



**HAL**  
open science

# Structure des communautés phytoplanctoniques et propriétés photophysologiques dans l’océan ouvert : Paramétrisation en vue d’applications à la couleur de l’océan

Julia Uitz

## ► To cite this version:

Julia Uitz. Structure des communautés phytoplanctoniques et propriétés photophysologiques dans l’océan ouvert : Paramétrisation en vue d’applications à la couleur de l’océan. Océanographie. Université de la Méditerranée (Aix Marseille 2), 2006. Français. ⟨NNT : ⟩. ⟨tel-05602841⟩

**HAL Id: tel-05602841**

**<https://hal.science/tel-05602841v1>**

Submitted on 26 Apr 2026

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

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



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0 - Attribution - Non-commercial use - ShareAlike - International License

**THESE DE DOCTORAT  
DE L'UNIVERSITE DE LA MEDITERRANEE**

*Spécialité*  
**Sciences de l'Environnement Marin - Biogéochimie**

*présentée par*

**Julia Uitz**

*pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de la Méditerranée*

*Sujet de thèse*

***Structure des communautés phytoplanctoniques  
et propriétés photophysologiques dans l'océan ouvert :  
Paramétrisation en vue d'applications à la couleur de l'océan***

Soutenue le 9 février 2006, devant le jury composé de :

M. Yves Dandonneau – *Rapporteur*  
M. Jean-François Berthon – *Rapporteur*  
M. Stéphane Blain – *Examineur*  
M. Marlon R. Lewis – *Examineur*  
M. André Morel – *Examineur*  
M. Cyril Moulin – *Examineur*  
M. Hervé Claustre – *Directeur de thèse*

Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (L.O.V)  
Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer (O.O.V)

## **Remerciements**

---

*Je remercie Louis Legendre, directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, et Michel Glass, directeur de l'Observatoire Océanologique de Villefranche, de m'avoir offert la possibilité d'effectuer ma thèse dans un environnement scientifique unique.*

*Merci aux membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail : messieurs Yves Dandonneau et Jean-François Berthon, Stéphane Blain, Marlon Lewis, André Morel et Cyril Moulin.*

*Après ces trois années passées au LOV, je tiens à remercier tout particulièrement Hervé Claustre, sans qui cette grande aventure n'aurait jamais eu lieu ! Je lui suis extrêmement reconnaissante de la grande disponibilité dont il a su faire preuve à mon égard, de ses conseils avisés et de son soutien dans les moments difficiles. Je lui suis aussi très reconnaissante de m'avoir permis de participer à la mission KEOPS, qui restera pour moi une expérience inoubliable.*

*Merci également à messieurs Bernard Quéguiner et Yvan Dekeyser qui m'ont accueillie au Centre d'Océanologie de Marseille et m'ont donné la possibilité de réaliser cette thèse.*

*Je tiens aussi à remercier monsieur André Morel pour ses conseils tout au long de ces trois ans et son aide précieuse dans l'écriture du « Papier » !*

*Je ne saurais comment remercier Bernard Gentili, qui m'a sortie, un nombre de fois incalculable des situations les plus critiques en matière de programmation, sans ménager son temps. C'est aussi Bernard qui m'a initiée au langage R... tout un état d'esprit... presque un mode de vie ! Et parce que les disques durs et les imprimantes choisissent toujours leur moment pour rendre l'âme... un grand merci également à Olivier Boebion et Laurent Minou !*

*Je tiens aussi à remercier David Antoine, Marcel Babin, Annick Bricaud et Malik Chamí qui m'ont fait part de leurs conseils et m'ont accordé leur aide tout au long de ces trois ans.*

*Je remercie Joséphine Ras, chef des pigments, Yannick Huot, spécialiste de la photosynthèse et d'ODV et Fabrizio D'Ortenzio, master de la mixed layer depth (avec l'accent, s'il vous plaît). Merci à tous les trois pour votre aide et votre soutien.*

*Merci aussi à Linda Féré et Francis Louis qui, par leur aide, savent vous rendre le quotidien plus agréable et ça, ce n'est pas négligeable !*

*Merci du fond du cœur à Soso, Cécile, Delphine, Anna, Bosco et la Roussette. Merci aussi aux claustrettes de nouvelle génération : Fanny (mon acolyte de Qi Gong et de balade à cheval), Katarzyna et Carolina. Merci à tous les LOViens : Edouard, Thibaut, Maeva, Caro, Marie-Paule, Aurélie, Elvira, Simon, Fabien, Guislain... Merci à tous ceux qui sont partis explorer de nouveaux horizons et pour qui j'ai une pensée : Flavienne, Sophie, Boris, Alec, Caroline, Agnès, Vera et Kadija.*

*Enfin, je voudrai remercier ma Maman et mon Amoureux, pour leur soutien inconditionnel pendant ces trois années. Merci à tous les deux de m'avoir supportée de longues heures au téléphone (ah... le forfait « Saint Valentin »...). Merci d'avoir toujours cru en moi, qu'il pleuve, qu'il vente, qu'il neige, ou que les vagues soient trop grosses...!!*

## RESUME

---

L'objectif majeur de cette thèse réside dans l'étude de la structure des communautés phytoplanctoniques et de leurs propriétés photophysiological dans l'océan mondial, en vue d'applications satellitales. Dans un premier temps, nous avons étudié les relations entre le contenu en chlorophylle *a* de surface,  $[Chla]_{surf}$ , tel qu'il peut être estimé *via* la couleur de l'océan et (i) la biomasse phytoplanctonique, (ii) sa distribution verticale et (iii) sa composition taxinomique, en terme de groupes phytoplanctoniques (micro-, nano- et picophytoplancton). Pour ce faire, nous avons analysé plus de 21 000 données pigmentaires, collectées dans des régions très variées de l'océan mondial. Confirmant les tendances générales connues (*e.g.* le microphytoplancton se trouve préférentiellement dans les zones eutrophes, tandis que les petites cellules sont majoritaires dans les régions oligotrophes), cette analyse a conduit à l'élaboration d'une relation empirique globale, permettant de quantifier la biomasse, ainsi que la distribution verticale, de chacun des trois groupes phytoplanctoniques, à partir de la  $[Chla]_{surf}$ . Dans un second temps, nous avons étudié la variabilité des propriétés photophysiological du phytoplancton en fonction (i) du statut trophique et (ii) de la composition des communautés phytoplanctoniques. Cette étude, basée sur l'analyse de 994 mesures de paramètres de courbes P vs E, a mis en évidence une alternative possible aux paramétrisations actuelles des propriétés photophysiological, généralement basées sur un (ou plusieurs) facteur environnemental. Nous avons également extrait des propriétés photophysiological spécifiques de chacun des groupes phytoplanctoniques, *a priori* représentatives de l'océan mondial. Finalement, les outils développés dans ce travail ont été utilisés en conjonction avec un modèle bio-optique de production primaire, couplé à des données de couleur de l'océan, nous permettant ainsi de proposer de premières estimations de la production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton.

## ABSTRACT

---

The main objective of this thesis focuses on the structure of phytoplankton communities and their photophysiological properties in the world ocean, in view of satellite applications. In the first part, we studied the relationships between near-surface chlorophyll *a* content,  $[Chla]_{surf}$ , as it can be assessed from ocean color and (i) the phytoplankton biomass, (ii) its vertical distribution and (iii) its taxonomic composition in terms of phytoplankton groups (micro-, nano- and picophytoplankton). In this objective, we analyzed more than 21 000 pigment measurements, collected in various regions of the world ocean. Corroborating well known general trends (*e.g.* microphytoplankton are mostly found in eutrophic zones, while small cells predominate in oligotrophic regions), this study lead to a global empirical relationship, allowing the quantification of the biomass, as well as the vertical distribution, of each of the three phytoplankton groups, from the  $[Chla]_{surf}$ . In the second part, we studied the variability of the phytoplankton photophysiological properties as a function of (i) the trophic status and (ii) the composition of phytoplankton communities. Based on the analysis of 994 measurements of P vs E curves parameters, this study points to a possible alternative to present parameterizations of photophysiological properties, which usually rely on one (or more) environmental factor. This also allowed us to extract photophysiological properties specific to each of the phytoplankton groups, *a priori* representative of the world ocean. Finally, the tools developed here were used in conjunction with a bio-optical primary production model, coupled with ocean color data, in order to estimate, for the first time, the primary production specific to the three phytoplankton groups.

## SOMMAIRE GENERAL

---

|   |           |
|---|-----------|
| <b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....  | <b>1</b>  |
| <b>I. La couleur de l'océan : un outil pertinent pour l'étude du cycle du carbone dans l'océan mondial</b> .....  | <b>3</b>  |
| <b>II. Structure des communautés phytoplanctoniques</b> .....   | <b>5</b>  |
| II.1. Empreinte sur les cycles biogéochimiques .....  | 5         |
| II.2. Les biomarqueurs pigmentaires comme indicateurs taxinomiques .....  | 6         |
| <b>III. Couleur de l'océan et composition des communautés phytoplanctoniques</b> .....  | <b>7</b>  |
| III.1. Structure des communautés phytoplanctoniques depuis l'espace .....   | 8         |
| III.2. Propriétés photophysologiques et composition des communautés phytoplanctoniques .....  | 8         |
| <b>IV. Objectifs de l'étude et organisation du manuscrit</b> .....  | <b>10</b> |
| <br>  |           |
| <b>CHAPITRE I</b> .....   | <b>11</b> |
| <b>I. Introduction</b> .....  | <b>13</b> |
| <b>II. Distribution verticale des communautés phytoplanctoniques dans l'océan ouvert : une estimation basée sur le contenu en chlorophylle de surface</b> ..... | <b>14</b> |
| <b>III. Validation de la paramétrisation proposée à l'aide de données de couleur de l'océan</b> .....   | <b>40</b> |
| III.1. Données et méthode.....  | 40        |
| III.1.1. Contrôle de qualité des données.....   | 41        |
| III.1.2. Mesures de couleur de l'océan.....   | 41        |
| III.1.3. Méthode de validation.....   | 42        |
| III.2. Résultats.....   | 42        |
| III.2.1. Comparaison des concentrations en Chl $a$ de surface mesurées par HPLC et dérivées des données de couleur de l'océan .....                             | 42        |
| III.2.2. Prédiction des profils verticaux de Chl $a$ associée à la biomasse algale totale et aux trois groupes phytoplanctoniques.....                          | 44        |
| III.2.3. Prédiction de la distribution verticale de la Chl $a$ associée aux trois groupes phytoplanctoniques selon une coupe longitudinale.....                 | 47        |
| III.3. Conclusion de l'exercice de validation.....  | 48        |
| <b>IV. Exemple d'un cas particulier : le tourbillon subtropical du Pacifique Sud</b> .....  | <b>50</b> |
| <b>V. Conclusions et perspectives</b> .....   | <b>54</b> |

|  |            |
|--|------------|
| <b>CHAPITRE II .....</b>   | <b>57</b>  |
| <b>I. Propriétés photophysiologicals du phytoplancton .....</b>  | <b>59</b>  |
| I.1. Absorption spécifique du phytoplancton .....  | 59         |
| I.2. Courbes Production vs Eclairage .....   | 62         |
| <b>II. Représentation des propriétés photophysiologicals du phytoplancton dans les modèles de production primaire.....</b>   | <b>65</b>  |
| II.1. Assignation de propriétés photophysiologicals fixes à des provinces biogéographiques....                               | 65         |
| II.2. Relation entre les propriétés photophysiologicals et les variables environnementales .....                             | 65         |
| II.3. Relation entre les paramètres photophysiologicals et le statut trophique du milieu.....                                | 67         |
| II.4. Approche proposée dans cette étude.....  | 69         |
| <b>III. Données et méthodes.....</b>   | <b>71</b>  |
| III.1. Données HPLC, paramètres de courbes P vs E et coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton .....             | 71         |
| III.1.1. Détermination des paramètres de courbes P vs E et contrôle de qualité des données..                                 | 71         |
| III.1.2. Données et paramètres dérivés.....  | 74         |
| III.2. Données HPLC et spectres d'absorption spécifique du phytoplancton .....   | 75         |
| <b>IV. Relations entre les propriétés photophysiologicals du phytoplancton et les facteurs biotiques et abiotiques .....</b> | <b>76</b>  |
| IV.1. Principe de l'ACP .....  | 76         |
| IV.2. Résultats.....   | 77         |
| IV.2.1. Représentation du nuage des individus.....   | 78         |
| IV.2.2. Relations entre les variables.....   | 80         |
| IV.3. Discussion.....  | 81         |
| <b>V. Approche trophique .....</b>   | <b>83</b>  |
| V.1. Rappel méthodologique .....   | 83         |
| V.2. Résultats.....  | 84         |
| <b>VI. Approche taxinomique .....</b>  | <b>88</b>  |
| VI.1. Spectres d'absorption .....  | 88         |
| VI.1.1. Résultats et discussion .....  | 89         |
| VI.1.2. Conclusion de l'analyse .....  | 97         |
| VI.2. Paramètres de courbes P vs E et rendement quantique de photosynthèse .....   | 98         |
| VI.2.1. Méthode .....  | 98         |
| VI.2.2. Résultats.....   | 99         |
| <b>VII. Discussion.....</b>  | <b>105</b> |
| VII.1. Comparaison des paramètres photophysiologicals obtenus aux valeurs de la littérature ..                               | 105        |
| VII.2. Variabilité trophique et taxinomique des paramètres photophysiologicals .....   | 107        |
| VII.3. Variabilité verticale des paramètres photophysiologicals .....  | 109        |
| <b>VIII. Conclusion du chapitre et perspectives.....</b>   | <b>111</b> |
| VIII.1. Synthèse des résultats.....  | 111        |
| VIII.2. Applicabilité des approches trophique et taxinomique dans les modèles de production primaire                         | 111        |
| VIII.3. Perspectives à l'aide d'une base de données enrichie .....   | 112        |

