr, A., Sabine, C. L., Lee, K., Wanninkhof, R., Bullister, J. L., ... and T. H. Peng (2004). A global ocean carbon climatology: Results from Global Data Analysis Project (GLODAP), *Global biogeochemical cycles*, 18(4), <https://doi.org/10.1029/2004GB002247>.
- Kiefer, D. A. (1973). Fluorescence properties of natural phytoplankton populations, *Marine Biology*, 22(3), 263–269.
- Klausmeier, C. A., and E. Litchman (2001). Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns, *Limnology and Oceanography*, 46(8), <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.1998>.
- Knapp, A. N., Sigman, D. M., and F. Lipschultz (2005). N isotopic composition of dissolved organic nitrogen and nitrate at the Bermuda Atlantic Time-series Study site, *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1), <https://doi.org/10.1029/2004GB002320>.
- Knapp, A. N., Dekaezemacker, J., Bonnet, S., Sohm, J. A., and D. G. Capone (2012). Sensitivity of *Trichodesmium erythraeum* and *Crocospaera watsonii* abundance and N₂ fixation rates to varying NO₃⁻ and PO₄³⁻ concentrations in batch cultures. *Aquatic microbial ecology*, 66(3), 223–236, <https://doi.org/10.3354/ame01577>.
- Knapp, A. N., Fawcett, S. E., Martínez-Garcia, A., Leblond, N., Moutin, T., and S. Bonnet (2016). Nitrogen isotopic evidence for a shift from nitrate-to-diazotroph-fueled export production in the VAHINE mesocosm experiments, *Biogeosciences*, 13(16), 4645–4657, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-13-4645-2016>.
- Knudsen M. (1899). Hydrography. The Danish Ingolf-expedition, Copenhagen, 1(2), 23–161.
- Kostadinov, T. S., Milutinović, S., Marinov, I., and A. Cabré (2016). Carbon-based phytoplankton size classes retrieved via ocean color estimates of the particle size distribution, *Ocean Science*, 12(2), 561–575, <http://dx.doi.org/10.5194/os-12-561-2016>.
- Krauk, J. M., Villareal, T. A., Sohm, J. A., Montoya, J. P., and D. C. Capone (2006). Plasticity of N: P ratios in laboratory and field populations of *Trichodesmium* spp., *Aquatic Microbial Ecology*, 42(3), 243–253, <http://dx.doi.org/10.3354/ame042243>.
- Kumar, P. K., Singh, A., Ramesh, R., and T. Nallathambi (2017). N₂ Fixation in the Eastern Arabian Sea: Probable Role of Heterotrophic Diazotrophs, *Frontiers in Marine Science*, 4, 80, <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00080>.
- Kustka, A. B., Sañudo-Wilhelmy, S. A., Carpenter, E. J., Capone, D., Burns, J., and W. G. Sunda, (2003). Iron requirements for dinitrogen-and ammonium-supported growth in cultures of *Trichodesmium* (IMS 101):

- Comparison with nitrogen fixation rates and iron: Carbon ratios of field populations, *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1869–1884, <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.5.1869>.
- Landolfi, A., Oschlies, A., and R. Sanders (2008). Organic nutrients and excess nitrogen in the North Atlantic subtropical gyre, *Biogeosciences*, 5(1), 685–724, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-5-1199-2008>.
- Landolfi, A., Dietze, H., Koeve, W., and A. Oschlies (2013). Overlooked runaway feedback in the marine nitrogen cycle: the vicious cycle, *Biogeosciences*, 10(3), 1351–1363, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-10-1351-2013>.
- Landolfi, A., Koeve, W., Dietze, H., Kähler, P., and A. Oschlies (2015). A new perspective on environmental controls of marine nitrogen fixation, *Geophysical Research Letters*, 42(11), 4482–4489, <https://doi.org/10.1002/2015GL063756>.
- Landolfi, A., Kähler, P., Koeve, W., and A. Oschlies (2018). Global marine N₂ fixation estimates: From observations to models, *Frontiers in microbiology*, 9, <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02112>.
- Laroche, J., and E. Breitbarth (2005). Importance of the diazotrophs as a source of new nitrogen in the ocean, *Journal of Sea Research*, 53(1-2), 67–91, <https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.05.005>.
- Law, C. S., Woodward, E. M. S., Ellwood, M. J., Marriner, A., Bury, S. J., and K. A. Safi (2011). Response of surface nutrient inventories and nitrogen fixation to a tropical cyclone in the southwest Pacific, *Limnology and Oceanography*, 56(4), 1372–1385, <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1372>.
- Leblanc, K., Cornet, V., Rimmelin-Maury, P., Grosso, O., Helias-Nunige, S., Brunet, C., ... and B. Quéguiner (2017). Silicon cycle in the tropical South Pacific: contribution to the global Si cycle and evidence for an active pico-sized siliceous plankton, *Biogeosciences*, 15(18), 5595–5620, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-15-5595-2018>.
- Lee, Z. P., Carder, K. L., and R. Arnone, (2002). Deriving inherent optical properties from water color: A multi-band quasi-analytical algorithm for optically deep waters. *Applied Optics*, 41, 5755–5772, <https://doi.org/10.1364/AO.41.005755>.
- Letelier, R. M., Bidigare, R., Hebel, D. V., Ondrusek, M., Winn, C. D., and D. M. Karl (1993). Temporal variability of phytoplankton community structure-based on pigment analysis, *Limnology and Oceanography*, 38(7), 1420–1437, <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.7.1420>.
- Letelier, R. M., and D. M. Karl (1996). Role of Trichodesmium spp. in the productivity of the subtropical North Pacific Ocean, *Marine Ecology Progress Series*, 133, 263–273, <http://dx.doi.org/10.3354/meps133263>.
- Letelier, R. M., and D. M. Karl (1998). Trichodesmium spp. physiology and nutrient fluxes in the North Pacific subtropical gyre, *Aquatic Microbial Ecology*, 15(3), 265–276, <http://dx.doi.org/10.3354/ame015265>.
- Letelier, R. M., Karl, D. M., Abbott, M. R., and R. R. Bidigare (2004). Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre, *Limnology and Oceanography*, 49(2), 508–519, <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0508>.
- Liu, Z., Stewart, G., Cochran, J. K., Lee, C., Armstrong, R. A., Hirschberg, D. J., Gasser, B., and J. C. Miquel (2005). Why do POC concentrations measured using Niskin bottle collections sometimes differ from those using in-situ pumps?, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52(7), 1324–1344, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.02.005>
- Locarnini, R. A., Mishonov, A. V., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Garcia, H. E., Baranova, O. K., Zweng, M. M., Paver, C. R., Reagan, J. R., Johnson, D. R., Hamilton, M., and D. Seidov (2013). World Ocean Atlas 2013, Volume 1: Temperature.S. Levitus, Ed.; A. Mishonov, Technical Ed.; NOAA Atlas NESDIS 73, 40 pp. publication doi:10.7289/V55X26VD, dataset doi:10.7289/V5F769GT.
- Loisel, H., Bosc, E., Stramski, D., Oubelkheir, K., and P. Y. Deschamps (2001). Seasonal variability of the backscattering coefficient in the Mediterranean Sea based on Satellite SeaWiFS imagery, *Geophysical Research letters*, 28 (22), 4203–4206, <https://doi.org/10.1029/2001GL013863>.
- Loisel, H., Nicolas, J. M., Deschamps, P. Y., and R. Frouin (2002). Seasonal and inter-annual variability of particulate organic matter in the global ocean, *Geophysical Research letters*, 29 (24), 2196, doi:10.1029/2002GL015948.

- Loisel, H., Mériaux, X., Berthon, J. F., and A. Poteau (2007). Investigation of the optical backscattering to scattering ratio of marine particles in relation to their biogeochemical composition in the eastern English Channel and southern North Sea, *Limnology and Oceanography*, 52(2), 739–752, <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0739>.
- Loisel, H., Stramski, D., Dessailly, D., Jamet, C., Li, L., and R.A. Reynolds, (2018). An inverse model for estimating the optical absorption and backscattering coefficients of seawater from remote-sensing reflectance over a broad range of oceanic and coastal marine environments, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123, 2141–2171. <https://doi.org/10.1002/2017JC013632>.
- Luo, Y. W., Doney, S. C., Anderson, L. A., Benavides, M., Berman-Frank, I., Bode, A., Bonnet, S., Boström, K. H., Böttjer, D., Capone, D. G., Carpenter, E. J., Chen, Y. L., ... and J. P. Zehr (2012). Database of diazotrophs in global ocean: abundance, biomass and nitrogen fixation rates, *Earth system science data journal*, 4, 47–73, <https://doi.org/10.5194/essd-4-47-2012>.
- Mague, T. H., Mague, F. C., and O. Holm-Hansen (1977). Physiology and chemical composition of nitrogen fixing phytoplankton in the central North Pacific Ocean, *Marine Biology*, 41, 213.
- Mahowald, N. M., Baker, A. R., Bergametti, G., Brooks, N., Duce, R. A., Jickells, T. D., ... and I. Tegen (2005). Atmospheric global dust cycle and iron inputs to the ocean, *Global biogeochemical cycles*, 19(4), <https://doi.org/10.1029/2004GB002402>.
- Marchesiello. P and J. H. Middleton (2000). Modeling the East Australian Current in the Western Tasman Sea, *Journal of Physical Oceanography*, 30, 2956–2971, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2001\)031%3C2956:MTEACI%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2001)031%3C2956:MTEACI%3E2.0.CO;2).
- Marra, J. (2004). The compensation irradiance for phytoplankton in nature, *Geophysical Research Letters*, 31(6), <https://doi.org/10.1029/2004GL019664>.
- Marra, J. F., Lance, V. P., Vaillancourt, R. D., and B. R. Hargreaves (2014). Resolving the ocean's euphotic zone, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 83, 45–50, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.09.005>.
- Martinez-Vicente, V., Tilstone, G. H., Sathyendranath, S., Miller, P. I., and S. B. Groom (2012). Contributions of phytoplankton and bacteria to the optical backscattering coefficient over the Mid-Atlantic Ridge, *Marine Ecology Progress Series*, 445, 37–51, <https://doi.org/10.3354/meps09388>.
- Martinez-Vicente, V., Dall'Olmo, G., Tarhan, G., Boss, E., and S. Sathyendranath (2013). Optical backscattering is correlated with phytoplankton carbon across the Atlantic Ocean, *Geophysical Research letters*, 40, 1–5, <https://doi.org/10.1002/grl.50252>.
- Martiny, A. C., Huang, Y., and W. Li (2009). Occurrence of phosphate acquisition genes in Prochlorococcus cells from different ocean regions, *Environmental Microbiology*, 11(6), 1340–1347, <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01860.x>.
- Martiny, A. C., Pham, C. T., Primeau, F. W., Vrugt, J. A., Moore, J. K., Levin, S. A., and M. W. Lomas, (2013). Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter, *Nature Geoscience*, 6(4), 279, <https://doi.org/10.1038/ngeo1757>.
- Martiny, A. C., Vrugt, J. A. and M. W. Lomas (2014). Concentrations and ratios of particulate organic carbon, nitrogen, and phosphorus in the global ocean, *Nature, Scientific Data*, <https://doi.org/10.1038/sdata.2014.48>.
- McGillicuddy, D. J., Anderson, L. A., Bates, N. R., Bibby, T., Buesseler, K. O., Carlson, C. A., ... and D. A. Hansell. (2007). Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science*, 316(5827), 1021–1026, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1136256>.
- Menzel, D. W. and J. H. Ryther (1964). The composition of particulate organic matter in the western north Atlantic, *Limnology and Oceanography*, 9, 179–186, <https://doi.org/10.4319/lo.1964.9.2.0179>.
- Michaels, A. F., Olson, D., Sarmiento, J. L., Ammerman, J. W., Fanning, K., Jahnke, R., ... and J. M. Prospero (1996). Inputs, losses and transformations of nitrogen and phosphorus in the pelagic North Atlantic Ocean, *Biogeochemistry*, 35(1), 181–226.