|   |            |
|---|------------|
| <b>CHAPITRE III.....</b>  | <b>113</b> |
| <b>I. Introduction .....</b>  | <b>115</b> |
| <b>II. Méthode et données .....</b>   | <b>118</b> |
| II.1. Modélisation de la production primaire.....   | 118        |
| II.2. Choix des paramètres photophysologiques .....   | 121        |
| II.2.1. Fonction $f(x)$ .....   | 121        |
| II.2.2. Paramètres photophysologiques standard.....   | 122        |
| II.2.3. Paramètres photophysologiques dérivés des approches trophique et taxinomique ..   | 122        |
| II.3. Modélisation de l'éclairement à la surface et dans la colonne d'eau.....  | 123        |
| II.4. Etapes de calcul de la production primaire.....   | 124        |
| <b>III. Etude de cas tests .....</b>  | <b>127</b> |
| III.1. Situation oligotrophe tropicale .....  | 127        |
| III.2. Situation eutrophe de hautes latitudes .....   | 131        |
| III.3. Conclusion de l'étude des cas tests.....   | 134        |
| <b>IV. Résultats de l'application à l'océan mondial.....</b>  | <b>135</b> |
| IV.1. Production primaire associée à la biomasse phytoplanctonique totale.....  | 135        |
| IV.2. Production primaire spécifique des trois groupes phytoplanctoniques.....  | 140        |
| <b>V. Discussion.....</b>   | <b>145</b> |
| V.1. Contrôle de la production primaire et de la section efficace de photosynthèse : comparaison des résultats issus des différents modèles ..... | 145        |
| V.2. Valeurs de la section efficace de photosynthèse dans l'océan mondial.....  | 148        |
| V.2.1. Section efficace de photosynthèse associée à la biomasse algale totale .....   | 148        |
| V.2.2. Section efficace de photosynthèse spécifique des trois groupes de phytoplancton ...  | 149        |
| V.3. Bilans annuels de production primaire .....  | 151        |
| V.3.1. Production primaire associée à la biomasse algale totale .....   | 151        |
| V.3.2. Production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton .....  | 152        |
| <b>VI. Conclusion et perspectives.....</b>  | <b>157</b> |
| <br>  |            |
| <b>CONCLUSIONS GENERALES.....</b>   | <b>158</b> |
| <b>I. Rappel des objectifs .....</b>  | <b>160</b> |
| <b>II. Résultats majeurs.....</b>   | <b>161</b> |
| <b>III. Limites et intérêts de l'approche globale .....</b>   | <b>163</b> |
| <b>IV. Travaux futurs et perspectives .....</b>   | <b>164</b> |

|                                     |            |
|-------------------------------------|------------|
| <b>BIBLIOGRAPHIE GENERALE .....</b> | <b>166</b> |
| <b>ANNEXES .....</b>                | <b>183</b> |
| <b>Annexe 1.....</b>                | <b>184</b> |
| <b>Annexe 2.....</b>                | <b>207</b> |
| <b>Annexe 3.....</b>                | <b>209</b> |
| <b>Annexe 4.....</b>                | <b>213</b> |

## LISTE DES NOTATIONS

---

|   |   |
|---|---|
| Chla  | Chlorophylle <i>a</i> totale (chlorophylle <i>a</i> + divinyl chlorophylle <i>a</i> + chlorophyllide <i>a</i> + chlorophylle <i>a</i> allomères et épimères)  |
| TChlb   | Chlorophylle <i>b</i> totale (chlorophylle <i>b</i> + divinyl chlorophylle <i>b</i> )   |
| Zea   | Zéaxanthine   |
| [Chla]  | Concentration en Chla ( $\text{mg m}^{-3}$ )  |
| [P]   | Concentration d'un pigment P ( $\text{mg m}^{-3}$ )   |
| PAR   | Eclairement disponible pour la photosynthèse (pour Photosynthetically Available Radiation en anglais) ( $\text{kJ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )                |
| k   | Coefficient d'atténuation pour le PAR descendant ( $\text{m}^{-1}$ )  |
| $Z_{\text{pd}}$                                   | Profondeur de pénétration ( $= 1/k$ ) (m)   |
| $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$                     | Concentration moyenne en chlorophylle <i>a</i> totale dans la couche de surface $0-Z_{\text{pd}}$ ( $\text{mg m}^{-3}$ )  |
| z   | Profondeur géométrique (m)  |
| $Z_{\text{eu}}$                                   | Profondeur de la couche euphotique, définie comme la profondeur à laquelle le PAR est réduit à 1% de sa valeur de surface (m)   |
| $\zeta$   | Profondeur normalisée par $Z_{\text{eu}}$ : $\zeta = z / Z_{\text{eu}}$ (sans dimension)  |
| $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$     | Contenu en Chla intégré dans la couche euphotique ( $\text{mg m}^{-2}$ )  |
| $\langle \text{Chla} \rangle_{1.5 Z_{\text{eu}}}$ | Contenu en Chla intégré dans la couche productive $0-1.5 Z_{\text{eu}}$ ( $\text{mg m}^{-2}$ )  |
| $\overline{\text{Chla}}_{Z_{\text{eu}}}$          | Concentration moyenne en Chla dans la couche euphotique ( $\text{mg m}^{-3}$ )  |
| $P(\zeta)$  | Concentration d'un pigment P, à la profondeur sans dimension $\zeta$ ( $\text{mg m}^{-3}$ )   |
| $p(\zeta)$  | Concentration d'un pigment P normalisé par $\overline{\text{Chla}}_{Z_{\text{eu}}}$ , $p(\zeta) = P(\zeta) / \overline{\text{Chla}}_{Z_{\text{eu}}}$ (sans dimension)                                 |
| micro-Chla  | Chlorophylle <i>a</i> totale associée au microphytoplancton   |
| nano-Chla   | Chlorophylle <i>a</i> totale associée au nanophytoplancton  |
| pico-Chla   | Chlorophylle <i>a</i> totale associée au picophytoplancton  |
| picoHL-Chla                                       | Chlorophylle <i>a</i> totale associée au picophytoplancton HL (pour High Light en anglais, <i>i.e.</i> adaptés aux éclaircements rencontrés dans la couche de surface $0-Z_{\text{pd}}$ )             |
| picoLL-Chla                                       | Chlorophylle <i>a</i> totale associée au picophytoplancton LL (pour Low Light en anglais, <i>i.e.</i> adaptés aux éclaircements rencontrés dans la couche de subsurface, au delà de $Z_{\text{pd}}$ ) |
| $f_{\text{micro}}$                                | Fraction de Chla associée au microphytoplancton   |
| $f_{\text{nano}}$                                 | Fraction de Chla associée au nanophytoplancton  |

|                      |  |
|----------------------|--|
| $f_{\text{pico}}$    | Fraction de Chla associée au picophytoplancton   |
| $f_{\text{picoHL}}$  | Fraction de Chla associée au picophytoplancton HL  |
| $f_{\text{picoLL}}$  | Fraction de Chla associée au picophytoplancton LL  |
| $Z_m$                | Profondeur de la couche de mélange (m)   |
| $[P]_{\text{max}}$   | Concentration maximale d'un profil vertical considéré d'un pigment P ( $\text{mg m}^{-3}$ )  |
| $Z_{\text{max}}$     | Profondeur de $[P]_{\text{max}}$ (m)   |
| $P^B$                | Taux spécifique de fixation de carbone [ $\text{mg C (mg Chla)}^{-1} \text{h}^{-1}$ ]  |
| $P_0^B$              | Taux spécifique de fixation de carbone à l'origine de la courbe P vs E<br>[ $\text{mg C (mg Chla)}^{-1} \text{h}^{-1}$ ]   |
| $P_{\text{max}}^B$   | Taux maximal spécifique de fixation de carbone [ $\text{mg C (mg Chla)}^{-1} \text{h}^{-1}$ ]  |
| $\alpha^B$           | Coefficient d'efficacité photosynthétique<br>[ $\text{mg C (mg Chla)}^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$ ]   |
| $\beta$              | Coefficient de photoinhibition [ $\text{mg C (mg Chla)}^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$ ]   |
| $E_k$                | Paramètre de photosaturation de la fixation de carbone ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )   |
| $\Phi_{\text{cmax}}$ | Rendement quantique de fixation de carbone [ $\text{mol C (mol quanta)}^{-1}$ ]  |
| NPP                  | Indice de pigments non photosynthétiques (pour Non Photosynthetic Pigments en anglais), correspondant à la somme des concentrations des pigments non-photosynthétiques (zéaxanthine, diadinoxanthine, diatoxanthine, $\beta$ -carotène) normalisée par la somme des concentrations de tous les pigments (photosynthétiques ou non) |
| $a^*(\lambda)$       | Coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton à une longueur d'onde $\lambda$ donnée [ $\text{m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ ]   |
| $\bar{a}^*$          | Coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton moyenné et pondéré par l'éclairement spectral (entre 400 et 700 nm) du milieu, par exemple l'incubateur utilisé pour les expériences Production vs Eclairement [ $\text{m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ ]   |
| $a^*_{\text{max}}$   | Coefficient maximal d'absorption spécifique du phytoplancton [ $\text{m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ ]  |
| $A^*(\lambda)$       | Coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton normalisé par $a^*_{\text{max}}$ à une longueur d'onde $\lambda$ donnée ( $= a^*(\lambda) / a^*_{\text{max}}$ ) (sans dimension)  |
| $X^*_{\text{sp}}$    | Paramètre photophysiological X, normalisé par la concentration en Chla, spécifique d'un groupe phytoplanctonique donné (sp correspond à micro, nano, pico, pico HL ou picoLL) (unité du paramètre considéré)   |
| PUR                  | Eclairement utilisable pour la photosynthèse (pour Photosynthetically Usable Radiation en anglais) ( $\text{mol quanta utilisable m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )   |
| KPUR                 | Paramètre de photosaturation de la courbe P vs E lorsque celle-ci est exprimée en fonction du PUR ( $\mu\text{mol quanta utilisable m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )   |

|                                    |  |
|------------------------------------|--|
| $\alpha^B$                         | Coefficient d'efficacité photosynthétique lorsque la courbe P vs E est exprimée en fonction du PUR [ $\text{g C (g Chl}a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ (mol quanta utilisable $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ] |
| P                                  | Taux de fixation de carbone par unité de volume et par unité de temps t ( $\text{g C m}^{-2} \text{ t}^{-1}$ )   |
| $\langle P \rangle_{0-Z_{eu}}$     | Taux de fixation de carbone journalier réalisé dans la couche euphotique ( $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )  |
| $\langle P \rangle_{0-1.5 Z_{eu}}$ | Taux de fixation de carbone journalier réalisé dans la couche productive ( $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )  |
| $\Psi^*$                           | Section efficace de photosynthèse de la colonne d'eau [ $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ ]  |
| F-ratio                            | Fraction de Chl <i>a</i> associée au microphytoplancton par rapport à la biomasse algale totale (sans unité)   |
| F <sub>prod</sub> -ratio           | Fraction de production primaire réalisée par le microphytoplancton par rapport à la production primaire totale (sans unité)  |

## *Introduction générale*

---

## *Sommaire de l'introduction générale*

---

|  |           |
|--|-----------|
| <b>I. La couleur de l'océan : un outil pertinent pour l'étude du cycle du carbone dans l'océan mondial .....</b> | <b>3</b>  |
| <b>II. Structure des communautés phytoplanctoniques .....</b>  | <b>5</b>  |
| II.1. Empreinte sur les cycles biogéochimiques .....   | 5         |
| II.2. Les biomarqueurs pigmentaires comme indicateurs taxinomiques .....   | 6         |
| <b>III. Couleur de l'océan et composition des communautés phytoplanctoniques.....</b>                            | <b>7</b>  |
| III.1. Structure des communautés phytoplanctoniques depuis l'espace .....  | 8         |
| III.2. Propriétés photophysiologicals et composition des communautés phytoplanctoniques .....                    | 8         |
| <b>IV. Objectifs de l'étude et organisation du manuscrit.....</b>  | <b>10</b> |

## I. LA COULEUR DE L'OCEAN : UN OUTIL PERTINENT POUR L'ETUDE DU CYCLE DU CARBONE DANS L'OCEAN MONDIAL

La compréhension du rôle de l'océan dans la régulation des flux de carbone représente actuellement l'un des challenges majeurs de l'océanographie. Dans ce contexte, l'étude de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire marine sont des thématiques essentielles, auxquelles se rattachent ce travail de thèse.

Les études concernant la production primaire et les flux de matière organique ont pour référentiel le **carbone organique**, qui constitue *a priori* le meilleur estimateur de la biomasse phytoplanctonique. Cependant, il n'existe pas de méthode de mesure directe pour quantifier le carbone strictement phytoplanctonique. Ainsi, malgré certaines limitations liées à la variabilité de son contenu intracellulaire et de son rapport vis-à-vis du carbone, la **chlorophylle *a*** (Chl*a*) est utilisée comme **indicateur universel de la biomasse algale** dans l'océan.

La **télé-détection de la "couleur de l'océan"** permet d'estimer, depuis l'espace, le contenu en chlorophylle des eaux océaniques de surface. Cette technique présente une résolution spatiale élevée (de quelques kilomètres), une couverture pratiquement globale (environ 80% de la superficie de la Terre) et une résolution temporelle haute fréquence (pratiquement journalière). Compte tenu de la très forte variabilité spatio-temporelle des processus physiques, chimiques et biologiques régulant la composition, la distribution, et l'activité du phytoplancton (*i.e.* mélange vertical, flux de photons et de nutriments, sédimentation, sénescence et broutage), la couleur de l'océan se présente comme un outil particulièrement adapté pour l'étude de **l'évolution de la biomasse algale**, ainsi que la **quantification de la pompe biologique de CO<sub>2</sub>, à de grandes échelles** (*e.g.* Lewis, 1992).

Malgré une **couverture spatio-temporelle quasi-synoptique**, la couleur de l'océan ne donne accès qu'à la **couche superficielle de l'océan** limitée entre la surface et la profondeur dite de pénétration (Gordon et Mccluney, 1975). En pratique, cette couche correspond à environ 1/5<sup>ème</sup> de la couche euphotique, elle-même définie comme la région comprise entre la surface et la profondeur à laquelle l'éclairement est réduit à 1% de sa valeur de surface. Si la biomasse algale est confinée à la partie superficielle de la colonne d'eau dans les systèmes eutrophes (*i.e.* caractérisés par de fortes biomasses algales), elle peut s'étendre au-delà de la couche euphotique dans les tourbillons subtropicaux oligotrophes notamment (*e.g.* Claustre et

Marty, 1995 ; Letelier *et al.*, 2004). Le contenu en Chl<sub>a</sub> de surface, fourni par les mesures de couleur de l'océan, est donc insuffisant et il est indispensable de l'**étendre à la zone éclairée** de la colonne d'eau, dans laquelle le phytoplancton se développe (*e.g.* Morel et Berthon, 1989 ; Sathyendranath *et al.*, 1995 ; Richardson *et al.*, 2003).