- Mignot, A., Claustre, H., D'Ortenzio, F., Xing, X., Poteau, A., and J. Ras (2011). From the shape of the vertical profile of in vivo fluorescence to Chlorophyll-a concentration, *Biogeosciences*, 8(8), 2391–2406, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-2391-2011>.
- Mignot, A., Claustre, H., Uitz, J., Poteau, A., D'Ortenzio, F., and X. Xing (2014). Understanding the seasonal dynamics of phytoplankton biomass and the deep chlorophyll maximum in oligotrophic environments: A Bio-Argo float investigation, *Global Biogeochemical Cycles*, 28, 1–21, <https://doi.org/10.1002/2013GB004781>.
- Mills, M. M., Ridame, C., Davey, M., La Roche, J., and R. J. Geider (2004). Iron and phosphorus co-limit nitrogen fixation in the eastern tropical North Atlantic, *Nature*, 429(6989), 292, <https://doi.org/10.1038/nature02550>.
- Mills, M. M., and K. R. Arrigo (2010). Magnitude of oceanic nitrogen fixation influenced by the nutrient uptake ratio of phytoplankton, *Nature Geoscience*, 3(6), 412, <https://doi.org/10.1038/ngeo856>.
- Mobley, C. D. (1994). *Light and water: radiative transfer in natural waters*, Academic press.
- Mobley, C. D. (1995). The optical properties of water, *Handbook of optics*, 1, 43–43.
- Moisander, P. H., Benavides, M., Bonnet, S., Berman-Frank, I., White, A. E., and L. Riemann (2017). Chasing after non-cyanobacterial nitrogen fixation in marine pelagic environments, *Frontiers in Microbiology*, 8, 1736, <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01736>.
- Montoya, J. P., Voss, M., Kahler, P., and D. G. Capone (1996). A Simple, High-Precision, High-Sensitivity Tracer Assay for N ($\text{inf}2$) Fixation, *Appl. Environ. Microbiol.*, 62(3), 986–993.
- Moore, C. M., Mills, M. M., Arrigo, K. R., Berman-Frank, I., Bopp, L., Boyd, P. W., ... and T. D. Jickells (2013). Processes and patterns of oceanic nutrient limitation, *Nature geoscience*, 6(9), 701, <https://doi.org/10.1038/ngeo1765>.
- Moran, S. B., Charette, M. A., Pike, S. M., and C. A. Wicklund. (1999). Differences in seawater particulate organic carbon concentration in samples collected using small-and large-volume methods: the importance of DOC adsorption to the filter blank, *Marine Chemistry*, 67(1-2), 33–42, [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(99\)00047-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(99)00047-X).
- Morel, A., and L. Prieur (1977). Analysis of variations in ocean color, *Limnology and oceanography*, 22(4), 709–722, <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.4.0709>.
- Morel, A. (1988). Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters), *Journal of geophysical research: oceans*, 93(C9), 10749–10768, <https://doi.org/10.1029/JC093iC09p10749>.
- Morel, A., and J. F. Berthon (1989). Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications, *Limnology and oceanography*, 34(8), 1545–1562, <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.8.1545>.
- Morel, A., and Y. H. Ahn (1991). Optics of heterotrophic nanoflagellates and ciliates: A tentative assessment of their scattering role in oceanic waters compared to those of bacterial and algal cells, *Journal of Marine Research*, 49(1), 177–202, <https://doi.org/10.1357/002224091784968639>.
- Morel, A. (1996). An ocean flux study in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic situations: the EUMELI program: EUMELI Program, *Deep-sea research. Part 1. Oceanographic research papers*, 43(8), 1185–1190.
- Morel, A., and S. Maritorena (2001). Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C4), 7163–7180, <https://doi.org/10.1029/2000JC000319>.
- Morel, A., Claustre, H., and B. Gentili (2010). The most oligotrophic subtropical zones of the global ocean: Similarities and differences in terms of chlorophyll and yellow substance, *Biogeosciences*, 7(10), 3139–3151, <https://doi.org/10.5194/bg-7-3139-2010>.
- Morin, E. (1990). Introduction à la pensée complexe, *Éditions du Seuil*.
- Moutin, T., and P. Raimbault (2002). Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise), *Journal of marine systems*, 33,

- 273–288, [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00062-3](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00062-3).
- Moutin, T., Van Den Broeck, N., Beker, B., Dupouy, C., Rimmelin, P. and A. Le Bouteiller (2005). Phosphate availability controls trichodesmium spp. in the SW Pacific Ocean, *Marine Ecology*, 297, 15–21, <http://dx.doi.org/10.3354/meps297015>.
- Moutin, T., Karl, D. M., Duhamel, S., Rimmelin, P., Raimbault, P., Van Mooy, B. A. S. and H. Claustre (2008). Phosphate availability and the ultimate control of new nitrogen, *Biogeosciences*, 5, 95–109, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-5-95-2008>.
- Moutin, T., Wambeke, F. V., and L. Prieur (2012). Introduction to the Biogeochemistry from the Oligotrophic to the Ultraoligotrophic Mediterranean (BOUM) experiment, *Biogeosciences*, 9(10), 3817–3825, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-9-3817-2012>.
- Moutin, T., Doglioli, A. M., De Verneil, A., and S. Bonnet (2017). The Oligotrophy to the UlTra Oligotrophy PACific Experiment (OUTPACE cruise, Feb. 18 to Apr. 3, 2015), *Biogeosciences*, 14, 3207–3220, <https://doi.org/10.5194/bg-14-3207-2017>.
- Moutin, T., Wagener, T., Caffin, M., Fumenia, A., Gimenez, A., Baklouti, M., Bouruet-Aubertot, P., Pujo-Pay, D., Leblanc, K., Lefevre, M., Helias Nunige, S., Leblond, N., Grossot, O. and A. de Verneil (2018). Nutrient availability and the ultimate control of the biological carbon pump in the Western Tropical South Pacific Ocean, *Biogeosciences*, 15, 296–2989, <https://doi.org/10.5194/bg-15-2961-2018>.
- Murphy, J. and J. Riley (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, *Analytica chimica acta*, 27, 31–36, [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5).
- Naqvi, S. W. A., and R. Sen Gupta (1985). 'NO', a useful tool for the estimation of nitrate deficits in the Arabian Sea, *Deep Sea Research, Part A*, 32, 665–674, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(85\)90071-8](https://doi.org/10.1016/0198-0149(85)90071-8).
- Nicholson, D., Emerson, S., and C. C. Eriksen (2008). Net community production in the deep euphotic zone of the subtropical North Pacific gyre from glider surveys. *Limnology and Oceanography*, 53(5part2), 2226–2236, https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.5_part_2.2226.
- O'Connor, B. M., Fine, R. A., Maillet, K. A., and D. B. Olson (2002). Formation rates of subtropical underwater in the Pacific Ocean, *Deep-Sea Research*, 40, 1571–1590, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00087-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00087-0).
- Olsen, A., Key, R. M., van Heuven, S., Lauvset, S. K., Velo, A., Lin, X., ... and S. Jutterström (2016). The Global Ocean Data Analysis Project version 2 (GLODAPv2)—an internally consistent data product for the world ocean, *Earth System Science Data (Online)*, 8(2), <https://doi.org/10.5194/essd-8-297-2016>.
- Organelli, E., Claustre, H., Bricaud, A., Schmechtig, C., Poteau, A., Xing, X., ... and V. Vellucci (2016). A novel near-real-time quality-control procedure for radiometric profiles measured by Bio-Argo floats: protocols and performances, *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 33(5), 937–951, <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-15-0193.1>.
- Oschlies, A., and V. Garçon (1998). Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean, *Nature*, 394(6690), 266, <https://doi.org/10.1038/28373>.
- Owens, W. B., and Jr. R. C. Millard (1985). A new algorithm for CTD oxygen calibration, *Journal of Physical Oceanography*, 15(5), 621–631, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1985\)015%3C0621:ANAFCO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1985)015%3C0621:ANAFCO%3E2.0.CO;2).
- Partensky, F., Hess, W. R., and D. Vaulot (1999). Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance, *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 63(1), 106–127.
- Passow, U., and C. A. Carlson (2012). The biological pump in a high CO₂ world, *Marine Ecology Progress Series*, 470, 249–271, <http://dx.doi.org/10.3354/meps09985>.
- Paytan, A., Cade-Menun, B. J., McLaughlin, K., and K. L. Faul (2003). Selective phosphorus regeneration of sinking marine particles: evidence from 31P-NMR, *Marine Chemistry*, 82, 55–70, [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(03\)00052-5](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(03)00052-5).
- Pérez, V., Fernández, E., Marañón, E., Morán, X. A. G., and M. V. Zubkov (2006). Vertical distribution of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic subtropical gyres, *Deep Sea Research*

- Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(10), 1616–1634, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.07.008>.
- Polovina, J. J., Howell, E. A., and M. Abecassis (2008). Ocean's least productive waters are expanding, *Geophysical Research Letters*, 35(3), <https://doi.org/10.1029/2007GL031745>.
- Pujo-Pay, M., and P. Raimbault (1994). Improvement of the wet-oxidation procedure for simultaneous determination of particulate organic nitrogen and phosphorus collected on filters, *Marine Ecology Program Series*, 105, 203–207.
- Qu, T., and E. J. Lindstrom (2002). A Climatological Interpretation of the Circulation in the Western South Pacific, *Journal of Physical Oceanography*, 32, 2492–2508, <https://doi.org/10.1175/1520-0485-32.9.2492>.
- Qu, T., Fine, R. A., and S. Gao (2013). Subduction of South Pacific Tropical Water and Its Equatorward Pathways as Shown by a Simulated Passive Tracer, *American Meteorological Society*, 43, 1551–1565, <https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-0180.1>.
- Rafter, P. A., Sigman, D. M., Charles, C. D., Kaiser, J., and G. H. Haug (2012). Subsurface tropical Pacific nitrogen isotopic composition of nitrate: Biogeochemical signals and their transport, *Global Biogeochemical Cycles*, 26(1), <https://doi.org/10.1029/2010GB003979>.
- Raimbault, P., and G.S. Slawyk (1991). A semiautomatic, wet-oxidation method for the determination of particulate organic nitrogen collected on filters, *Limnology and Oceanography: Methods*, 36, 405–408, <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.2.0405>.
- Raimbault, P., Diaz, F., Pouvesle, W., and B. Boudjellal (1999). Simultaneous determination of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus collected on filters, using a semi-automatic wet-oxidation method, *Marine Ecology Progress Series*, 180, 289–195, <https://doi:10.3354/meps180289>.
- Raimbault, P., Garcia, N., and F. Cerutti (2008). Distribution of inorganic and organic nutrients in the South Pacific Ocean – evidence for long-term accumulation of organic matter in nitrogen-depleted waters, *Biogeosciences*, 5, 281–298, <https://doi.org/10.5194/bg-5-281-2008>.
- Raimbault, P., and N. Garcia (2008). Evidence for efficient regenerated production and dinitrogen fixation in nitrogen-deficient waters of the South Pacific Ocean: impact on new and export production estimates, *Biogeosciences*, 5(2), 323–338, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-5-323-2008>.
- Ras, J., Claustre, H., and J. Uitz (2008). Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data, *Biogeosciences*, 5(2), 353–369, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-5-353-2008>.
- Redfield, A. C. (1934). On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton, *James Johnstone memorial volume*, 176–192.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., and F. A. Richards (1963). The influence of organisms on the composition of seawater, *The sea*, 2, 26–77.
- Reid, J. L. (1982). Evidence of an effect of heat flux from the East Pacific Rise upon the characteristics of the mid-depth waters, *Geophysical Research Letters*, 9, 381–384, <https://doi.org/10.1029/GL009i004p00381>.
- Reynolds, R. A., Stramski, D., and B. G. Mitchell (2001). A chlorophyll-dependent semi analytical model derived from field measurements of absorption and backscattering coefficients within the Southern Ocean, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106, 7125–7138, <https://doi.org/10.1029/1999JC000311>.
- Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C., and W. Wang (2002). An Improved In Situ and Satellite SST Analysis for Climate, *Journal of Climate*, 15, 1609–1625, [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2002\)015%3C1609:AIISAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015%3C1609:AIISAS%3E2.0.CO;2).
- Ridgway, K. R., and J. R. Dunn (2003). Mesoscale structure of the mean East Australia Current System and its relationship with topography, *Progress in Oceanography*, 56, 189–222, [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00004-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00004-1).
- Riser, S. C., and K. S. Johnson (2008). Net production of oxygen in the subtropical ocean, *Nature*, 451(7176),

- 323, <https://doi.org/10.1038/nature06441>.
- Roemmich, D. and B. Cornuelle (1992). The Subtropical Mode Water of the South Pacific Ocean, *Journal of physical oceanography*, 22, 1178–1187, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1992\)022%3C1178:TSMWOT%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1992)022%3C1178:TSMWOT%3E2.0.CO;2).
- Roemmich, D., Boebel, O., Desaubies, Y., Freeland, H., King, B., LeTraon, P. Y., ... and K. Takeuchi (1999). Argo: The global array of profiling floats, *CLIVAR Exchanges*, 13(4 (3)), 4–5.
- Roemmich, D., Johnson, G. C., Riser, S., Davis, R., Gilson, J., Owens, W. B., ... and M. Ignaszewski (2009). The Argo Program: Observing the global ocean with profiling floats, *Oceanography*, 22(2), 34–43.
- Roemmich, D., et al. (2019). On the Future of Argo: A Global, Full-Depth, Multi-Disciplinary Array, *Frontiers in Marine Science*, 6, 439, <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2019.00439>.
- Roesler, C., Uitz, J., Claustre, H., Boss, E., Xing, X., Organelli, E., Briggs, N., Bricaud, A., Schmechtig, C., Poteau, A., D'Ortenzio, F., Ras, J., Drapeau, S., Haëntjens, N. and M. Barbier (2017). Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers: A global analysis of WET Labs ECO sensors, *Limnology and Oceanography: Methods*, 15(6), 572–585, <https://doi.org/10.1002/lom3.10185>.
- Rousselet, L., de Verneil, A., Doglioli, A. M., Petrenko, A. A., Duhamel, S., Maes, C., and B. Blanke (2018). Large-to submesoscale surface circulation and its implications on biogeochemical/biological horizontal distributions during the OUTPACE cruise (southwest Pacific), *Biogeosciences*, 15(8), <http://dx.doi.org/10.5194/bg-15-2411-2018>.
- Rumelhart D. E., Hinton G. E. and R. J. Williams (1988). Learning representations by back-propagating errors, *Cognitive modeling*, 5.
- Ryther, J. H., and W. M. Dunstan (1971). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment, *Science*, 171(3975), 1008–1013, <http://dx.doi.org/10.1126/science.171.3975.1008>.
- Ryther, J. H. (1956). Photosynthesis in the Ocean as a Function of Light Intensity, *Limnology and Oceanography*, 1(1), 61–70, <https://doi.org/10.4319/lo.1956.1.1.0061>.
- Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C. S., Wallace, D. W. R., Tilbrook, B., Millero, F. J., Peng, T.-H., Kozyr, A., Ono, T., and A. F. Rios (2004a). The oceanic sink for anthropogenic CO₂, *Science*, 305, 367–371, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1097403>.
- Sabine, C., Key, R. M., Kozyr, A., Feely, R. A., Wanninkhof, R., Millero, F. J., Peng, T. H., Bullister, J. L., and K. Lee (2005). Global Ocean Data Analysis Project (GLODAP): Results and Data, ORNL/CDIAC-145, NDP-083, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U. S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- Sackmann, B. S., Perry, M. J., and C. C. Eriksen (2008). Seaglider observations of variability in daytime fluorescence quenching of chlorophyll-a in Northeastern Pacific coastal waters, *Biogeosciences Discuss.* 5(4), 2839–2865.
- Sañudo-Wilhelmy, S. A., Kustka, A. B., Gobler, C. J., Hutchins, D. A., Yang, M., Lwiza, K., ... and E. J. Carpenter (2001). Phosphorus limitation of nitrogen fixation by Trichodesmium in the central Atlantic Ocean, *Nature*, 411(6833), 66, <https://doi.org/10.1038/35075041>.
- Sarmiento, J. L., Gruber, N., Brzezinski, M. A., and J. P. Dunne (2004). High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity, *Nature*, 427(6969), 56, <https://doi.org/10.1038/nature02127>.
- Sarmiento, J. L., and N. Gruber (2006). Biochemical dynamics of ocean, Princeton University Press, 173–197.
- Sauzède, R., Bittig, H.C., Claustre, H., Pasqueron de Fommervault, O., Gattuso, J.P., Legendre, L. and K.S. Johnson (2017). Estimates of Water-Column Nutrient Concentrations and Carbonate System Parameters in the Global Ocean: A Novel Approach Based on Neural Networks, *Frontiers in Marine Sciences*, 4, 128, <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00128>.
- Scharek, R., Latasa, M., Karl, D. M., and R. R. Bidigare (1999). Temporal variations in diatom abundance and