La couleur de l'océan concerne la **biomasse chlorophyllienne**. En revanche, elle ne fournit aucune information sur la **biomasse carbonée phytoplanctonique**, et encore moins sur les **flux de carbone**. Aussi, pour estimer la production primaire (*i.e.* flux de carbone) à partir de données de couleur de l'océan (*i.e.* biomasse algale), il est nécessaire d'avoir recours à des **modèles** dits de **production primaire** (*e.g.* différents modèles présentés dans Bidigare *et al.*, 1992 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997a ; Campbell *et al.*, 2002). Ces modèles proposent des formulations variables, mais peuvent globalement être représentés par l'équation générale suivante :

$$P = \text{PAR [Chl}a\text{] } a^* \text{ } 12 \Phi_C \quad \text{Eq. (Intro.1)}$$

où P, le taux de fixation de carbone ( $\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ), dépend de l'**éclairage** disponible pour la photosynthèse : PAR<sup>1</sup> ( $\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), de la concentration en **Chl<sub>a</sub>** : [Chl<sub>a</sub>] ( $\text{mg m}^{-3}$ ) et de deux **paramètres photophysologiques** : le coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton :  $a^*$  [ $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ ] et le rendement quantique de fixation de carbone :  $\Phi_C$  ( $\text{mol C (mol quanta)}^{-1}$ ) ; le facteur 12 permet la conversion des moles en grammes de carbone. Dans cette équation, le produit **PAR [Chl<sub>a</sub>] a\*** (surligné ci-dessus en jaune ; exprimé en  $\text{mol quanta m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ ) représente **l'énergie lumineuse absorbée** par la biomasse algale ; le produit **12 Φ<sub>C</sub>** (surligné en bleu ; exprimé en  $\text{g C (mol quanta)}^{-1}$ ) représente le terme de **conversion de l'énergie lumineuse absorbée en énergie chimique** qui sera stockée par la biomasse phytoplanctonique sous forme de carbone.

Depuis 1978, lorsqu'a été lancé le premier capteur de couleur de l'océan, CZCS<sup>2</sup>, notre aptitude à suivre l'évolution de la biomasse algale depuis l'espace s'est considérablement améliorée (*e.g.* Antoine *et al.*, 2005). Avec l'utilisation croissante de la

<sup>1</sup> PAR : Photosynthetically active radiation

<sup>2</sup> CZCS : Coastal Zone Color Scanner

couleur de l'océan, de nombreux modèles ont, en parallèle, été développés, permettant d'estimer la production primaire à l'échelle de l'océan mondial (*e.g.* Longhurst *et al.*, 1995 ; Antoine *et al.*, 1996 ; Behrenfeld *et al.*, 2002a). Ainsi la couleur de l'océan est devenue un outil efficace et pertinent pour la compréhension et la quantification de la pompe biologique dans l'océan (Sarmiento *et al.*, 2004).

Il est toutefois admis que le **devenir du carbone fixé** *via* la production primaire **dépend largement des groupes phytoplanctoniques** mis en jeu. Aussi, l'identification de ces groupes et la connaissance de leur contribution à la production primaire s'avèrent-elles essentielles et constituent l'un des objectifs que nous nous sommes fixés dans le cadre de cette thèse.

## II. STRUCTURE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

### II.1. Empreinte sur les cycles biogéochimiques

La **composition de la biomasse phytoplanctonique** est connue pour être déterminante dans la **régulation des flux de carbone**. En effet, l'efficacité avec laquelle le carbone est fixé (*e.g.* Claustre *et al.*, 1997 ; Hashimoto et Shiomoto, 2002) ainsi que les voies vers lesquelles ce carbone sera dirigé (Michaels et Silver, 1988) sont étroitement liées aux groupes phytoplanctoniques mis en jeu et à leur taille. Sieburth *et al.* (1978) ont introduit une classification basée sur trois classes de taille : le microplancton (20–200  $\mu\text{m}$ ), le nanoplancton (2–20  $\mu\text{m}$ ) et le picoplancton (0.2–2  $\mu\text{m}$ ). Cette classification constitue un outil pertinent pour décrire de façon simple les communautés phytoplanctoniques.

Les communautés dominées par le microphytoplancton (essentiellement des diatomées) sont principalement associées aux zones où le mélange vertical apporte des nutriments dans la couche océanique superficielle (*e.g.* upwelling ou zone frontale), ainsi qu'aux périodes de bloom printanier (Malone, 1980 ; Chisholm, 1992). Ces communautés utilisent majoritairement les nitrates et sont donc impliquées dans la **production primaire dite nouvelle** (Dugdale et Goering, 1967 ; Eppley et Peterson, 1979 ; Goldman, 1993). Elles constituent le premier maillon d'une chaîne trophique menant vers des niveaux supérieurs, tels que les grands organismes du zooplancton, puis les poissons. De par sa grande taille, le microphytoplancton et les produits associés à ces communautés (*e.g.* pelotes fécales produites par le zooplancton) sédimentent rapidement et contribuent donc à l'exportation de carbone hors de la couche euphotique (Eppley et Peterson, 1979 ; Michaels et Silver, 1988).

Les communautés dominées par le picophytoplancton (principalement *Synechococcus*, *Prochlorococcus* et de petits flagellés) sont majoritaires dans les environnements oligotrophes (Chisholm, 1992 ; Partensky *et al.*, 1999a). Ces communautés sont plutôt impliquées dans la **production primaire dite de régénération** (Dugdale et Goering, 1967), basée sur des formes d'azote régénérées, issues du recyclage de la matière organique par les hétérotrophes (Goldman, 1993). Dans ces écosystèmes, la matière organique est préférentiellement recyclée localement, ne contribuant que faiblement au flux de carbone exporté (Michaels et Silver, 1988).

## II.2. Les biomarqueurs pigmentaires comme indicateurs taxinomiques

### Quantification et identification des organismes phytoplanctoniques

Les organismes photoautotrophes contiennent tous de la **Chla** (à l'exception des prochlorophytes, chez lesquels elle est remplacée par la divinyl-chlorophylle *a*), ainsi que des **pigments** dits **accessoires**. Contrairement à la Chla, les pigments accessoires varient d'un groupe phytoplanctonique à l'autre et peuvent servir de **biomarqueurs de groupes taxinomiques** [e.g. l'ouvrage de Jeffrey et Vesk (1997) réunit les références principales dans ce domaine], ou de classes de taille (Vidussi *et al.*, 2001). Les pigments biomarqueurs sont aussi appelés **pigments diagnostiques**. L'intérêt taxinomique réside dans le fait que chaque groupe phytoplanctonique contient un ou plusieurs pigments diagnostiques "spécifiques". La détection de ces pigments permet donc l'identification du groupe auquel ils appartiennent. La méthode HPLC<sup>3</sup>, qui permet d'identifier et de quantifier rapidement l'ensemble des pigments, donne ainsi accès à la composition taxinomique des communautés phytoplanctoniques.

### Rôle des pigments chez les organismes phytoplanctoniques

De par leurs propriétés d'absorption de l'énergie lumineuse dans le visible, les pigments phytoplanctoniques sont à la base du processus de photosynthèse. Grâce à la Chla, les organismes photoautotrophes captent l'énergie lumineuse pour la transformer en énergie chimique au cours du processus de photosynthèse. Les **pigments accessoires** ont des rôles différents selon qu'ils sont photosynthétiques ou non photosynthétiques :

✓ Les **pigments accessoires photosynthétiques** collectent l'énergie lumineuse à des longueurs d'onde auxquelles la Chla n'est pas (ou peu) efficace, puis transmettent cette énergie à la Chla. La complémentarité des spectres d'absorption de la Chla et des pigments accessoires photosynthétiques améliore la capacité du phytoplancton à absorber l'énergie

---

<sup>3</sup> HPLC: High Performance Liquid Chromatography

lumineuse disponible pour la photosynthèse. Parmi les pigments accessoires photosynthétiques, on trouve notamment les chlorophylles *b* et divinyl-chlorophylle *b*, les chlorophylles *c1*, *c2* et *c3*, la péridinine, la fucoxanthine, la 19'-hexanoyloxyfucoxanthine, la 19'-butanoyloxyfucoxanthine ou encore l' $\alpha$ -carotène.

✓ Généralement, les **caroténoïdes non photosynthétiques** protègent la Chl*a* de la photo-oxydation résultant de l'accumulation d'espèces chimiques oxydantes en excès dans le cas de fortes intensités lumineuses. Ils permettent aussi la dissipation de l'excès d'énergie absorbée sous forme de chaleur. Toutefois, le rôle de certains caroténoïdes non photosynthétiques demeure aujourd'hui mal connu (*e.g.* zéaxanthine, alloxanthine). Parmi l'ensemble des caroténoïdes non photosynthétiques on trouve par exemple la violaxanthine, la diadinoxanthine, la diatoxanthine, la zéaxanthine, l'alloxanthine et le  $\beta$ -carotène.

### III. COULEUR DE L'OCEAN ET COMPOSITION DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

Du fait des difficultés technologiques inhérentes à la télédétection, la communauté "couleur de l'océan" a, jusqu'à aujourd'hui, focalisé son attention sur l'étude de la biomasse phytoplanctonique dans son ensemble, sans pouvoir tenir compte de sa composition taxinomique. D'autre part, les océanographes "de terrain" se sont concentrés sur la mesure *in situ* d'une variété d'indicateurs biogéochimiques, dont la structure des communautés phytoplanctoniques, à l'échelle d'une campagne en mer. Après plus d'une décennie d'effort international dans le cadre du programme JGOFS<sup>4</sup> notamment, une multitude de mesures *in situ*, collectées dans des régions océaniques variées, est disponible. Il convient aujourd'hui de passer à un **niveau d'intégration globale** de ces informations, désormais possible grâce à l'élaboration de **bases de données** (quasiment) représentatives de l'**océan mondial**. Nous tenterons ici de développer une **synergie** entre les deux **approches** que constituent la **couleur de l'océan (échelle globale)** d'une part et l'**étude des communautés phytoplanctoniques (*in situ*)** d'autre part. Ceci doit, à terme, permettre d'améliorer les connaissances sur la structure des communautés phytoplanctoniques et les flux de carbone qui en découlent, dans l'océan mondial.

---

<sup>4</sup> JGOFS : Joint Global Oceanic Flux Studies

### III.1. Structure des communautés phytoplanctoniques depuis l'espace

En étudiant la composition des communautés phytoplanctoniques dans l'océan mondial, nous avons une idée *a priori* des résultats auxquels nous devrions nous attendre (cf. section II.1). **Quantifier ces tendances générales** demeure néanmoins un objectif primordial et constitue l'une des ambitions de ce travail de thèse. Une nouvelle génération d'algorithmes est aujourd'hui disponible, permettant **d'identifier** ou de **quantifier** la biomasse spécifique de **différents groupes de phytoplancton**, à partir de données de couleur de l'océan (*e.g.* Ciotti *et al.*, 2002 ; Sathyendranath *et al.*, 2004 ; Alvain *et al.*, 2005). Il apparaît dès lors indispensable de poursuivre dans cette direction.

### III.2. Propriétés photophysologiques et composition des communautés phytoplanctoniques

#### Vers une estimation de la production primaire spécifique des différents groupes de phytoplancton

Connaître (ou estimer) la biomasse spécifique des différents groupes composant la biomasse algale n'est pas suffisant si l'objectif est de déterminer les **flux de carbone qui leur sont associés**. Les modèles de production primaire représentés par l'Eq. (Intro.1) prennent en compte deux paramètres photophysologiques ( $a^*$  et  $\Phi_C$ ) décrivant l'efficacité des processus photosynthétiques. Si l'on veut appliquer ce type de modèles à différents groupes phytoplanctoniques, en conjonction avec des données de couleur de l'océan, il est en premier lieu nécessaire d'étudier la **variabilité taxinomique de ces propriétés photophysologiques** et, dans la mesure du possible, de sélectionner des **paramètres spécifiques** des différents groupes phytoplanctoniques.

Quelques travaux récents ont mis en évidence un lien possible entre la **composition taxinomique** et les **propriétés photophysologiques** du phytoplancton (*e.g.* Hashimoto et Shiomoto, 2002 ; Cermeño *et al.*, 2005a ; Claustre *et al.*, 2005). Ces travaux, basés sur des données collectées dans des régions océaniques spécifiques lors de campagne en mer, fournissent quelques éléments indicatifs constituant une base pour notre étude. Toutefois, les relations entre la composition des assemblages phytoplanctoniques et les propriétés photophysologiques à l'échelle de l'océan global restent à explorer. Nous proposons ici d'entamer une **étude prospective** dans cette direction.

**Vers une amélioration des paramétrisations globales des propriétés photophysiques du phytoplancton**

L'application des modèles de production primaire à l'océan mondial requiert la prédiction des propriétés photophysiques du phytoplancton à la même échelle. Puisque ces propriétés ne sont pas directement mesurables par satellite, il est nécessaire d'exploiter des paramètres télédéteints, jouant un rôle dans la régulation de ces propriétés. De nombreuses études en laboratoire et sur le terrain ont montré que les propriétés photophysiques du phytoplancton sont principalement contrôlées par des facteurs environnementaux tels que les nutriments, l'éclairement, ou encore la température (*e.g.* Geider *et al.*, 1996 ; Babin *et al.*, 1996 ; Stramski *et al.*, 2002). Aussi, différentes relations prédictives, notamment basées sur la température (accessible par satellite), ont été proposées (*e.g.* Morel, 1991 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997b). Ces relations demeurent néanmoins très controversées et ne sont pas entièrement satisfaisantes (*e.g.* Behrenfeld *et al.*, 2002a). En effet, elles ne permettent pas de prendre en compte la **réponse complexe**, non linéaire, des **propriétés photophysiques** du phytoplancton vis-à-vis de leurs multiples facteurs de contrôle. Il est admis que la composition des communautés phytoplanctoniques résulte des forçages environnementaux (Margalef, 1978 ; Cullen *et al.*, 2002). Par conséquent, la composition taxinomique peut être considérée comme un intégrateur des effets conjugués de ces forçages (Claustre *et al.*, 2005). **Indexer les propriétés photophysiques** sur la **composition des communautés phytoplanctoniques** devrait permettre d'améliorer les paramétrisations globales actuelles, ainsi que les estimations de production primaire qui en découlent.

#### IV. OBJECTIFS DE L'ETUDE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT

Depuis la couleur de l'océan jusqu'à la production primaire associée à différents groupes phytoplanctoniques, de nombreuses étapes restent à parcourir. Nous avons ici mis en évidence deux points spécifiques que nous tenterons d'approfondir :

✓ Il est largement admis que la composition des communautés phytoplanctoniques est déterminante dans la régulation des flux de carbone. S'il est possible de relier cette composition, en terme de groupes phytoplanctoniques, à la couleur de l'océan, alors une première étape vers la quantification des flux de carbone associés à ces différents groupes, aura été franchie. Un tel travail est désormais possible grâce à la multitude de données pigmentaires, collectées par les océanographes dans l'océan mondial durant ces dix dernières années.

✓ Prendre en compte la biomasse spécifique de différents groupes phytoplanctoniques n'est pas suffisant si l'objectif est d'évaluer les flux de carbone qui leur sont associés. Il est donc nécessaire d'identifier des paramètres photophysologiques spécifiques à chacun de ces groupes, utilisables dans les modèles de production primaire couplés à la couleur de l'océan. Une telle approche permettrait sans doute aussi d'améliorer les paramétrisations actuelles des propriétés photophysologiques du phytoplancton pour les applications globales et, de ce fait, les estimations de production primaire qui en découlent.

Ces deux points correspondent aux deux objectifs que nous nous sommes fixés dans le cadre de ce travail de thèse : **1/ établir une relation globale permettant de prédire la biomasse associée à différents groupes phytoplanctoniques à partir de données de couleur de l'océan ; 2/ étudier les relations potentielles entre les propriétés photophysologiques du phytoplancton et sa composition taxinomique, afin éventuellement d'identifier des propriétés spécifiques de chacun des groupes de phytoplancton.** Ces deux objectifs ont respectivement fait l'objet des **chapitres I et II.** Finalement, dans le **chapitre III,** nous avons **appliqué les outils développés au cours des deux premiers chapitres** à des données de couleur de l'océan. Ceci nous a, entre autre, permis de proposer de premières estimations globales de la **production primaire spécifique** des différents groupes phytoplanctoniques.

## *Chapitre I*

---

**Composition et distribution verticale des communautés  
phytoplanctoniques : analyse d'une base de données  
pigmentaires en vue d'applications à la couleur de l'océan**

## *Sommaire du chapitre*

---

|             |   |           |
|-------------|---|-----------|
| <b>I.</b>   | <b>Introduction .....</b>   | <b>13</b> |
| <b>II.</b>  | <b>Distribution verticale des communautés phytoplanctoniques dans l’océan ouvert : une estimation basée sur le contenu en chlorophylle de surface .....</b> | <b>14</b> |
| <b>III.</b> | <b>Validation de la paramétrisation proposée a l’aide de données de couleur de l’océan.....</b>   | <b>40</b> |
| III.1.      | Données et méthode.....   | 40        |
| III.1.1.    | Contrôle de qualité des données.....  | 41        |
| III.1.2.    | Mesures de couleur de l’océan.....  | 41        |
| III.1.3.    | Méthode de validation.....  | 42        |
| III.2.      | Résultats.....  | 42        |
| III.2.1.    | Comparaison des concentrations en Chl <sub>a</sub> de surface mesurées par HPLC et dérivées des données de couleur de l’océan .....                         | 42        |
| III.2.2.    | Prédiction des profils verticaux de Chl <sub>a</sub> associée à la biomasse algale totale et aux trois groupes phytoplanctoniques.....                      | 44        |
| III.2.3.    | Prédiction de la distribution verticale de la Chl <sub>a</sub> associée aux trois groupes phytoplanctoniques selon une coupe longitudinale.....             | 47        |
| III.3.      | Conclusion de l’exercice de validation.....   | 48        |
| <b>IV.</b>  | <b>Exemple d’un cas particulier : le tourbillon subtropical du Pacifique Sud.....</b>   | <b>50</b> |
| <b>V.</b>   | <b>Conclusions et perspectives .....</b>  | <b>54</b> |

## I. INTRODUCTION

En 1989, Morel et Berthon ont validé l'hypothèse de l'existence d'une relation entre la concentration en Chla dans la couche de surface ( $[Chla]_{surf}$ ) et (i) le contenu en Chla dans la couche euphotique et (ii) la distribution verticale de la Chla. Ces travaux ont abouti à un modèle empirique permettant d'inférer le profil vertical de Chla à partir de la  $[Chla]_{surf}$ , telle qu'elle peut être estimée à partir de la couleur de l'océan.

La méthode développée par Morel et Berthon (1989), parmi d'autres (*e.g.* Lewis *et al.*, 1983 ; Platt *et al.*, 1988 ; Sathyendranath *et al.*, 1989 ; Richardson *et al.*, 2003 ; Wozniak *et al.*, 2003), constitue une première étape dans l'étude de la distribution de la biomasse algale à l'échelle de l'océan mondial à partir de données de couleur de l'océan. Néanmoins, elle ne donne aucune information sur la composition de cette biomasse, pourtant déterminante vis-à-vis des flux de carbone. Aussi, l'objectif que nous nous sommes fixés dans ce travail était d'examiner les relations potentielles entre  $[Chla]_{surf}$  et la composition de la biomasse phytoplanctonique dans la colonne d'eau. Ce travail a fait l'objet de l'article "*Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: an assessment based on surface chlorophyll*" (J. Uitz, H. Claustre, A. Morel et S.B. Hooker), présenté dans la section suivante (les suppléments électroniques de l'article sont disponibles dans l'Annexe 1).

Les travaux présentés dans cet article ont permis d'établir une relation globale, permettant de générer à partir de  $[Chla]_{surf}$ , les profils verticaux de Chla associée à la biomasse algale totale, ainsi qu'à trois groupes phytoplanctoniques préalablement définis. Cette relation a, par la suite, été testée sur un jeu de données satellitales. Les résultats de cet exercice de validation sont présentés dans la section III.

## II. DISTRIBUTION VERTICALE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'OCEAN OUVERT : UNE ESTIMATION BASEE SUR LE CONTENU EN CHLOROPHYLLE DE SURFACE

Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean:  
an assessment based on surface chlorophyll

Julia Uitz, Hervé Claustre, André Morel et Stanford B. Hooker

*Article publié dans JGR-Oceans en Août 2006*

### Résumé

Dans la présente étude, nous avons examiné le potentiel de l'utilisation de la concentration en chlorophylle *a* de surface ( $[Chla]_{surf}$ ), telle qu'elle peut être dérivée d'observations de couleur de l'océan, afin d'inférer la biomasse phytoplanctonique intégrée dans la colonne d'eau, sa distribution verticale et sa composition taxinomique. Dans ce contexte, une importante base de données pigmentaires déterminées par Chromatographie Liquide Haute Performance (HPLC) a été analysée. Cette base de données inclue 2419 profils verticaux de pigments, échantillonnés dans des eaux du Cas 1 de statuts trophiques variés ( $0.03\text{--}6 \text{ mg Chla m}^{-3}$ ). Les relations entre  $[Chla]_{surf}$  et la distribution verticale de la chlorophylle *a*, précédemment décrites par Morel et Berthon (1989), ont été confirmées. Ces résultats nous ont permis d'aller plus loin et d'examiner les relations possibles entre  $[Chla]_{surf}$  et la composition de l'assemblage phytoplanctonique le long de la verticale. A partir de la composition pigmentaire détaillée, la contribution de trois groupes (micro-, nano- et picoplancton) à la biomasse chlorophyllienne totale peut être estimée. Corroborant de précédentes études régionales (*e.g.*, les grandes espèces dominant les environnements eutrophes, tandis que les petits organismes picoplanctoniques dominant dans les zones oligotrophes), les résultats de cette étude ont abouti à une paramétrisation empirique,

applicable à la plupart des eaux océaniques. Les capacités prédictives de cette paramétrisation ont été testées de manière satisfaisante à l'aide d'un jeu de données indépendant. Grâce à cet outil, les profils verticaux de chlorophylle *a* associés à chacun des groupes de phytoplancton peuvent être inférés à partir de la seule connaissance de  $[Chl a]_{surf}$ . En combinant cet outil à des données de couleur de l'océan, il devient possible de quantifier, à l'échelle globale, la biomasse phytoplanctonique associée à chacun des trois groupes phytoplanctoniques.

**Mots Clefs** : Composition des communautés algales, profils verticaux de pigments phytoplanctoniques, télédétection de la couleur de l'océan.



## Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll

Julia Uitz,<sup>1</sup> Hervé Claustre,<sup>1</sup> André Morel,<sup>1</sup> and Stanford B. Hooker<sup>2</sup>

Received 5 August 2005; revised 22 December 2005; accepted 31 March 2006; published 2 August 2006.

[1] The present study examines the potential of using the near-surface chlorophyll *a* concentration ( $[Chla]_{surf}$ ), as it can be derived from ocean color observation, to infer the column-integrated phytoplankton biomass, its vertical distribution, and ultimately the community composition. Within this context, a large High-Performance Liquid Chromatography (HPLC) pigment database was analyzed. It includes 2419 vertical pigment profiles, sampled in case 1 waters with various trophic states ( $0.03\text{--}6\text{ mg Chla m}^{-3}$ ). The relationships between  $[Chla]_{surf}$  and the chlorophyll *a* vertical distribution, as previously derived by Morel and Berthon (1989), are fully confirmed. This agreement makes it possible to go further and to examine if similar relationships between  $[Chla]_{surf}$  and the phytoplankton assemblage composition along the vertical can be derived. Thanks to the detailed pigment composition, and use of specific pigment biomarkers, the contribution to the local chlorophyll *a* concentration of three phytoplankton groups can be assessed. With some cautions, these groups coincide with three size classes, i.e., microplankton, nanoplankton and picoplankton. Corroborating previous regional findings (e.g., large species dominate in eutrophic environments, whereas tiny phytoplankton prevail in oligotrophic zones), the present results lead to an empirical parameterization applicable to most oceanic waters. The predictive skill of this parameterization is satisfactorily tested on a separate data set. With such a tool, the vertical chlorophyll *a* profiles of each group can be inferred solely from the knowledge of  $[Chla]_{surf}$ . By combining this tool with satellite ocean color data, it becomes possible to quantify on a global scale the phytoplankton biomass associated with each of the three algal assemblages.

**Citation:** Uitz, J., H. Claustre, A. Morel, and S. B. Hooker (2006), Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll, *J. Geophys. Res.*, *111*, C08005, doi:10.1029/2005JC003207.

### 1. Introduction

[2] A quasi-permanent monitoring of the algal content of the sunlit world ocean is only achievable by satellite observation of “ocean color.” The sea spectral reflectance, as detected by a remote sensor, can provide an estimate of the chlorophyll *a* concentration, which is commonly used as an index of the algal biomass. This estimate, however, is restricted to the upper layer of the water column only [Gordon and McCluney, 1975]. Within the context of ecological studies dealing with the vertical distribution of algal species, as well as for biogeochemical applications involving primary production, such satellite information about the near-surface layer is insufficient. Indeed, the assessment of the algal biomass must be extended downward in order to encompass the entire depth range where algae can live and grow. For instance, the transformation of

“chlorophyll maps” as obtained from spaceborne sensors into “primary production maps” [Campbell *et al.*, 2002], through the use of light-photosynthesis models, requires at least that the column-integrated algal biomass is known, and better, that the biomass vertical distribution within the decreasingly illuminated layers can be in some way described. The terms “known” or “described” actually mean “assumed” or “predicted” for each pixel of a satellite image with a sufficient degree of confidence. The creation of such a predictive capability was the main motivation of the first study carried out by Morel and Berthon [1989, hereinafter referred to as MB89].

[3] The heuristic hypothesis in MB89 was that the near-surface chlorophyll concentration is in some manner related to the column-integrated chlorophyll content, and even to the shape of the phytoplankton vertical distribution. The validity of this initial working hypothesis was amply demonstrated through the examination, and then the statistical analysis, of about 4000 vertical profiles of chlorophyll *a* concentration, determined in oceanic case 1 waters only [Gordon and Morel, 1983], and with near-surface concentrations varying over more than two orders of magnitude. The main conclusions of the MB89 study were as follows: (1) The integrated chlorophyll *a* biomass over the euphotic

<sup>1</sup>Laboratoire d’Océanographie de Villefranche, CNRS UMR 7093, and Université Pierre et Marie Curie, Villefranche-sur-Mer, France.

<sup>2</sup>Laboratory for Hydrospheric Processes, NASA/Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland, USA.

**Table 1.** Symbols Used in the Present Study and Their Significance

| Symbol                               | Significance  |
|--------------------------------------|---|
| Chla                                 | total chlorophyll <i>a</i> (chlorophyll <i>a</i> + divinyl chlorophyll <i>a</i> + chlorophyllid <i>a</i> + chlorophyll <i>a</i> allomers and epimers) |
| [Chla]                               | Chla concentration, mg m <sup>-3</sup>  |
| [P]                                  | concentration of pigment P, mg m <sup>-3</sup>  |
| PAR                                  | photosynthetically available radiation, W m <sup>-2</sup>   |
| Z <sub>pd</sub>                      | penetration depth, m  |
| [Chla] <sub>surf</sub>               | average total chlorophyll <i>a</i> within the surface layer 0–Z <sub>pd</sub> , mg m <sup>-3</sup>  |
| z                                    | geometrical depth, m  |
| Z <sub>eu</sub>                      | depth of the euphotic layer, defined as the depth where the PAR is reduced to 1% of its surface value, m  |
| ζ                                    | depth normalized with respect to Z <sub>eu</sub> : ζ = z/Z <sub>eu</sub> , dimensionless  |
| (Chla) <sub>Z<sub>eu</sub></sub>     | Chla column-integrated content, within the euphotic layer, mg m <sup>-2</sup>   |
| (Chla) <sub>1.5 Z<sub>eu</sub></sub> | Chla column-integrated content, within the 0–1.5 Z <sub>eu</sub> layer, mg m <sup>-2</sup>  |
| Chla <sub>Z<sub>eu</sub></sub>       | average column-integrated content of total chlorophyll <i>a</i> within the euphotic layer, mg m <sup>-3</sup>   |
| P(ζ)                                 | concentration of pigment P, at (the dimensionless depth) ζ, mg m <sup>-3</sup>  |
| p(ζ)                                 | concentration of pigment P normalized with respect to Chla <sub>Z<sub>eu</sub></sub> , p(ζ) = P(ζ)/Chla <sub>Z<sub>eu</sub></sub> , dimensionless     |
| micro-Chla                           | total chlorophyll <i>a</i> associated to microplankton  |
| nano-Chla                            | total chlorophyll <i>a</i> associated to nanoplankton   |
| pico-Chla                            | total chlorophyll <i>a</i> associated to picoplankton   |
| f <sub>micro</sub>                   | fraction of Chla associated to microplankton  |
| f <sub>nano</sub>                    | fraction of Chla associated to nanoplankton   |
| f <sub>pico</sub>                    | fraction of Chla associated to picoplankton   |
| Z <sub>m</sub>                       | depth of the mixed layer, m   |
| [P] <sub>max</sub>                   | maximum concentration on a considered P vertical profile, mg m <sup>-3</sup>  |
| Z <sub>max</sub>                     | depth of [P] <sub>max</sub> , m   |