- downward vertical flux in the oligotrophic North Pacific gyre, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 46, 1051–1075, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(98\)00102-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00102-2).
- Schmechtig, C., Claustre, H., Poteau, A. and F. D'Ortenzio (2018). Bio-Argo quality control manual for the Chlorophyll-A concentration.
- Schmechtig, C., Boss E., Briggs N., Claustre H., Dall'Olmo G., and A. Poteau (2019). BGC Argo quality control manual for particles backscattering.
- Schneider, B., Schlitzer, R., Fischer, G., and E. M. Nöthig (2003). Depth-dependent elemental compositions of particulate organic matter (POM) in the ocean, *Global Biogeochemical Cycles*, 17, 2, 1032, doi:10.1029/2002GB001871.
- Schneider, W., Fuenzalida, R., Rodriguez-Rubio, E. and J. C. Garcés-Vargas (2003). Characteristics and formation of Eastern South Pacific Intermediate Water, *Geophysical Research letters*, 30(11), 1581, <https://doi.org/10.1029/2003GL017086>.
- Shulenberger, E., and J. L. Reid (1981). The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum, and primary productivity, reconsidered, *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28(9), 901–919, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(81\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0198-0149(81)90009-1).
- Siegel, D. A., Maritorena, S., Nelson, N. B., and M. J. Behrenfeld (2005). Independence and interdependencies among global ocean color properties: Reassessing the bio-optical assumption, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110(C7), <https://doi.org/10.1029/2004JC002527>.
- Siegel, D. A., Behrenfeld, M. J., Maritorena, S., McClain, C. R., Antoine, D., Bayley, S. W., Bontempi, P. S., Boss, E. S., Dierssen, H. M., Doney, S. C., Eplee Jr, R. E., Evans, R. H., Feldman, G. C., Fields, A., Franz, B. A., Kuring, N. A., Mengelt, C., Nelson, N. B., Patt, F. S., Robinson, W. D., Sarmiento, J. L., Swan, C. M., Werdell, P. J., Westberry, T. K., Wilding, J. G., and J. A. Yoder (2013). Regional to global assessments of phytoplankton dynamics from the SeaWiFS mission, *Remote Sensing Environment*, 135, 77–91, <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.03.025>.
- Sigman, D. M., and E. A. Boyle (2000). Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide, *Nature*, 407(6806), <https://doi.org/10.1038/35038000>.
- Singh, A., Lomas, M. W., and N. R. Bates (2013). Revisiting N₂ fixation in the North Atlantic Ocean: Significance of deviations from the Redfield Ratio, atmospheric deposition and climate variability, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 93, 148–158, <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.04.008>.
- Singh, A., Bach, L. T., Fischer, T., Hauss, H., Kiko, R., Paul, A. J., ... and U. Riebesell (2017). Niche construction by non-diazotrophs for N₂ fixers in the eastern tropical North Atlantic Ocean, *Geophysical Research Letters*, 44(13), 6904–6913, <https://doi.org/10.1002/2017GL074218>.
- Smith, I. E. M., Ward, G. K. and W. R. Amrose (1977). Geographic distribution and the characterization on volcanic glasses? *Archaeology and Physical Anthropology in Oceanica*, 12(3), 173–201.
- Sohm, J. A., Webb, E. A., and D. G. Capone (2011). Emerging patterns of marine nitrogen fixation, *Nature reviews, Microbiology*, 9, <https://doi.org/10.1038/nrmicro2594>.
- Sokolov, S., and S. Rintoul (2000). Circulation and water masses of the southwest Pacific: WOCE Section P11, Papua New Guinea to Tasmania, *Journal of Marine Research*, 58, 223–268, <https://doi.org/10.1357/002224000321511151>.
- Sprintall, J., and M. Tomczak (1993). On the formation of Central Water and thermocline ventilation in the southern hemisphere, *Deep-Sea Research part 1*, 40(4), 827–844, [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90074-D](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90074-D).
- Steele, J. H. (1956). Plant production on the Fladen Ground, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 35(1), 1–33.
- Steele, J. H. (1962). Environmental control of photosynthesis in the sea, *Limnology and oceanography*, 7(2), 137–150.
- Steele, J. H. (1964). *A study of production in the Gulf of Mexico*, Miami Univ. Fla. Marine Lab.

- Stramma, L., Peterson R. G., and T. Tomczak (1995). The South Pacific Current, *Journal of Physical Oceanography*, 25, 77–91, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1995\)025%3C0077:TSPC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1995)025%3C0077:TSPC%3E2.0.CO;2).
- Stramska, M., D. Stramski, R. Hapter, S. Kaczmarek, and J. Ston (2003). Bio-optical relationships and ocean color algorithms for the north polar region of the Atlantic, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C5), 3143, doi:10.1029/2001JC001195.
- Stramska, M. (2009). Particulate organic carbon in the global ocean derived from SeaWiFS ocean color, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56(9), 1459–1470, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.04.009>.
- Stramski, D. (1999). Refractive index of planktonic cells as a measure of cellular carbon and chlorophyll a content, *Deep-Sea Research Part I*, 46, 335–351, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(98\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00065-X).
- Stramski, D., Boss, E., Bogucki, D., and K. J. Voss (2004). The role of seawater constituents in light backscattering in the ocean, *Progress in Oceanography*, 61(1), p.27–56, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.07.001>.
- Stramski, D., Reynolds, R. A., Babin, M., Kaczmarek, S., Lewis, M. R., Rottgers, R., Sciandra, A., Stramska, M., Twardowski, M. S., Franz, B. A., and H. Claustre (2008). Relationships between the surface concentration of particulate organic carbon and optical properties in the eastern South Pacific and eastern Atlantic Oceans, *Biogeosciences*, 5, 171–201, <https://doi.org/10.5194/bg-5-171-2008>.
- Sullivan, J., Twardowski, M., Ronald, S., Zaneveld, J. V., and C. C. Moore (2013). Measuring optical backscattering in water. In A. A. Kokhanovsky (Ed.), *Light scattering reviews* 7, 189–224. Berlin, Germany: Springer.
- Suzuki, T., Ishii, M., Aoyama, M., Christian, J. R., Enyo, K., Kawano, T., ... and A. Murata (2013). PACIFICA Data Synthesis Project, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- Takahashi, T., Broecker, W. S., and S. Langer (1985). Redfield ratio based on chemical data from isopycnal surfaces, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 90(C4), 6907–6924, <https://doi.org/10.1029/JC090iC04p06907>.
- Takahashi, T., Sutherland, S. C., Sweeney, C., Poisson, A., Metzl, N., Tilbrook, B., ... and J. Olafsson (2002). Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49, 1601–1622, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00003-6).
- Talley, L. D., Pickard, G. L., Emery, W. J. and J. H. Swift (2011). Descriptive Physical Oceanography, Elsevier Press, 333–362.
- Tanhua, T., Olsen, A., Hoppe, M., Jutterström, S., Schirnick, C., van Heuven, S., Velo, A., Lin, X., Kozyr, A., ... and R. Key (2009). CARINA Data Synthesis Project, ORNL/CDIAC-157, NDP-091, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U. S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- Taylor, A. H., Geider, R. J., and F. J. Gilbert (1997). Seasonal and latitudinal dependencies of phytoplankton carbon-to-chlorophyll a ratio: results of a modelling study, *Marine Ecology Progress Series*, 152, 51–66, <http://dx.doi.org/10.3354/meps152051>.
- Telszewski M., Chazottes A., Schuster U., Watson A., Moulin C., Bakker D., Gonzalez-Davila M., Johannessen T., Kortzinger A., Luger H., Olsen A., Omar A., Padin X., Rios A., Steinhoff T., Santana-Casiano M., Wallace D., and R. Wanninkhof (2009). Estimating the monthly pCO₂ distribution in the north Atlantic using a self-organizing neural network, *Biogeosciences*, 6, 1405–142, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-6-1405-2009>.
- Thomalla, S. J., Moutier, W., Ryan-Keogh, T. J., Gregor, L., and J. Schütt (2017). An optimized method for correcting fluorescence quenching using optical backscattering on autonomous platforms, *Limnology and Oceanography: Methods*, 16, 132–144, <https://doi.org/10.1002/lom3.10234>.
- Thomas, W. H. (1970). On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton: photosynthetic

- parameters in poor and rich water, *Limnology and Oceanography*, 15(3), 380–385, <https://doi.org/10.4319/lo.1970.15.3.0380>.
- Thuan, T. X. (1998). Le chaos et l'harmonie, *Folio Essais*.
- Tomczak, M. and D. Hao (1989). Water masses in the thermocline of the Coral Sea, *Deep-Sea Research*, 10, 1503–1514, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90054-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90054-X).
- Tomczak, M. and J. S. Godfrey (1994). Regional Oceanography: an introduction. (pdf version 1.1, <http://www.cmima.csic.es/mirror/mattom/regoc/pdfversion.html>), pp.105-156.
- Tomczak, M. (1999). Some historical, theoretical and applied aspects of quantitative water mass analysis, *Journal of Marine Research*, 57, 275–303, <https://doi.org/10.1357/002224099321618227>.
- Tsubouchi, T., Suga, T., and K. Hanawa (2006). Three Types of South Pacific Subtropical Mode Waters: Their Relation to the Large-Scale Circulation of the South Pacific Subtropical Gyre and Their Temporal Variability, *Journal of Physical Oceanography*, 37, 2478–2490, <https://doi.org/10.1175/JPO3132.1>.
- Tsuchiya, M. (1981). The origin of the Pacific equatorial 13 C water, *Journal of Physical Oceanography*, 11(6), 794–812, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1981\)011%3C0794:TOOTPE%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1981)011%3C0794:TOOTPE%3E2.0.CO;2).
- Van de Waal, D. B., Verschoor, A. M., Verspagen, J. M., van Donk, E., and J. Huisman (2010). Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 145–152, <https://doi.org/10.1890/080178>.
- Vernadsky, V. (1926). Biosfera (The Biosphere) Hoshymyzdat, Leningrad (in Russian).
- Villareal, T. A., and E. J. Carpenter (2003). Buoyancy regulation and the potential for vertical migration in the oceanic cyanobacterium *Trichodesmium*, *Microbial ecology*, 45(1), 1–10.
- Wagener, T., Guieu, C., Losno, R., Bonnet, S., and N. Mahowald (2008). Revisiting atmospheric dust export to the Southern Hemisphere ocean: Biogeochemical implications, *Global Biogeochemical Cycles*, 22, 2, doi:10.1029/2007GB002984.
- Walker, S. J., Weiss, R. F., and P. K. Salameh (2000). Reconstructed histories of the annual mean atmospheric mole fractions for the halocarbons CFC-11 CFC-12, CFC-113, and carbon tetrachloride, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105(C6), 14285-14296, <https://doi.org/10.1029/1999JC900273>.
- Ward, B. (2012). The global nitrogen cycle, *Fundamentals of geobiology*, 36–48.
- Weare, B. C., Strub P. T., and M. D. Samuel (1981b). Annual mean surface heat fluxes in the Tropical Pacific Ocean, *Journal of Physical Oceanography*, 11, 705–717, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1981\)011%3C0705:AMSHFI%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1981)011%3C0705:AMSHFI%3E2.0.CO;2).
- Webb, D. J (2000). Evidence for Shallow Zonal Jets in the South Equatorial Current Region of the Southwest Pacific, *Journal of physical oceanography*, 30, 706–720, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2000\)030%3C0706:EFSZJI%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2000)030%3C0706:EFSZJI%3E2.0.CO;2).
- Weber, T., and C. Deutsch (2012). Oceanic nitrogen reservoir regulated by plankton diversity and ocean circulation, *Nature*, 489(7416), 419, <https://doi.org/10.1038/nature11357>.
- Weiss, R. F. (1970). The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater, In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 17(4), 721–735, [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(70\)90037-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(70)90037-9)
- Werdell, P. J., Franz, B. A., Bailey, S. W., Feldman, G. W., Boss, E., Brando, V. E., et al. (2013). Generalized ocean color inversion model for retrieving marine inherent optical properties, *Applied Optics*, 52, 2019–2037, <https://doi.org/10.1364/AO.52.002019>.
- Westberry, T. K., Dall'Olmo, G., Boss, E., Behrenfeld, M. J., T. Moutin (2010). Coherence of particulate beam attenuation and backscattering coefficients in diverse open ocean environments, *Optics Express*, 18(15), 15419-15425, <https://doi.org/10.1364/OE.18.015419>.
- White, A. E., Spitz, Y. H., Karl, D. M., and R. M. Letelier (2006). Flexible elemental stoichiometry in *Trichodesmium* spp. and its ecological implications, *Limnology and oceanography*, 51, 1777–1790, <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1777>.
- Wijffels, S. E., Toole, J. M., and R. Davis (2001). Revisiting the South Pacific subtropical circulation: A synthesis of World Ocean Circulation Experiment observations along 32° S, *Journal of Geophysical*