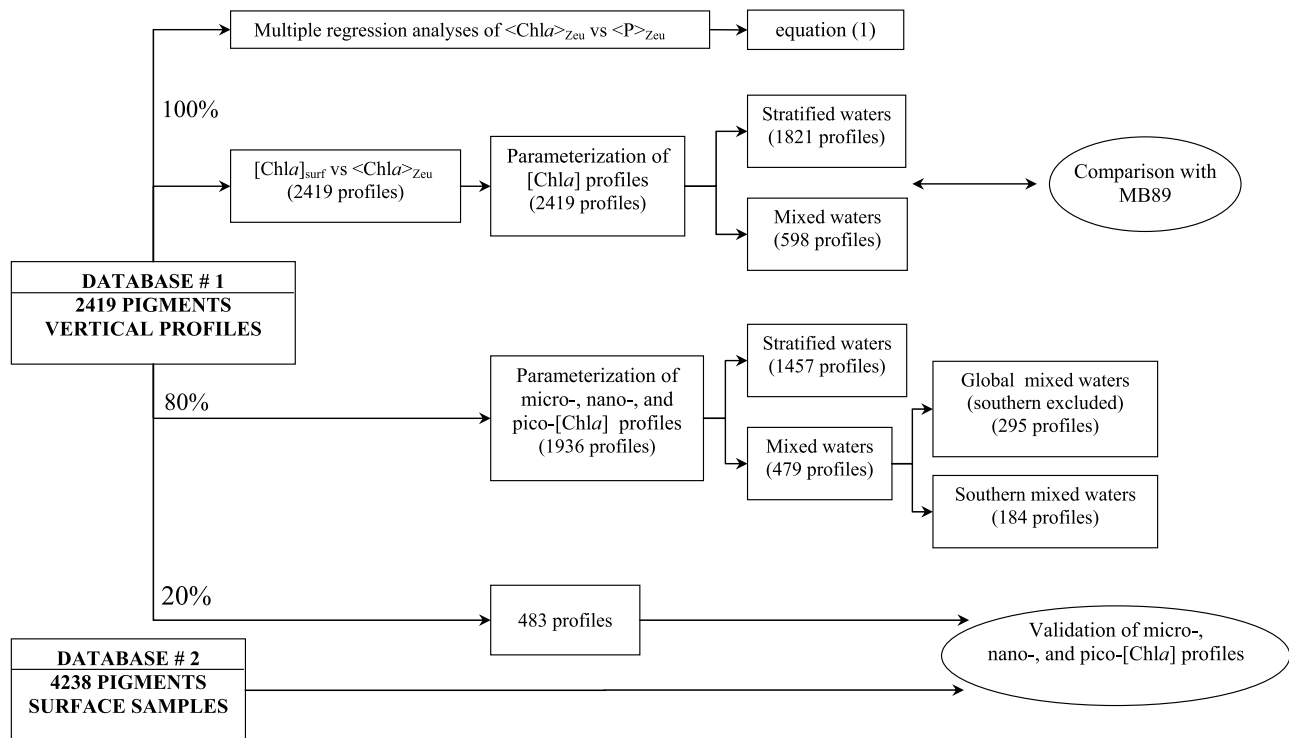
layer (mg m<sup>-2</sup>) and the near-surface chlorophyll *a* concentration (mg m<sup>-3</sup>) are highly correlated, albeit in a nonlinear fashion. (2) The vertical chlorophyll *a* profiles in stratified waters can be orderly sorted into several “trophic categories,” on the basis of the near-surface chlorophyll *a* concentration, and (3) each of these categories exhibits, in a statistical sense, a typical chlorophyll *a* vertical profile, which generally includes a somewhat pronounced, and more or less deep, chlorophyll *a* maximum; (4) for such vertically stratified waters, a parameterization was proposed which allowed the vertical structure of the chlorophyll *a* profiles to be predicted in a continuous manner from the near-surface chlorophyll *a* value alone; and finally, (5) the separate statistical analysis of vertically well mixed waters (essentially in high latitudes and in winter) showed that the vertical chlorophyll *a* profiles are essentially uniform (as intuitively expected).

[4] The present study is chiefly motivated by the considerable improvement brought by the introduction, and systematic use, of High-Performance Liquid Chromatography (HPLC) for determining the concentration of marine pigments. Indeed, in the frame of national and international programs such as Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS), HPLC pigment analyzes have been systematically carried out during at least the last decade; once merged, these data constitute an incomparable set for global ocean studies like the present one. Before proceeding further, the logical first goal of the present study is, therefore, to check the validity of the initial working hypothesis of MB89, and to confirm or modify the global description they proposed, by considering another data set, which is based on another analytical method.

[5] Beyond this first objective, it is now possible to delve deeper into the analysis. Indeed, it becomes increasingly obvious that the use of only chlorophyll *a* as a proxy for the algal biomass remains insufficient, as far as oceanic biogeochemical cycles are to be studied and ultimately mod-

eled. In effect, the “quality” of the phytoplankton populations (in particular their taxonomic composition) impacts on, or reciprocally, is a signature of, specific biogeochemical processes. For example, tiny phytoplankton are preferentially associated with the presence of regenerated forms of the nutrients they are able to utilize, whereas large phytoplankters (diatoms), which are more involved in so-called new production, develop preferentially when fresh nutrients become available [Eppley and Peterson, 1979; Malone, 1980; Goldman, 1993]. A relationship between the (instantaneous) trophic status of a water body, as locally depicted by the near-surface chlorophyll *a* content, and the local taxonomic composition of the algal assemblage can reasonably be expected [Claustre, 1994], and is worth pursuing.

[6] The HPLC method allows the assessment of the so-called “total” chlorophyll *a* concentration; this quantity will be simply noted [Chla] (see Table 1 for a list of symbols). More importantly, the HPLC method also allows a suite of accessory pigments (carotenoids and chlorophylls) to be determined. Many of these pigments are specific of individual phytoplanktonic taxa or groups [Jeffrey and Vesk, 1997]. They can thus be used as biomarkers of various phytoplankton groupings [e.g., Gieskes *et al.*, 1988; Prézélin *et al.*, 2000], and with some cautions assigned to different size classes, such as microphytoplankton, nanophytoplankton and picophytoplankton [Vidussi *et al.*, 2001]. Consequently, the column-integrated biomasses of each of the algal classes, as well as their vertical profiles, can be determined from the details of the vertical distribution of the pigment composition. As a result, the respective contribution of each class to the total standing algal stock can be assessed. The second objective of the present study is, therefore, to examine, on the basis of the analysis of HPLC data, whether some generic properties regarding the composition and vertical distribution of the various phytoplankton assemblages may be predicted from the near-surface



**Figure 1.** A flowchart showing the partition and the use of the two data sets (after quality control) for subsequent analyses.

total chlorophyll *a* concentration (hereinafter denoted  $[Chla]_{surf}$ ).

## 2. Phytoplankton Pigment Database

[7] To achieve the aforementioned objectives, a large HPLC pigment database, resulting from numerous field campaigns (about 120 cruises which mainly occurred during the last decade; Tables S1 and S2 in auxiliary material<sup>1</sup>) was analyzed. It encompasses stations sampled in case 1 waters in various hydrological and trophic conditions (ranging from oligotrophic to eutrophic situations). A statistical analysis of this database is carried out to extract, and then parameterize, the relationships between  $[Chla]_{surf}$  and (1) the chlorophyll *a* vertical content and distribution (as previously done in MB89), (2) the phytoplanktonic community composition in the upper layer, and (3) the vertical layering of these communities.

[8] Actually, two (independent) pigment databases are used in the present study. The first one includes about 2950 vertical profiles, whereas the second one includes about 4870 samples restricted to near-surface waters only. The former is used to perform statistical analyses of the shape of, and algal composition within, the vertical profiles. The latter is used exclusively for validating the statistical relationships between  $[Chla]_{surf}$  and the phytoplanktonic composition within the surface layer. The analysis methodology of using these databases is schematically presented in Figure 1.

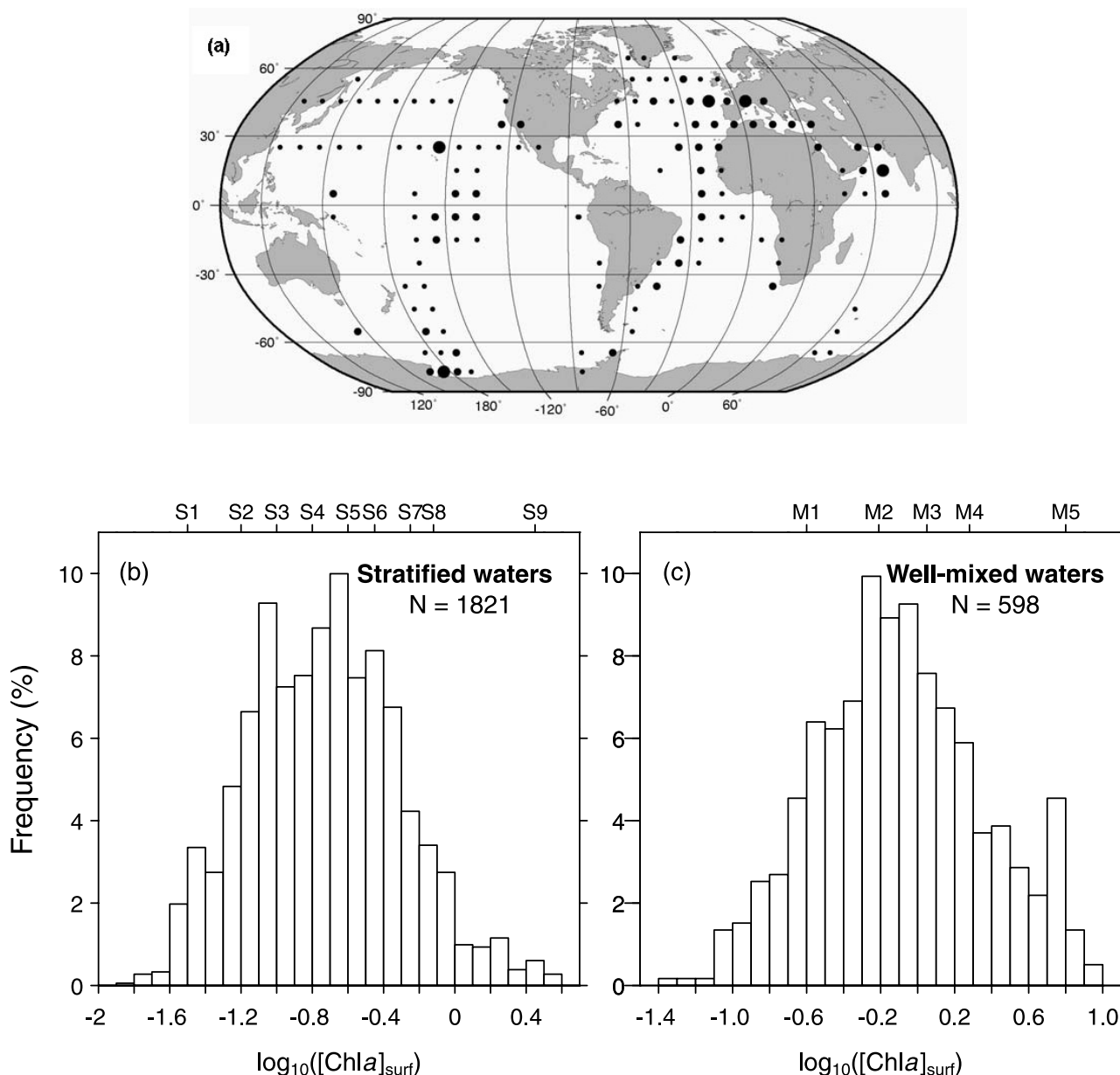
[9] The geographic distribution of the stations included in database 1 is uneven (Figure 2a). The Mediterranean Sea and

the Atlantic and Pacific Oceans are well represented (especially the subtropical gyres of the northern basins), but the South Pacific Subtropical Gyre and the Indian Ocean are less sampled. The stations in the Southern Ocean are mostly located in the Ross Sea, and there are no data from the Arctic Ocean. The statistical distribution of the stations of database 1 with respect to their near-surface chlorophyll concentration is displayed on Figures 2b and 2c (for stratified and mixed waters, respectively (see later on)). The frequency distribution for stratified waters (Figure 2b) is close to that observed for the SeaBAM data set which deals only with surface chlorophyll [O'Reilly *et al.*, 1998]. With a mean (and median) value of  $0.184 \text{ mg m}^{-3}$ , the shape of the frequency distribution is similar to that derived for the whole ocean from ocean color imagery (mean value  $0.21\text{--}0.26 \text{ mg m}^{-3}$  [Antoine *et al.*, 2005]). Therefore the data set can be considered as representative of the global ocean, even if very low and very high chlorophyll values are not well represented here (by lack of data). For mixed water, the range of chlorophyll values is wider (up to  $10 \text{ mg m}^{-3}$ ), with a considerably higher mean value ( $0.78 \text{ mg m}^{-3}$ ). The database 2 includes primarily data from the Atlantic Ocean; they were collected either during cruises not contributing to the first database, or, if acquired during the same cruises, at locations differing from those where the vertical profiles were collected (e.g., surface samples taken along transects between stations).

### 2.1. Overall Quality Assurance

[10] Because the field samples were collected by several teams, and analyzed in different laboratories using a variety of HPLC instruments and protocols, a quality assurance process is needed to ensure that the data sets can be combined coherently.

<sup>1</sup>Auxiliary material is available at <ftp://ftp.agu.org/apend/jc/2005jc003207>.



**Figure 2.** Distribution of the 2419 stations used in the present study. (a) Map showing the location of the stations. The size of the black dots indicates the number of stations within a  $10^\circ \times 10^\circ$  (latitude  $\times$  longitude) sector. The small dots correspond to less than 10 stations, medium size dots correspond to 10–100 stations, and large dots correspond to more than 100 stations. Frequency distribution (% of the total items) of the data (database 1) as a function of the surface chlorophyll concentration (decimal logarithmic scale) for (b) stratified and (c) mixed waters, respectively (see text). Note the difference between Figures 2b and 2c in abscissae scales. The labels S and M refer to the categories defined in Table 3.

[11] In a first step, the quality assurance process is applied to all individual samples, those from the surface and those belonging to vertical profiles. Obviously, a rejection is needed when the set of biomarker pigments is incomplete. Then, as the detection limit of the HPLC method depends on the sensitivity of the equipment and on the filtered volumes, samples with chlorophyll *a* concentration  $< 0.001 \text{ mg m}^{-3}$  were rejected. For accessory pigments, concentrations below  $0.001 \text{ mg m}^{-3}$  were reset to zero. This rejection has no significant impact on the amount of useful data, because such very low pigment concentrations were

normally encountered at great depths, generally beyond the depths considered in the present investigation.