- Research: Oceans, 106(C9), 19481-19513, <https://doi.org/10.1029/1999JC000118>.
- Williams, P. J. leB., and N. W. Jenkinson (1982). A transportable microprocessor-controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use 1, *Limnology and Oceanography*, 27(3), 576-584, <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.3.0576>.
- Williams, P. J. leB., and D. A. Purdue (1991). In vitro and in situ derived rates of gross production, net community production and respiration of oxygen in the oligotrophic subtropical gyre of the North Pacific Ocean, *Deep-Sea Research*, 891–910, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90024-A](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90024-A).
- Williams, P. J. leB. (1993). Chemical and tracer methods of measuring plankton production, *ICES Mar. Sci. Symp.* 197, 20–36.
- Williams, P. J. leB. (1998). The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans, *Nature*, 394(6688), 55, <https://doi.org/10.1038/27878>.
- Williams, P. J. leB., Quay, P. D., Westberry, T. K., and M. J. Behrenfeld (2013). The oligotrophic ocean is autotrophic, *Annual review of marine science*, 5, 535–549, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172335>.
- Williams, R. G., Spall M. A. and J. C. Marshall (1995). Does Stommel's mixed layer “demon” work ?, *Journal of Physical Oceanography*, 25, 3089–3102, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1995\)025%3C3089:DSMLW%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1995)025%3C3089:DSMLW%3E2.0.CO;2).
- Winkler, L. W. (1888). The determination of dissolved oxygen in water, *Berlin DeutChem Gas*, 21, 2843-2855.
- Winn, C. D., Campbell, J., Christian, J. R., Letelier, R. M., Hebel, J. E., Dore, J. E., Fujieki, L., and D. M. Karl (1995). Seasonal variability in the phytoplankton community of the north pacific subtropical gyre, *Global Biogeochemical Cycles*, 9(4), 605–620, <https://doi.org/10.1029/95GB02149>.
- Wood, E. D., Armstrong, F. A. J. and F. A. Richards (1967). Determination of nitrate in the sea water by cadmium copper reduction to nitrite, *Journal of Marine Biology. Assoc.UK*, 47, 23–31, <https://doi.org/10.1017/S002531540003352X>.
- Wong, A. P., and G. C. Johnson (2003). South Pacific eastern subtropical mode water, *Journal of Physical Oceanography*, 33(7), 1493–1509, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2003\)033%3C1493:SPESMW%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2003)033%3C1493:SPESMW%3E2.0.CO;2).
- Wong, A., Keeley, R., and T. Carval (2013). Argo quality control manual, *Argo Data Management*, 1–50, <https://doi.org/10.13155/33951>.
- Worthington, L. V. (1976). On the North Atlantic Circulation, *Johns Hopkins Oceanographic Studies*, (6), 100p.
- Wu, J., Sunda, W., Boyle, E. A., and D. M. Karl (2000). Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean, *Science*, 289, 759–762, <http://dx.doi.org/10.1126/science.289.5480.759>.
- Wu, J., Chung, S. W., Wen, L. S., Liu, K. K., Chen, Y. L. L., Chen, H. Y., and D. M. Karl (2003). Dissolved inorganic phosphorus, dissolved iron, and Trichodesmium in the oligotrophic South China Sea, *Global Biogeochemical Cycles*, 17(1), 8–1, <https://doi.org/10.1029/2002GB001924>.
- Wyrtki, K. (1962a). The subsurface water masses in the western South Pacific Ocean, *Aust. J. Mar.Freshwater Res.*, 13, 18–47, <http://dx.doi.org/10.1071/MF9620018>.
- Wyrtki, K. (1962b). The oxygen minima in relation to ocean circulation, *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 9, (1-2), 11–23, [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(62\)90243-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(62)90243-7).
- Wyrtki, K. (1975). El Nino—the dynamic response of the equatorial Pacific Ocean to atmospheric forcing, *Journal of Physical Oceanography*, 5, 572–584, [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1975\)005%3C0572:ENTDRO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1975)005%3C0572:ENTDRO%3E2.0.CO;2).
- Xing, X., H. Claustre, S. Blain, F. d'Ortenzio, D. Antoine, J. Ras, and C. Guinet (2012). “Quenching correction for in vivo chlorophyll fluorescence acquired by autonomous platforms: A case study with instrumented elephant seals in the Kerguelen region (Southern Ocean), *Limnology and Oceanography: Methods*, 10(7), 483–495, <https://doi.org/10.4319/lom.2012.10.483>.
- Xing, X., Claustre, H., Uitz, J., Mignot, A., Poteau, A., and H. Wang (2014). Seasonal variations of bio-optical properties and their interrelationships observed by Bio-Argo floats in the subpolar North Atlantic,

- Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119(10), 7372–7388, <https://doi.org/10.1002/2014JC010189>.
- Xing, X., Briggs, N., Boss, E., and H. Claustre (2018). Improved correction for non-photochemical quenching of in situ chlorophyll fluorescence based on a synchronous irradiance profile, *Optics express*, 26(19), 24734–24751, <https://doi.org/10.1364/OE.26.024734>.
- Yang, B., Emerson, S. R., and S. M. Bushinsky (2017). Annual net community production in the subtropical Pacific Ocean from in situ oxygen measurements on profiling floats, *Global Biogeochemical Cycles*, 31(4), 728–744, <https://doi.org/10.1002/2016GB005545>.
- Yoshikawa, C., Makabe, A., Shiozaki, T., Toyoda, S., Yoshida, O., Furuya, K., and N. Yoshida (2015). Nitrogen isotope ratios of nitrate and N* anomalies in the subtropical South Pacific, *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 16(5), 1439–1448, <https://doi.org/10.1002/2014GC005678>.
- Yoder, J. A., McClain, C. R., Feldman, G. C., and W.E. Esaias (1993). Annual cycles of phytoplankton chlorophyll concentrations in the global ocean: A satellite view, *Global Biogeochemical Cycles*, 7(1), 181–193, <https://doi.org/10.1029/93GB02358>.
- You, Y., Ribbe, J., Karstensen, J. and J. Church (2008). Matthias Tomczak: A distinguished regional oceanographer and water-mass expert, *Progress in oceanography*, 77, 269–272, <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.007>.
- Zamora, L., Landolfi, A., Oschlies, A., Hansell, D., Dietze, H., and F. Dentener, (2010). Atmospheric deposition of nutrients and excess N formation in the North Atlantic, *Biogeosciences*, 7, 777–793, <http://dx.doi.org/10.5194/bg-7-777-2010>.
- Zaneveld, J. R. V., Roach, D. M., and H. Pak (1974). The determination of the index of refraction distribution of oceanic particulates, *Journal of Geophysical Research*, 79, 4091–4095, <https://doi.org/10.1029/JC079i027p04091>.
- Zhang, X., Hu, L., and M. X. He (2009). Scattering by pure seawater: effect of salinity, *Optics Express*, 17(7), 5698–5710, <https://doi.org/10.1364/OE.17.005698>.
- Zweng, M.M, Reagan, J.R., Antonov, J.I., Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Boyer, T.P., Garcia, H.E., Baranova, O.K., Johnson, D.R., Seidov, D., and M.M. Biddle (2013). World Ocean Atlas2013, Volume 2: Salinity. S. Levitus, Ed.;A. Mishonov, Technical Ed.;NOAA Atlas NESDIS 74, 39pp.

Annexes

7 Annexes

Sommaire

Annexe 1. Comparaison pour la même période et la même localisation entre les données de la campagne OUTPACE et les données du WOA 2013

Annexe 2. Calcul du gradient d'âge idéal pCFC-12

Annexe 3. Supporting Information for

A positive NCP associated to the subsurface chlorophyll-a maximum layer in the oligotrophic Western Tropical South Pacific: an argument to reconsider the net heterotrophic state of oligotrophic gyres

Annexe 1. Comparaison pour la même période et la même localisation entre les données de la campagne OUTPACE et les données du WOA 2013

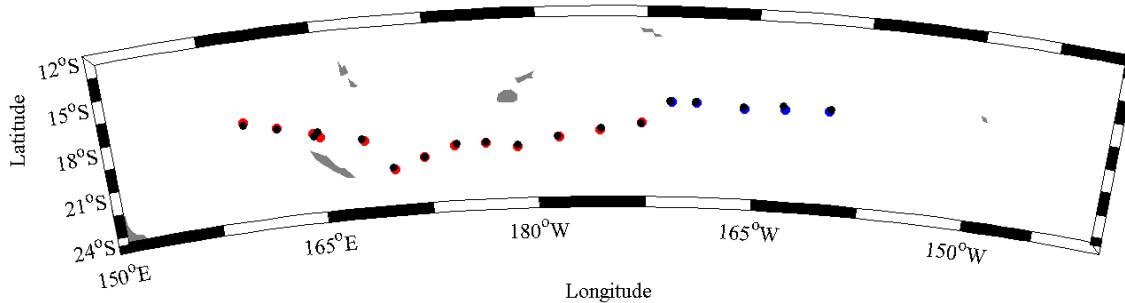


Figure S 1. Localisation des stations OUTPACE (Archipel Mélanésien = marqueurs rouges ; Gyre=marqueurs bleus) et localisation des stations du WOA 2013 (marqueurs noirs).

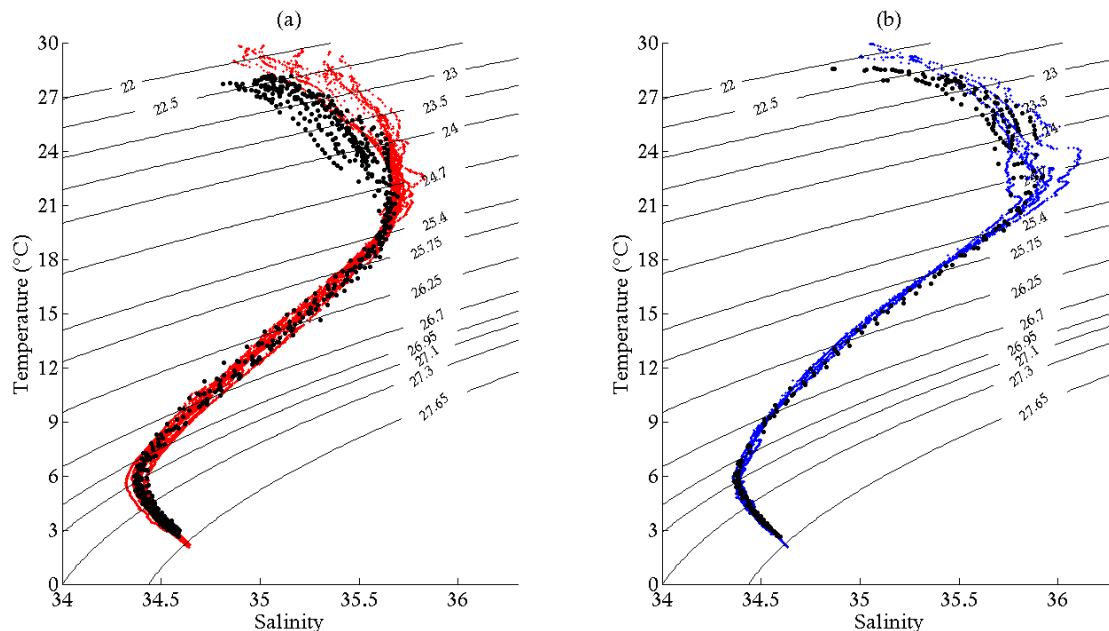


Figure S 2. (a) Comparaison des diagrammes Θ -S (Archipel Mélanésien = marqueurs rouges ; WOA 2013 = marqueurs noirs), (b) comparaison des diagrammes Θ -S (Gyre=marqueurs bleus ; WOA 2013 =marqueurs noirs). La localisation des données est présentée Figure S 1. Les données sont comparées aux mêmes périodes (mars).

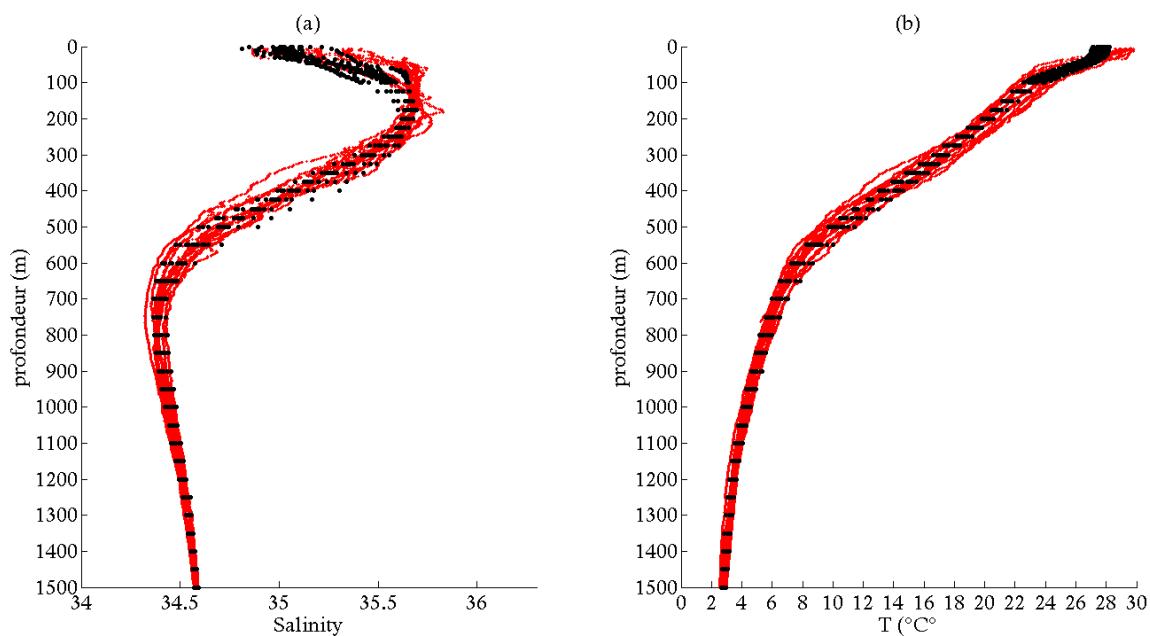


Figure S 3. (a) Salinité en fonction de la profondeur (m), (b) température ($^{\circ}$ C) en fonction de la profondeur (m) (Archipel Mélanésien = marqueurs rouges ; WOA 2013 = marqueurs noirs). La localisation des données est présentée Figure S 1. Les données sont comparées aux mêmes périodes (mars).

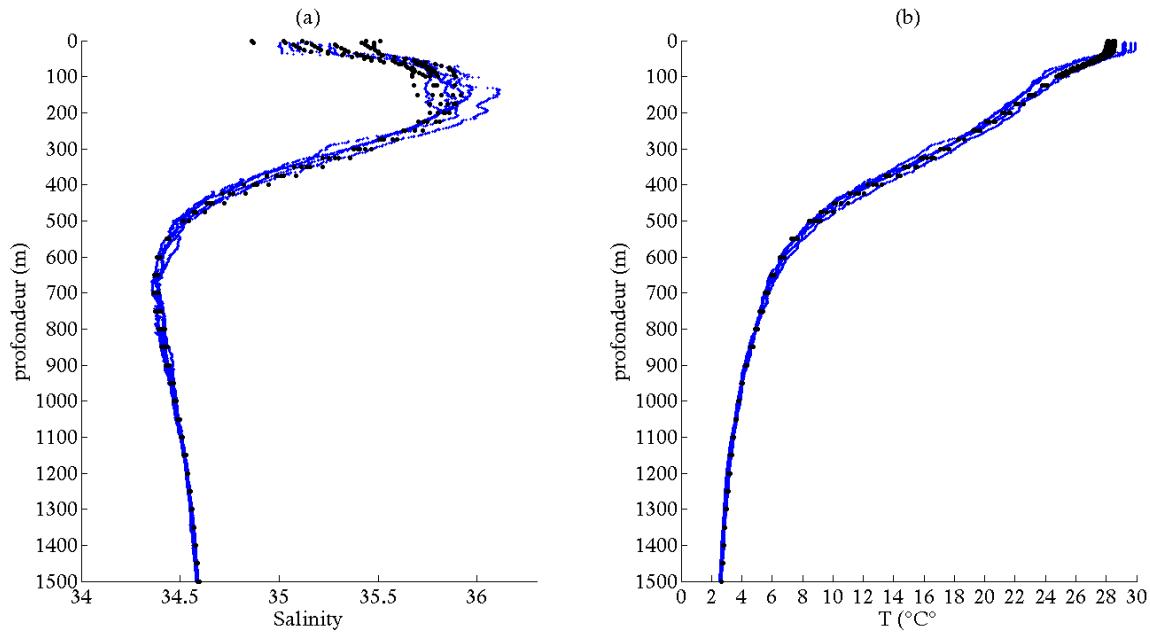


Figure S 4. (a) Salinité en fonction de la profondeur (m), (b) température ($^{\circ}$ C) en fonction de la profondeur (m) (Gyre=marqueurs bleus ; WOA 2013 =marqueurs noirs). La localisation des données est présentée Figure S 1. Les données sont comparées aux mêmes périodes (mars).

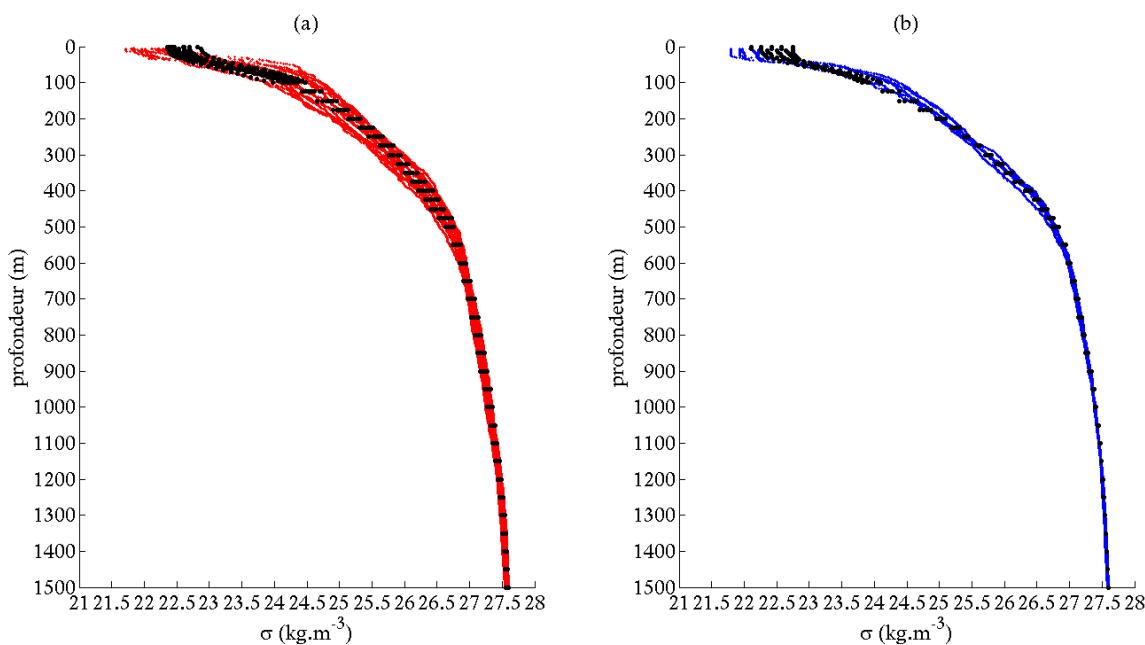


Figure S 5. (a) Anomalie de densité ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$) en fonction de la profondeur (m), (Archipel Mélanésien = marqueurs rouges ; WOA 2013 = marqueurs noirs), (b) anomalie de densité ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$) en fonction de la profondeur (m), (Gyre=marqueurs bleus ; WOA 2013 =marqueurs noirs). La localisation des données est présentée Figure S 1. Les données sont comparées aux mêmes périodes (mars).