[12] As shown by *Trees et al.* [2000],  $[\text{Ch}l a]$  and the sum of the concentrations of the major accessory pigments are tightly correlated, and covary in a quasi-linear manner. The same kind of covariation is thus expected, and actually does exist, in the two databases used here (not shown). It can be used as a tool to identify and eliminate some markedly deviant data. The rejection rate in this second step of the quality assurance procedure was purposefully not severe; it eliminates outlying data when the departure exceeds three

**Table 2.** Diagnostic Pigments Used in the Present Study as Biomarkers and Their Taxonomic Significance [Vidussi et al., 2001]<sup>a</sup>

| Diagnostic Pigments                                 | Abbreviations     | Taxonomic Significance                | Phytoplankton Size Class | (Chl <sub>a</sub> ) <sub>Z<sub>eu</sub></sub> : (P) <sub>Z<sub>eu</sub></sub> | Significance Level |
|---|-------------------|---------------------------------------|--------------------------|---|--------------------|
| Fucoxanthin   | Fuco              | diatoms                               | microplankton            | 1.41 ± 0.02   | p < 0.001          |
| Peridinin   | Perid             | dinoflagellates                       | microplankton            | 1.41 ± 0.10   | p < 0.001          |
| 19'-hexanoyloxyfucoxanthin                          | Hex-fuco          | chromophytes and nanoflagellates      | nanoplankton             | 1.27 ± 0.02   | p < 0.001          |
| 19'-butanoyloxyfucoxanthin                          | But-fuco          | chromophytes and nanoflagellates      | nanoplankton             | 0.35 ± 0.15   | p = 0.02           |
| Alloxanthin   | Allo              | cryptophytes                          | nanoplankton             | 0.60 ± 0.16   | p < 0.001          |
| chlorophyll <i>b</i> + divinyl chlorophyll <i>b</i> | TChl <sub>b</sub> | green flagellates and prochlorophytes | picoplankton             | 1.01 ± 0.10   | p < 0.001          |
| Zeaxanthin  | Zea               | cyanobacteria and prochlorophytes     | picoplankton             | 0.86 ± 0.09   | p < 0.001          |

<sup>a</sup>The associated mean size class, and the corresponding  $\langle \text{Chl} \rangle_{Z_{eu}}$  to  $\langle P \rangle_{Z_{eu}}$  ratios ± SD, with their significance level are also given.

standard deviations with respect to the mean covariation relationship. Indeed, a balance must be maintained between the need to remove unwanted experimental anomalies, and the need to maintain enough data in order to respect, and account for, the possible natural variability within the observations.

[13] The last quality assurance step deals specifically with the vertical profiles. The criteria adopted here are as follows: (1) Only the profiles where the euphotic depth,  $Z_{eu}$ , was reached are kept; (2) the uppermost sample of the profile must have been collected between the surface and 10 m; and (3) each profile must include a minimal number of samples (>4), so that the shape of the vertical profiles is properly resolved. Actually, a one-by-one visual inspection of the profiles is needed to eliminate those profiles insufficiently described because of a misconceived sampling strategy or a failure in the experiment.

[14] After applying the quality assurance procedures, 2419 profiles remain in database 1, and 4238 surface samples in database 2.

## 2.2. Deriving Phytoplankton Community Composition From Diagnostic Pigments

[15] The HPLC pigment analysis allows the determination of a suite of pigments (usually up to 15). A first group of pigments, namely chlorophyll *a*, divinyl chlorophyll *a* and chlorophyllide *a*, is called total chlorophyll *a*, and the sum of their concentration is noted [Chl<sub>a</sub>]. Let us note that with this technique, chlorophyll *a* can be unambiguously separated from phaeopigments (generally insignificant in most of the open ocean waters). This was not the case in the MB89 study, where the quantity denoted C was either the chlorophyll *a* concentration or, when the acid fluorometric method was employed, the sum of chlorophyll *a* plus phaeopigments concentrations. Actually, it has been acknowledged [Gibbs, 1979; Mantoura et al., 1997] that the fluorometric method leads to an underestimate of chlorophyll *a* and an overestimate of phaeopigments when chlorophyll *b* is present. These drawbacks disappear with the HPLC method.

[16] Beside chlorophyll *a*, other pigments (i.e., accessory pigments) can be determined via HPLC. Some are typical of phytoplanktonic groups and can be used as biomarkers. In order to condense the information contained within the full suite of pigments, and along the lines of previous studies [Gieskes et al., 1988; Claustre, 1994; Vidussi et al., 2001], so-called “pigment indices” are constructed with the objective of quantifying the taxonomic composition by using a minimal set of pigments. Seven major pigments are

thus selected as being representative of distinct phytoplankton groups. Their taxonomic significance is summarized in Table 2 [see also Vidussi et al., 2001, Table 1, and supporting references therein]. These seven pigments are fucoxanthin, peridinin, 19'-hexanoyloxyfucoxanthin, 19'-butanoyloxyfucoxanthin, alloxanthin, chlorophyll *b* and divinyl chlorophyll *b*, and zeaxanthin.

[17] Claustre [1994] proposed a method to quantify the relative proportion of diatoms plus dinoflagellates (collectively called “microplankton”) within an algal stock, on the basis of the presence of fucoxanthin and (or) peridinin. Their proportion is represented by the ratio of concentrations

$$([\text{Fuco}] + [\text{Perid}]) / \text{DP},$$

where DP represents the sum of all “diagnostic pigments” concentrations:

$$\text{DP} = [\text{Fuco}] + [\text{Perid}] + [\text{Hex-fuco}] + [\text{But-fuco}] + [\text{Allo}] + [\text{TChl}_b] + [\text{Zea}].$$

[18] Later, Vidussi et al. [2001] extended this concept by proposing three exclusive groupings of specific pigments (among the seven significant ones), with the objective of identifying three size classes and quantifying their relative proportion. These classes are the microplankton (quantified by the ratio already introduced by Claustre [1994]), the nanoplankton (2–20 μm), and the picoplankton (<2 μm); these two new classes are specifically assessed by forming the (mutually exclusive) ratios:

$$([\text{Hex-fuco}] + [\text{But-fuco}] + [\text{Allo}]) / \text{DP},$$

and

$$([\text{TChl}_b] + [\text{Zea}]) / \text{DP},$$

respectively. It should be noted (as already acknowledged by Vidussi et al. [2001]) that the pigment grouping here proposed does not strictly reflect the true size of phytoplankton communities. Indeed, some taxonomic pigments might be shared by various phytoplankton groups (e.g., small amounts of fucoxanthin, the main carotenoid of diatoms, may also be found in some prymnesiophytes and pelagophytes), and also some phytoplankton groups may encompass a wide size range (e.g., diatoms are sometimes observed in the nanosize range, even if generally they belong to microplankton). Notwithstanding this possible

ambiguities and the due reservation about the exact meaning of size class, this term (as well as the appellations pico, nano, micro) will be conventionally employed in what follows for the sake of brevity.

[19] These approaches provide relative proportions of classes within the phytoplanktonic assemblage (globally quantified as DP). They cannot be straightforwardly applied if the ultimate goal is a quantification of each class in terms of their concentration in chlorophyll *a*. Indeed, an equal weight given to each of the accessory pigment markers (as it is the case in the definition of DP) does not account for the natural values of the chlorophyll *a* to diagnostic pigments ratios, which in general differ from unity.

[20] *Gieskes et al.* [1988] carried out a multiple regression analysis of [Chl*a*] and the concentration of the most important accessory pigments. The partial slopes of such regressions provide the best estimates of the chlorophyll *a* to diagnostic pigments ratios (for the data set considered). The present study combines this multiple regression approach and the three specific groupings as proposed by *Vidussi et al.* [2001]. The entire database 1 (2419 profiles) is, therefore, submitted to such a multiple regression analysis (see flowchart, Figure 1), not at the level of individual samples, but after a vertical integration has been performed over the euphotic layer; in other words, the chlorophyll *a* content  $\langle \text{Chl}a \rangle_{Z_{\text{eu}}}$  and the seven pigment contents  $\langle P \rangle_{Z_{\text{eu}}}$ , are considered for the regression.

[21] This regression is highly significant ( $r^2 = 0.76$ ;  $n = 2419$ ;  $p < 0.001$ ). The coefficients of this regression are given in Table 2, with their standard deviation and significance level. These coefficients represent the best estimates of the seven ratios  $\langle \text{Chl}a \rangle_{Z_{\text{eu}}} / \langle P \rangle_{Z_{\text{eu}}}$ . These slopes are then used to form the weighted sum of all the diagnostic pigments concentrations,  $\Sigma \text{DP}_w$ , expressed as:

$$\begin{aligned} \Sigma \text{DP}_w = & 1.41[\text{Fuco}] + 1.41[\text{Perid}] + 1.27[\text{Hex-fuco}] \\ & + 0.35[\text{But-fuco}] + 0.60[\text{Allo}] + 1.01[\text{TChlb}] \\ & + 0.86[\text{Zea}] \end{aligned} \quad (1)$$

[22] In contrast to DP,  $\Sigma \text{DP}_w$  represents the chlorophyll *a* concentration, which can be reconstructed from the knowledge of the concentration of the seven other pigments. The fractions of the chlorophyll *a* concentration associated with each of the three phytoplanktonic classes ( $f_{\text{micro}}$ ,  $f_{\text{nano}}$  and  $f_{\text{pico}}$ ) are subsequently derived according to

$$f_{\text{micro}} = (1.41[\text{Fuco}] + 1.41[\text{Perid}]) / \Sigma \text{DP}_w \quad (2a)$$

$$f_{\text{nano}} = (1.27[\text{Hex-fuco}] + 0.35[\text{But-fuco}] + 0.60[\text{Allo}]) / \Sigma \text{DP}_w \quad (2b)$$

$$f_{\text{pico}} = (1.01[\text{TChlb}] + 0.86[\text{Zea}]) / \Sigma \text{DP}_w \quad (2c)$$

[23] These three exclusive groupings obviously are not mathematically independent because their sum is equal to 1.

The actual chlorophyll *a* concentration associated with each of the three classes is derived according to:

$$\text{micro-}[\text{Chl}a] = f_{\text{micro}} \times [\text{Chl}a] \quad (3a)$$

$$\text{nano-}[\text{Chl}a] = f_{\text{nano}} \times [\text{Chl}a] \quad (3b)$$

$$\text{pico-}[\text{Chl}a] = f_{\text{pico}} \times [\text{Chl}a] \quad (3c)$$

[24] A recent HPLC intercomparison exercise of pigment determination on natural samples, involving four laboratories, showed that [Chl*a*] can be determined to within an uncertainty of approximately 8% [*Claustre et al.*, 2004]; the accuracy for accessory pigments is generally less. It was shown, however, that pigment ratios (as in equations (2)) are determined with a better accuracy than individual accessory pigment concentrations (by the virtue of normalization, which cancels some analytical uncertainties). Consequently, it is believed that the use of equations (2) and (3) is very likely the most accurate approach when combining different data sources.

### 2.3. Using and Sorting the Data

[25] The 2419 vertical profiles (database 1) are first used to study the relationship between  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  and the vertically integrated chlorophyll *a* contents  $\langle \text{Chl}a \rangle_{Z_{\text{eu}}}$  and  $\langle \text{Chl}a \rangle_{1.5Z_{\text{eu}}}$ , from 0 to  $Z_{\text{eu}}$  and to  $1.5 Z_{\text{eu}}$ , respectively. Thereafter, these profiles are used to develop a parameterization of the shape of the [Chl*a*] profiles according to the trophic status, which is conventionally depicted by  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$ . This phase of the present work aims at testing the MB89 results against an entirely different database.

[26] In a second phase, the same database is split into two subsets by using a random sorting. The first subset comprises 80% of the vertical profiles (1936 stations), which are statistically analyzed in view of deriving the vertical average profiles of fractional [Chl*a*] (namely the micro-[Chl*a*], nano-[Chl*a*], and pico-[Chl*a*] profiles), and then of proposing a parameterization for these profiles. The remaining profiles (483 stations) are used to validate the proposed parameterization.

## 3. Methods

### 3.1. Relating Near-Surface and Vertically Integrated Chlorophyll *a* Contents

[27] The procedure (as in MB89) first requires that the stations in well-mixed waters and in stratified waters be identified and considered separately. This sorting is made according to the ratio between the depth of the euphotic layer,  $Z_{\text{eu}}$ , and the mixed layer depth,  $Z_{\text{m}}$ . The station is assumed to be in well-mixed waters when  $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{m}} < 1$ , and in a stratified water column if  $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{m}} > 1$ . The euphotic depth ( $Z_{\text{eu}}$ ), generally not measured, as well as the mixed layer depth ( $Z_{\text{m}}$ ), were not available. Thus the euphotic depth was inferred from the [Chl*a*] vertical profile, using a bio-optical model for light propagation. In MB89, the model of *Morel* [1988] was used. This model has been recently revised [*Morel and Maritorena*, 2001], yielding minor changes in  $Z_{\text{eu}}$  (actually slightly increased  $Z_{\text{eu}}$  values in

**Table 3.** Trophic Categories Defined With Respect to the Chlorophyll *a* Concentration Within the Surface Layer,  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$ , and the Associated Parameters<sup>a</sup>

|   | Stratified Waters  |           |           |          |         |         |         |         | Mixed Waters       |                   |         |       |       |                 |
|---|--------------------|-----------|-----------|----------|---------|---------|---------|---------|--------------------|-------------------|---------|-------|-------|-----------------|
|   | S1                 | S2        | S3        | S4       | S5      | S6      | S7      | S8      | S9                 | M1                | M2      | M3    | M4    | M5              |
| $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$ range, $\text{mg m}^{-3}$               | <0.04 <sup>b</sup> | 0.04–0.08 | 0.08–0.12 | 0.12–0.2 | 0.2–0.3 | 0.3–0.4 | 0.4–0.8 | 0.8–2.2 | 2.2–4 <sup>c</sup> | <0.4 <sup>d</sup> | 0.4–0.8 | 0.8–1 | 1–4   | >4 <sup>e</sup> |
| Number of profiles  | 109                | 268       | 269       | 320      | 287     | 180     | 260     | 110     | 18                 | 155               | 153     | 53    | 182   | 55              |
| Average $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$ , $\text{mg m}^{-3}$            | 0.032              | 0.062     | 0.098     | 0.158    | 0.244   | 0.347   | 0.540   | 1.235   | 2.953              | 0.244             | 0.592   | 0.885 | 1.881 | 6.320           |
| Average $\overline{\text{Chl}a}_{Z_{\text{eu}}}$ , $\text{mg m}^{-3}$ | 0.0910             | 0.151     | 0.185     | 0.250    | 0.338   | 0.410   | 0.578   | 1.206   | 2.950              | 0.280             | 0.591   | 0.872 | 2.059 | 7.574           |
| Average $(\text{Chl}a)_{Z_{\text{eu}}}$ , $\text{mg m}^{-2}$          | 10.54              | 14.15     | 15.98     | 18.79    | 22.09   | 24.70   | 29.72   | 44.05   | 71.98              | 19.90             | 30.27   | 37.57 | 58.64 | 120.00          |
| Average $(\text{Chl}a)_{1.5 Z_{\text{eu}}}$ , $\text{mg m}^{-2}$      | 18.27              | 22.13     | 24.74     | 27.19    | 29.42   | 31.83   | 38.22   | 58.18   | 101.33             | 28.46             | 40.22   | 51.49 | 85.42 | 178.37          |
| Average $Z_{\text{eu}}$ , m   | 119.1              | 99.9      | 91.0      | 80.2     | 70.3    | 63.4    | 54.4    | 39.8    | 26.1               | 77.1              | 53.2    | 44.0  | 31.5  | 16.9            |
|   | (12.2)             | (15.4)    | (11.8)    | (12.6)   | (11.9)  | (9.3)   | (8.2)   | (8.0)   | (4.5)              | (14.3)            | (6.8)   | (4.6) | (6.8) | (2.4)           |

<sup>a</sup>These parameters are derived from the calculations involving the complete database 1 and are presented as averages and standard deviations (the latter shown in parentheses).

<sup>b</sup>Minimum value 0.015  $\text{mg m}^{-3}$ .

<sup>c</sup>Maximum value 3.97  $\text{mg m}^{-3}$ .

<sup>d</sup>Minimum value 0.047  $\text{mg m}^{-3}$ .

<sup>e</sup>Maximum value 23.9  $\text{mg m}^{-3}$ .

oligotrophic waters). This revised model is used in the present study. For the mixed layer depths, the values were extracted for the appropriate month and geographic location from the World Ocean Atlas [*Monterey and Levitus, 1997*]. Another recent mixed layer depth climatology [*de Boyer Montégut et al., 2004*] was also used with no significant impact on the partitioning between mixed and stratified waters (2% of the total number of stations changed their categorization).

[28] The statistical analysis is performed on the basis of two dimensionless quantities. A dimensionless depth,  $\zeta$ , is introduced, which is obtained by dividing the geometrical depth,  $z$ , by  $Z_{\text{eu}}$ :

$$\zeta = z/Z_{\text{eu}} \quad (4)$$

[29] Even when scaled with respect to  $\zeta$ , the various profiles with differing pigment content cannot be straightforwardly compared. Another normalization is needed, which consists of considering dimensionless chlorophyll *a* concentrations, denoted  $c(\zeta)$ , defined as:

$$c(\zeta) = [\text{Chl}a(\zeta)]/\overline{\text{Chl}a}_{Z_{\text{eu}}} \quad (5)$$

where  $\overline{\text{Chl}a}_{Z_{\text{eu}}}$  is the average concentration within the euphotic layer, namely,

$$\overline{\text{Chl}a}_{Z_{\text{eu}}} = (Z_{\text{eu}})^{-1} \int_0^{Z_{\text{eu}}} [\text{Chl}a(z)]dz, \quad (6)$$

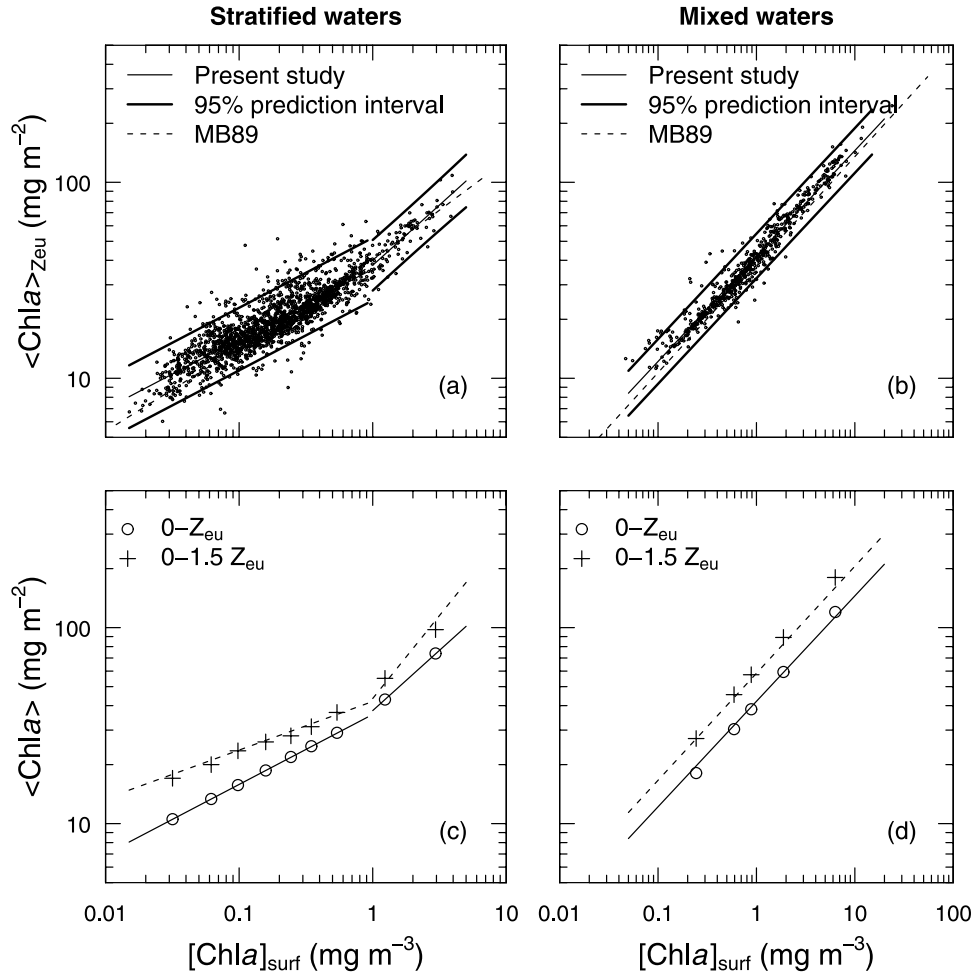
which, in practice, is computed by a trapezoidal integration, on the basis of the discrete data. After this double normalization has been applied, the dimensionless  $c(\zeta)$  profiles can be pooled together and compared, regardless of their absolute magnitudes.

[30] In anticipation of further statistical analyses of the shape of the profiles, it is convenient to describe these profiles with regularly spaced  $c(\zeta)$  values. This is obtained by linear interpolation between the actual data, with an increment in  $\zeta$  equal to 0.1. This interpolation is extended beyond  $Z_{\text{eu}}$  ( $\zeta > 1$ ), whenever possible. The rationale for this extension lies in the frequent occurrence of a deep chlorophyll maximum in the vicinity of, or slightly beyond,  $Z_{\text{eu}}$ , particularly in oligotrophic waters [*Letellier et al., 2004*].

[31] The dimensionless  $c(\zeta)$  profiles are then sorted according to their absolute  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  value into different “trophic categories,” which are defined by successive intervals within the  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  continuum. These intervals and their limits are given in Table 3. For each category, an average  $c(\zeta)$  profile is computed, with its standard deviation (see Figures S1–S8 in auxiliary material).

### 3.2. Parameterization of the Chlorophyll *a* Vertical Profiles

[32] The regular change in shape of the chlorophyll *a* profiles as a function of  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  allows its parameterization. In MB89, the average dimensionless profile of each trophic category was modeled by using a generalized Gaussian profile [*Lewis et al., 1983*], superimposed onto a constant background concentration. A slightly modified version of this model is introduced here. Its purpose is to



**Figure 3.** Integrated Chla content over the euphotic layer,  $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$ , plotted as a function of the surface Chla concentration,  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$ , for (a) stratified waters and (b) mixed waters. Solid lines represent the results of the regression according to equation (8) and Table 4, and bold lines delimit the 95% prediction interval. The dashed lines reproduce the regression line of MB89. (c) Stratified waters and (d) mixed waters, in which open dots and crosses represent  $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$  and  $\langle \text{Chla} \rangle_{1.5Z_{\text{eu}}}$ , respectively. They have been computed for each trophic category, by using the modeled profiles (section 4.3); they are compared to the results of the regression analyses: Solid lines are reproduced from Figures 3a and 3b, and dashed lines are from the regression between  $\langle \text{Chla} \rangle_{1.5Z_{\text{eu}}}$  and  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  (Table 4).

account for the fact that surface chlorophyll values generally exceed the deepest values (beyond  $Z_{\text{eu}}$  or more), which is incompatible with a constant background. The constant background is, therefore, simply replaced by a linear decrease with a slope,  $s$ , starting from the surface value,  $C_b$ . The generic equation (with 5 parameters) is written as

$$c(\zeta) = C_b - s\zeta + C_{\text{max}} \exp\left\{-\left[\frac{(\zeta - \zeta_{\text{max}})}{\Delta\zeta}\right]^2\right\}, \quad (7)$$

where  $C_{\text{max}}$  represents the maximum concentration,  $\zeta_{\text{max}}$  the depth at which this maximum occurs, and  $\Delta\zeta$  depicts the width of the peak.

## 4. Results

### 4.1. Column-Integrated and Surface Chlorophyll $a$

[33] In MB89, a distinction was made between the arithmetic mean concentration over the first penetration

depth,  $Z_{\text{eu}}/4.6$  [Gordon and McCluney, 1975] and the weighted concentration within the same layer (denoted  $C_{\text{sat}}$ ). This distinction was shown to be useless. Here, a unique quantity, denoted  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$ , is used and represents the arithmetic average over the first penetration depth. The chlorophyll  $a$  content integrated over the euphotic zone,  $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$ , is studied as a function of  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$ . The log-log plots of these quantities (Figure 3) suggest that nonlinear relationships of the form

$$\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}} = A[\text{Chla}]_{\text{surf}}^B \quad (8)$$

are appropriate, where the exponent  $B$  is notably below unity. Stratified and mixed waters are studied separately.

[34] In the plot for stratified regimes (Figure 3a), a change in the slope (already noted in MB89) distinctly occurs around  $[\text{Chla}]_{\text{surf}} \approx 1 \text{ mg m}^{-3}$ , so two separate regression analyses on each side of this threshold are carried out

**Table 4.** Statistical Relationships Between the Average Chl *a* Concentration Within the Surface Layer,  $[Chl a]_{surf}$ , and the Chl *a* Integrated Content Within the Euphotic Layer,  $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}}$ , and Within the 0–1.5  $Z_{eu}$  Layer,  $\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}}$ <sup>a</sup>

| Present Study   | MB89   |
|---|--|
| <i>Stratified Waters</i>  |  |
| For $[Chl a]_{surf} \leq 1 \text{ mg m}^{-3}$<br>$\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 36.1 [Chl a]_{surf}^{0.357 \text{ b}}$ , $n = 1743$ , $r^2 = 0.73$ , $p < 0.001$<br>$\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}} = 42.0 [Chl a]_{surf}^{0.248 \text{ b}}$ , $n = 1129$ , $r^2 = 0.43$ , $p < 0.001$ | $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 38.0 [Chl a]_{surf}^{0.425}$ |
| For $[Chl a]_{surf} > 1 \text{ mg m}^{-3}$<br>$\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 37.7 [Chl a]_{surf}^{0.615 \text{ b}}$ , $n = 78$ , $r^2 = 0.70$ , $p < 0.001$<br>$\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}} = 43.5 [Chl a]_{surf}^{0.847 \text{ b}}$ , $n = 59$ , $r^2 = 0.68$ , $p < 0.001$        | $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 40.2 [Chl a]_{surf}^{0.507}$ |
| <i>Mixed Waters</i>   |  |
| $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 42.1 [Chl a]_{surf}^{0.538 \text{ b}}$ , $n = 598$ , $r^2 = 0.95$ , $p < 0.001$<br>$\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}} = 58.5 [Chl a]_{surf}^{0.546 \text{ b}}$ , $n = 489$ , $r^2 = 0.90$ , $p < 0.001$  | $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}} = 38.0 [Chl a]_{surf}^{0.551}$ |

<sup>a</sup>The relationships obtained by MB89 are also reproduced.  $[Chl a]_{surf}$  values are given in  $\text{mg m}^{-3}$ , and  $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}}$  and  $\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}}$  values are given in  $\text{mg m}^{-2}$ .

<sup>b</sup>See equation (8) in text.

(Table 4). In the domain below the threshold, the scatter of the data points is more important than above, and reflects the variability partly due to the existence of a deep chlorophyll maximum typical of oligotrophic conditions. In mixed waters, the log-log plot of  $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}}$  versus  $[Chl a]_{surf}$  (Figure 3b) shows a unique linear trend, a steeper slope (Table 4), and a lower scatter in the data points, as a result of the rather homogenous pigment distribution.

[35] The present results are very consistent with, and independently confirm, those of MB89 (shown as dashed lines in Figure 3). The factor and exponent values (A and B) arrived at are slightly differing from those in MB89 (see Table 4), but the differences are statistically insignificant. The closeness of the exponents for mixed waters and for stratified waters as soon as  $[Chl a]_{surf} > 1 \text{ mg m}^{-3}$  (0.538 versus 0.615, respectively; Table 4) emphasizes that the algal biomass in eutrophic conditions remains rather uniformly distributed within the euphotic layer, essentially as a consequence of its reduced thickness.

[36] Because it is recognized that an important phytoplanktonic biomass is often present below the euphotic depth, the study is complemented by considering a thicker layer, extended down to 1.5  $Z_{eu}$ . The column content integrated over this layer,  $\langle Chl a \rangle_{1.5 Z_{eu}}$ , is regressed against  $[Chl a]_{surf}$ , as above. The corresponding parameters A and B are provided in Table 4 (see also Figures 3c and 3d).

## 4.2. Chlorophyll *a* Vertical Profiles

[37] On the basis of increasing  $[Chl a]_{surf}$  values, the vertical chlorophyll *a* profiles have been sorted into nine trophic categories for the stratified waters, from S1 to S9, and five for the mixed waters, from M1 to M5 (instead of seven and two in MB89, respectively). This more detailed categorization was possible because lower surface concentrations ( $< 0.04$  for S1) were present in sufficient number, and the populated middle range of concentrations could be resolved into more classes (see Table 3 and Figures 2b and 2c). At the extreme (high values) end, the S8, S9, and M5 classes, contain significantly less data.