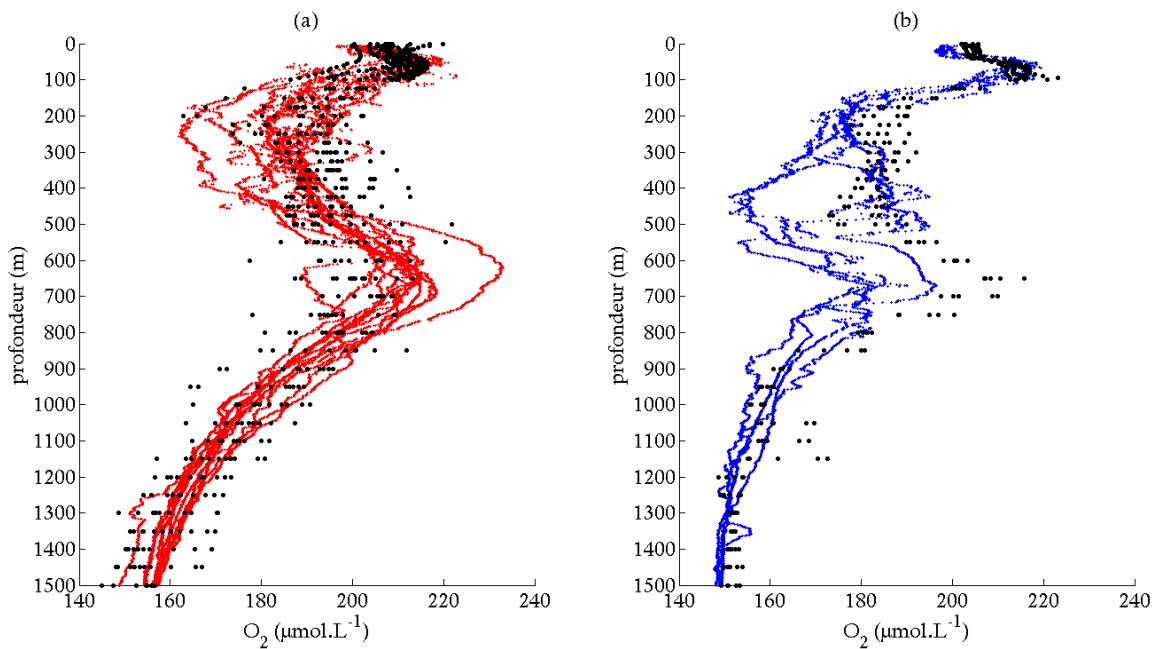


Figure S 6. (a) Concentrations en O_2 ($\mu\text{M L}^{-1}$) en fonction de la profondeur (m), (Archipel Mélanésien = marqueurs rouges ; WOA 2013 = marqueurs noirs), (b) Concentrations en O_2 ($\mu\text{M L}^{-1}$) en fonction de la profondeur (m), (Gyre=marqueurs bleus ; WOA 2013 =marqueurs noirs). La localisation des données est présentée Figure S 1. Les données sont comparées aux mêmes périodes (mars).

Annexe 2. Calcul du gradient d'âge idéal pCFC-12

Les CFC ont été produit dans la première partie du 20^{em} siècle et leurs concentrations a fortement augmenté dans l'atmosphère jusque dans les années 2000 (Figure S 7, *Walker et al.*, 2000). Ces gaz ont pu passer par échange gazeux dans l'océan et peuvent être utiliser comme un traceur de l'âge des masses d'eau.

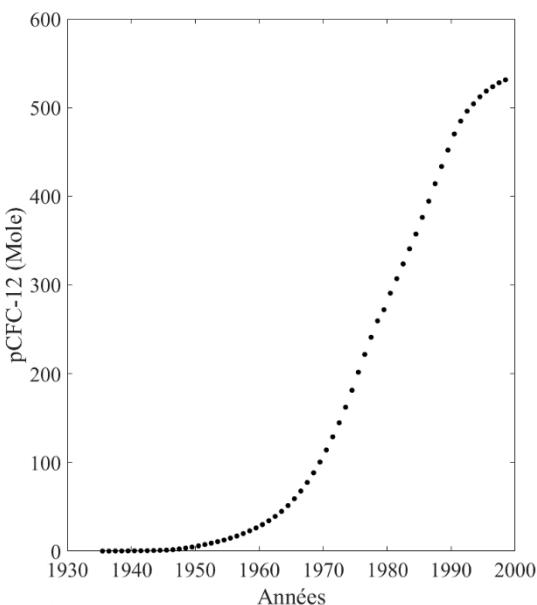


Figure S 7. Fraction molaire moyenne des concentrations atmosphériques en CFC-12 (Figure obtenue à partir de la Table 4 dans *Walker et al.* (2000)).

Les données en pCFC-12 utilisées dans notre étude proviennent des données GLODAP v2 (*WOCE name*, P21 1994) (Figure S 8). Les données en pCFC-12 dans la région de l'Archipel Mélanésien (pCFC-12_(MA)) et dans celle du gyre du Pacifique sud (pCFC-12_(SGP)) ont été converties en âge idéal pCFC-12 ($t_{(MA)}$ et $t_{(SPG)}$, en années) en faisant correspondre les concentrations en pCFC-12 obtenues à partir des données GLODAP v2 à la fraction molaire moyenne des concentrations atmosphériques en CFC-12 (*Walker et al.*, 2000)

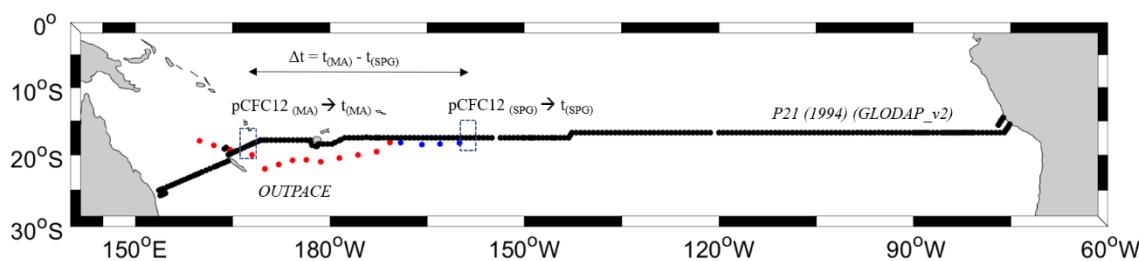


Figure S 8. Localisation de la campagne OUTPACE (marqueurs rouges= eaux de l'Archipel Mélanésien, bleus=eaux du Gyre du Pacifique sud), de la campagne P21 (marqueurs noirs). Les encadrés représentent la localisation des données en pCFC-12 utilisées pour calculer le gradient d'âge idéal (Δt).

Le gradient d'âge idéal pCFC-12 entre les deux régions (Δt) a été calculé (Équation S 1) sur chaque isopycnes (Tableau S 1).

Équation S 1

$$\Delta t = t_{(MA)} - t_{(SPG)} \quad (\text{Années})$$

Tableau S 1. Gradient d'âge pCFC12 (en années).

		Δt (années)
Isopycnes	$\sigma 24.65-\sigma 24.75$	2.3
	$\sigma 24.75-\sigma 24.85$	2.5
	$\sigma 24.85-\sigma 24.95$	2.8
	$\sigma 24.95-\sigma 25.05$	2.9
	$\sigma 25.05-\sigma 25.15$	2.9
	$\sigma 25.15-\sigma 25.25$	3.1
	$\sigma 25.25-\sigma 25.35$	3.1
Moyenne		2.8 ± 0.3

Annex 3. Supporting Information for

A positive NCP associated to the subsurface chlorophyll-a maximum layer in the oligotrophic Western Tropical South Pacific: an argument to reconsider the net heterotrophic state of oligotrophic gyres

Alain Fumenia¹, Thierry Moutin¹, Dominique Lefevre¹, Hervé Claustre² and Anne Petrenko¹.

¹Aix Marseille Univ, Universite de Toulon, CNRS, IRD, OSU PYTHEAS, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110, 13288, Marseille, Cedex 09, France

²Sorbonnes Université & CNRS, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

Table S 1. Details and equipment relative to float F_A.

	Float F _A (6901656)
Dates of measurements	03/03/2015 – 27/07/2018 (1243 days)
Deployment	19.13° S/164.29° W
Number of profiles	186
Parameters used in this study	Latitude, Longitude, Time (days), Pression (dbar), Salinity, Temperature (°C), Chla (mg m ⁻³), b _{bp} (m ⁻¹), O ₂ (μmol kg ⁻¹), PAR (mol quanta m ⁻² d ⁻¹)
Closest CTD, Stations, date	CTD 067, LDA, 02/03/2015

Table S 2. Monthly average PON^{opt} concentrations over the studied period between σ23.9 and σ24.7.

Months	PON ^{opt} (mmol m ⁻³)
August 2016	0.29 ± 0.09
September 2016	0.34 ± 0.07
October 2016	0.28 ± 0.09
November 2016	0.34 ± 0.07
December 2016	0.31 ± 0.09
January 2017	0.28 ± 0.08

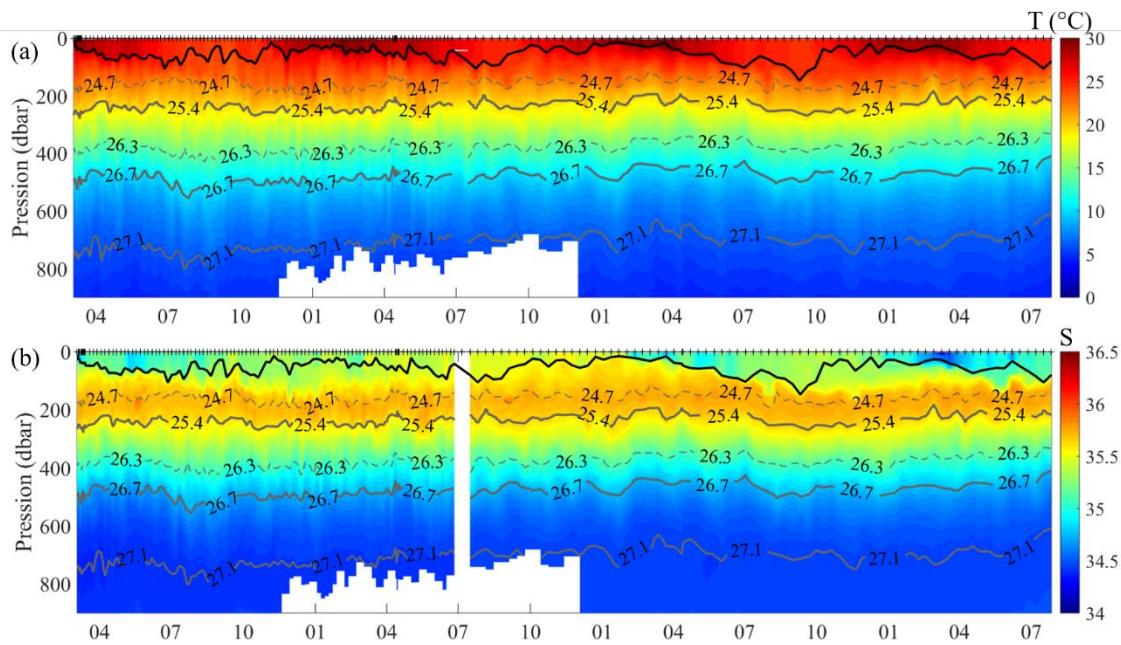


Figure S 9. (a) Potential temperature ($^{\circ}\text{C}$), (b) salinity, (c) density (kg m^{-3}) et (d) O₂ concentrations ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) measured by the float F_A between 0 and 900 dbar, (black line = MLD, grey lines = isopycnal surfaces, dashed grey lines = core of the upper and lower thermocline waters).

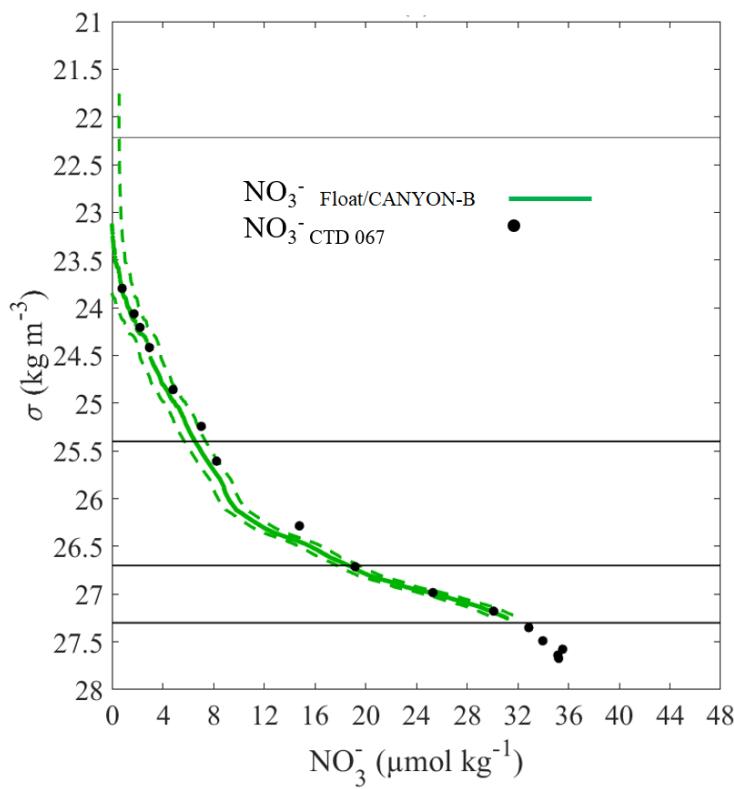


Figure S 10. Comparison between the first vertical profile of NO_3^- CANYON-B concentrations measured by floats F_A (green line) and the vertical profile of NO_3^- concentrations measured *in situ* at the closest OUTPACE CTD in time and space (black markers), depending on the density (kg m^{-3}). The green dashed lines correspond to the uncertainty.

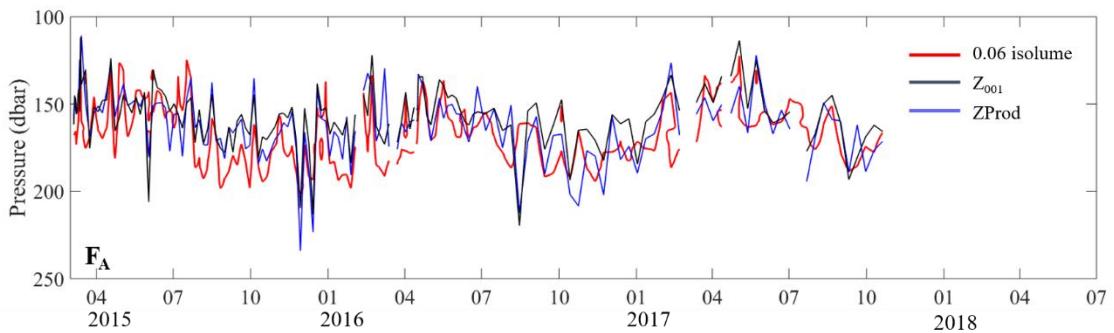


Figure S 11. Depth of the 0.06 mol quanta m⁻² d⁻¹ isolume (red line), of Z₀₀₁ (black line) and Z_{Prod} (blue line) vs. time for F_A float.

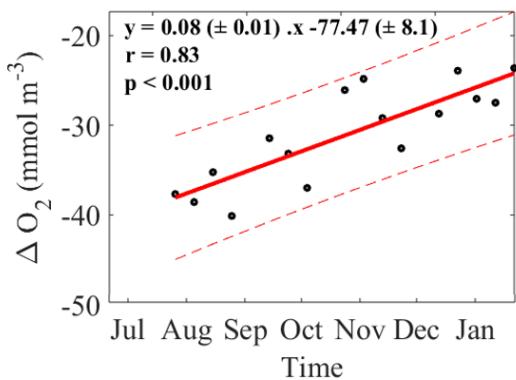


Figure S 12. Average ΔO_2 concentrations between $\sigma 23.9$ and $\sigma 24.7$ (mmol m⁻³) vs. time (days) in the Melanesian Archipelago. The red lines are fitted to the oxygen data by least squares to estimate the rate of oxygen production between July 2016 and January 2017. The red dashed lines correspond to an estimate of a 95% prediction interval.

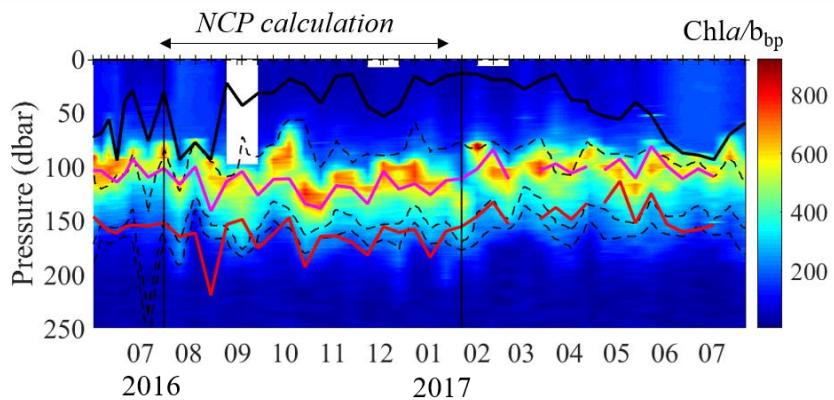


Figure S 13. Temporal variations of the vertical distribution of the ratio Chla/b_{bp}. The black line corresponds to the MLD, the pink line corresponds to the depth of the euphotic zone (Z₀₁) and the red line corresponds to the depth where the PAR is reduced to 0.1 % of the PAR measured just below the sea surface (Z₀₀₁).

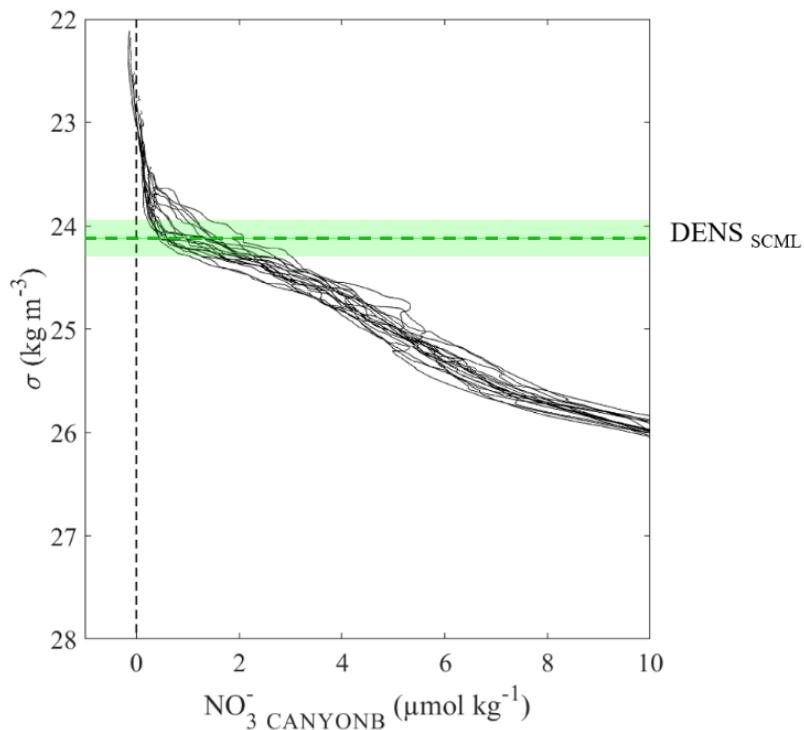


Figure S 14. (a) $\text{NO}_3^- \text{ CANYON-B}$ concentrations vs density (kg m^{-3}) over the studied period (July 2016 to January 2017). The green dashed line represents the density ($\pm \text{sd}$) of the SCML.