### 4.2.1. Stratified Waters

[38] In these waters, the shape of the average dimensionless profiles (down to  $\zeta = 2$ ) exhibits a remarkably regular change along the trophic status (Figure 4a). When  $[Chl a]_{surf}$  increases, the change in shape is characterized by (1) a smooth ascent of the chlorophyll *a* maximum, from a depth

equal to about  $Z_{eu}$  for S1, up to the near-surface for S9; and (2) a regular decrease in the relative magnitude of the deep maximum with respect to the background. This change is very similar to that described in MB89 (their categories a to g, for stratified regimes).

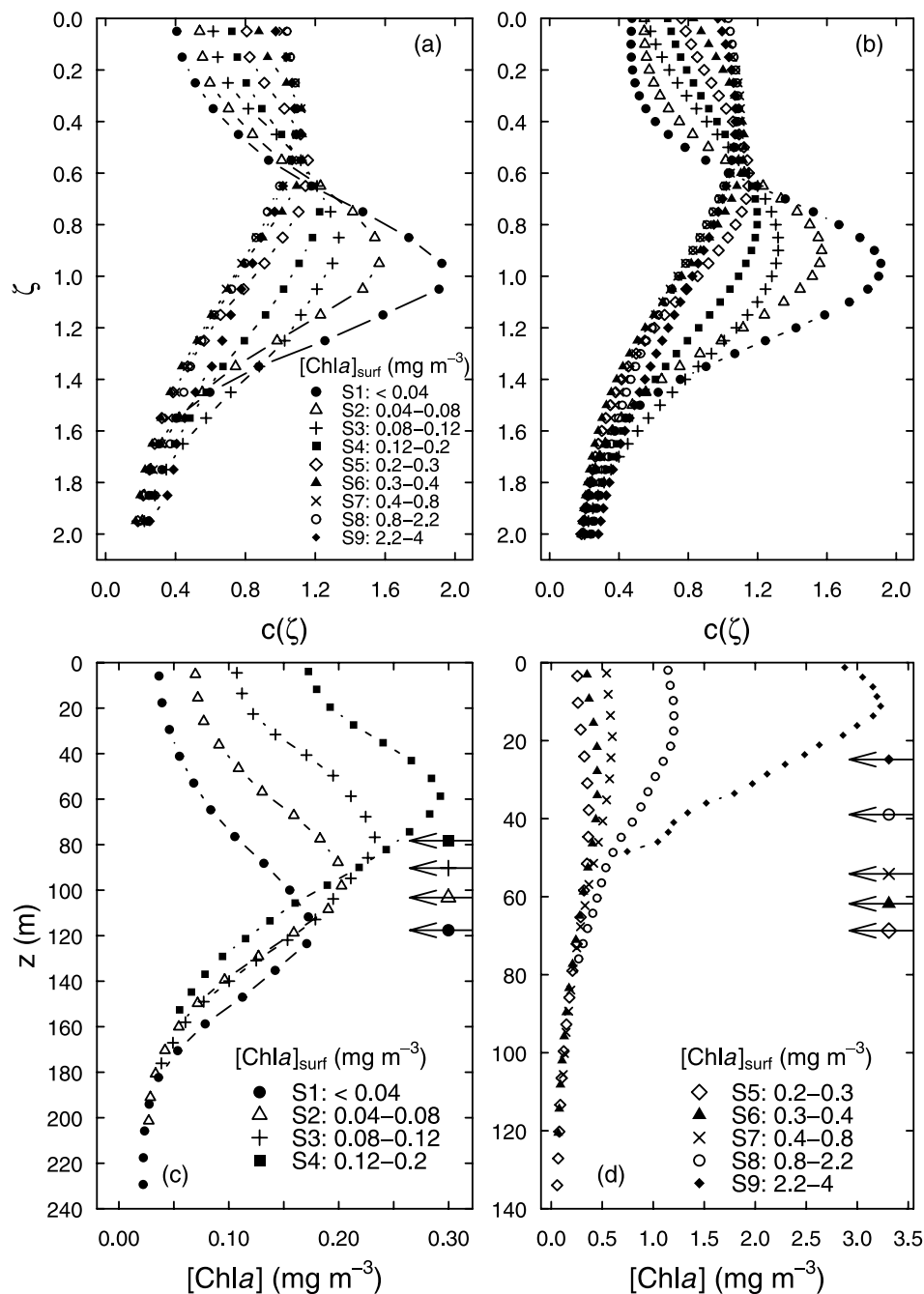
[39] These mean profiles are used in conjunction with equation (7). The fitting procedure (a Newton-type algorithm from the library of the R software [*R Development Core Team*, 2004]) allows the five parameters involved in equation (7) to be derived for each category from S1 to S9 (Table 5). With these parameters, the modeled profiles are computed by using the average  $[Chl a]_{surf}$  value of each category (Table 3); they compare well with the average profiles (Figure 4b). The regular change in shape suggests that the parameterization can be used in a continuous fashion. For any  $[Chl a]_{surf}$  value, the appropriate five parameters can be linearly interpolated between the two categories (depicted by their  $[Chl a]_{surf}$  values in Table 3) that bracket the actual value (note that this interpolation was made through polynomials in MB89).

[40] The dimensionless profiles can be restored to their physical values (i.e., “rescaled” in concentration and depth) by reintroducing the actual  $Z_{eu}$  and  $\overline{Chl a}_{Z_{eu}}$  values. Both are retrieved using equation (8), linking  $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}}$  to  $[Chl a]_{surf}$ , and  $Z_{eu}$  to  $\langle Chl a \rangle_{Z_{eu}}$  [Morel and Maritorena, 2001, equation (6)]. These restored profiles (Figures 4c and 4d) provide an undistorted visualization of the physical profiles and of their change when the surface concentration changes. For the whole range, when  $[Chl a]_{surf}$  increases from about 0.03 to 3.0  $\text{mg m}^{-3}$  (S1 to S9), the chlorophyll *a* maximum increases from 0.17 to 3  $\text{mg m}^{-3}$ , whereas  $Z_{eu}$  decreases from about 120 to 25 m.

[41] A quantitative comparison of the present parameterization and that of MB89 has been performed by using a synthetic set of  $[Chl a]_{surf}$  values. The results show that the profiles generated by both parameterizations are in general fully consistent (see Figure S9 in auxiliary material).

### 4.2.2. Vertically Mixed Waters

[42] In this regime, the average dimensionless chlorophyll *a* profiles (Figure 5a) show a rather featureless shape: no maximum (except for M1), a constant concentration which remains approximately equal (to within  $\pm 10\%$ ) to the average concentration within the euphotic layer, and finally a systematic decrease in concentration (by about a



**Figure 4.** Chla vertical profiles for stratified waters: (a) the average dimensionless Chla profiles obtained for each trophic category, (b) the corresponding modeled dimensionless Chla profiles, (c) the rescaled Chla profiles for categories S1 to S4, and (d) the rescaled Chla profiles for categories S5 to S9. For each of the rescaled profiles, the position of  $Z_{eu}$  is indicated by an arrow identified by the symbol corresponding to its trophic category. Note that the standard deviations not shown are available for each category and displayed on separate figures in auxiliary material (Figures S1–S8).

factor of 2) between  $Z_{eu}$  and  $2 Z_{eu}$ . The values observed at  $2 Z_{eu}$ , however, are still about 40% of the average value within the euphotic column, (instead of less than 20% in stratified waters), which is a signature of the deep vertical mixing. The physically rescaled profiles (Figures 5b and 5c) show that  $[Chla]$  varies from approximately 0.2 to about  $5\ mg\ m^{-3}$ . The first situation with low concentrations (M1) is actually encountered during the winter vertical mixing in

the North Atlantic, and also in the Mediterranean Sea. The M5 category essentially (75%) includes observations in the Ross Sea, with a mixed layer extending deeper (40–80 m) than the euphotic layer (20 m). Actual surface  $[Chla]$  range from 4 to about  $30\ mg\ m^{-3}$ . The average profile exhibits a weakly marked chlorophyll maximum (+15% compared to the surface value). The present results and those in MB89 for these mixed regimes agree remarkably well.

**Table 5.** Values of the Five Parameters to be Used in Equation (7), Obtained for the Average Dimensionless Vertical Profiles of Chla, Micro-Chla, Nano-Chla, and Pico-Chla, for Each Trophic Class of the Stratified Waters (S1 to S9)

| Trophic Class | Chla           |       |                  |                  |       | Micro-Chla     |       |                  |                  |       | Nano-Chla      |       |                  |                  |       | Pico-Chla      |       |                  |                  |       |
|---------------|----------------|-------|------------------|------------------|-------|----------------|-------|------------------|------------------|-------|----------------|-------|------------------|------------------|-------|----------------|-------|------------------|------------------|-------|
|               | C <sub>b</sub> | s     | C <sub>max</sub> | ζ <sub>max</sub> | Δζ    | C <sub>b</sub> | s     | C <sub>max</sub> | ζ <sub>max</sub> | Δζ    | C <sub>b</sub> | s     | C <sub>max</sub> | ζ <sub>max</sub> | Δζ    | C <sub>b</sub> | s     | C <sub>max</sub> | ζ <sub>max</sub> | Δζ    |
| S1            | 0.471          | 0.135 | 1.572            | 0.969            | 0.393 | 0.036          | 0.020 | 0.122            | 1.012            | 0.532 | 0.138          | 0.033 | 0.764            | 0.980            | 0.451 | 0.222          | 0.114 | 0.906            | 0.970            | 0.352 |
| S2            | 0.533          | 0.172 | 1.194            | 0.921            | 0.435 | 0.071          | 0.020 | 0.173            | 0.885            | 0.406 | 0.129          | 0.014 | 0.589            | 0.899            | 0.454 | 0.242          | 0.109 | 0.627            | 0.977            | 0.427 |
| S3            | 0.428          | 0.138 | 1.015            | 0.905            | 0.630 | 0.076          | 0.021 | 0.126            | 0.835            | 0.424 | 0.142          | 0     | 0.463            | 0.872            | 0.526 | 0.254          | 0.099 | 0.437            | 0.969            | 0.634 |
| S4            | 0.570          | 0.173 | 0.766            | 0.814            | 0.586 | 0.071          | 0.021 | 0.160            | 0.776            | 0.546 | 0.192          | 0.037 | 0.400            | 0.782            | 0.535 | 0.271          | 0.100 | 0.255            | 0.858            | 0.637 |
| S5            | 0.611          | 0.214 | 0.676            | 0.663            | 0.539 | 0.145          | 0.050 | 0.163            | 0.700            | 0.479 | 0.188          | 0.055 | 0.418            | 0.650            | 0.640 | 0.159          | 0.052 | 0.176            | 0.574            | 0.650 |
| S6            | 0.390          | 0.109 | 0.788            | 0.521            | 0.681 | 0.173          | 0.044 | 0.161            | 0.600            | 0.508 | 0.331          | 0.132 | 0.294            | 0.501            | 0.516 | 0.176          | 0.071 | 0.129            | 0.458            | 0.626 |
| S7            | 0.569          | 0.183 | 0.608            | 0.452            | 0.744 | 0.237          | 0.077 | 0.158            | 0.521            | 0.543 | 0.201          | 0.084 | 0.350            | 0.402            | 0.724 | 0.009          | 0     | 0.251            | 0.239            | 0.943 |
| S8            | 0.835          | 0.298 | 0.382            | 0.512            | 0.625 | 0.331          | 0.105 | 0.278            | 0.451            | 0.746 | 0.227          | 0.081 | 0.198            | 0.181            | 0.690 | 0.094          | 0.040 | 0.109            | 0.187            | 0.618 |
| S9            | 0.188          | 0     | 0.885            | 0.378            | 1.081 | 0.891          | 0.302 | 0.000            | 0.277            | 1.014 | 0.171          | 0     | 0.088            | 0.375            | 0.352 | 0.051          | 0.023 | 0.000            | 0.052            | 0.417 |

### 4.3. Coherence Between the Chlorophyll *a* Profiles and the Column-Integrated Content

[43] The two previous and independent statistical analyses have related the surface chlorophyll *a* first to the column-integrated content (section 4.1), and secondly to the vertical profiles (section 4.2). From the second study, it was possible to extract and then parameterize typical profiles as a function of  $[Chla]_{surf}$ . The internal consistency of the two approaches is easily tested. After being scaled in physical units, the modeled profiles (S1 to S9, and M1 to M5) can be vertically integrated down to  $Z_{eu}$ , and  $1.5 Z_{eu}$ , to provide  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  and  $\langle Chla \rangle_{1.5 Z_{eu}}$ . The corresponding values are plotted on Figures 3c and 3d, in a format similar to that used for the field data. The comparison with the regression lines reproduced from Figures 3a and 3b shows the agreement between the two statistical approaches is excellent regarding the column content within the euphotic layer. When considering the extended euphotic layer ( $1.5 Z_{eu}$ ), the vertically integrated biomass is increased by 25% in eutrophic stratified waters, and by more than 60% in oligotrophic waters, as a logical consequence of the inclusion of the deep chlorophyll maximum. In mixed waters, the increase is of the order of 40%, regardless of the trophic level.

### 4.4. Microplankton, Nanoplankton, and Picoplankton Respective Contributions in Stratified Waters

#### 4.4.1. Column-Integrated Contents

[44] The fraction (80%) of database 1 is now used to study the vertical distribution of the phytoplankton composition (Figure 1). By using the detailed pigment composition together with equations (2) and (3), the fractional  $[Chla]$  related to each of the three size classes, can be computed at each depth and for each profile. The profiles are then vertically integrated down to  $1.5 Z_{eu}$ , and averaged within each trophic category (S1 to S9). These fractional column-integrated chlorophyll *a* are shown (Figure 6a) as percentages of  $\langle Chla \rangle_{1.5 Z_{eu}}$  (all populations merged), or (Figure 6b) as absolute values (as  $mg m^{-2}$ ). Both quantities are plotted as a function of the central  $[Chla]_{surf}$  values of each category.

[45] In the most oligotrophic waters (S1), the picoplankton and nanoplankton biomasses are almost of equal importance, i.e., about 45% each of the total biomass (Figure 6a). In contrast, microplankton dominate (75%) in eutrophic waters (S9), whereas nanoplankton represent only 21% and picoplankton represent 4% of  $\langle Chla \rangle_{1.5 Z_{eu}}$ . In

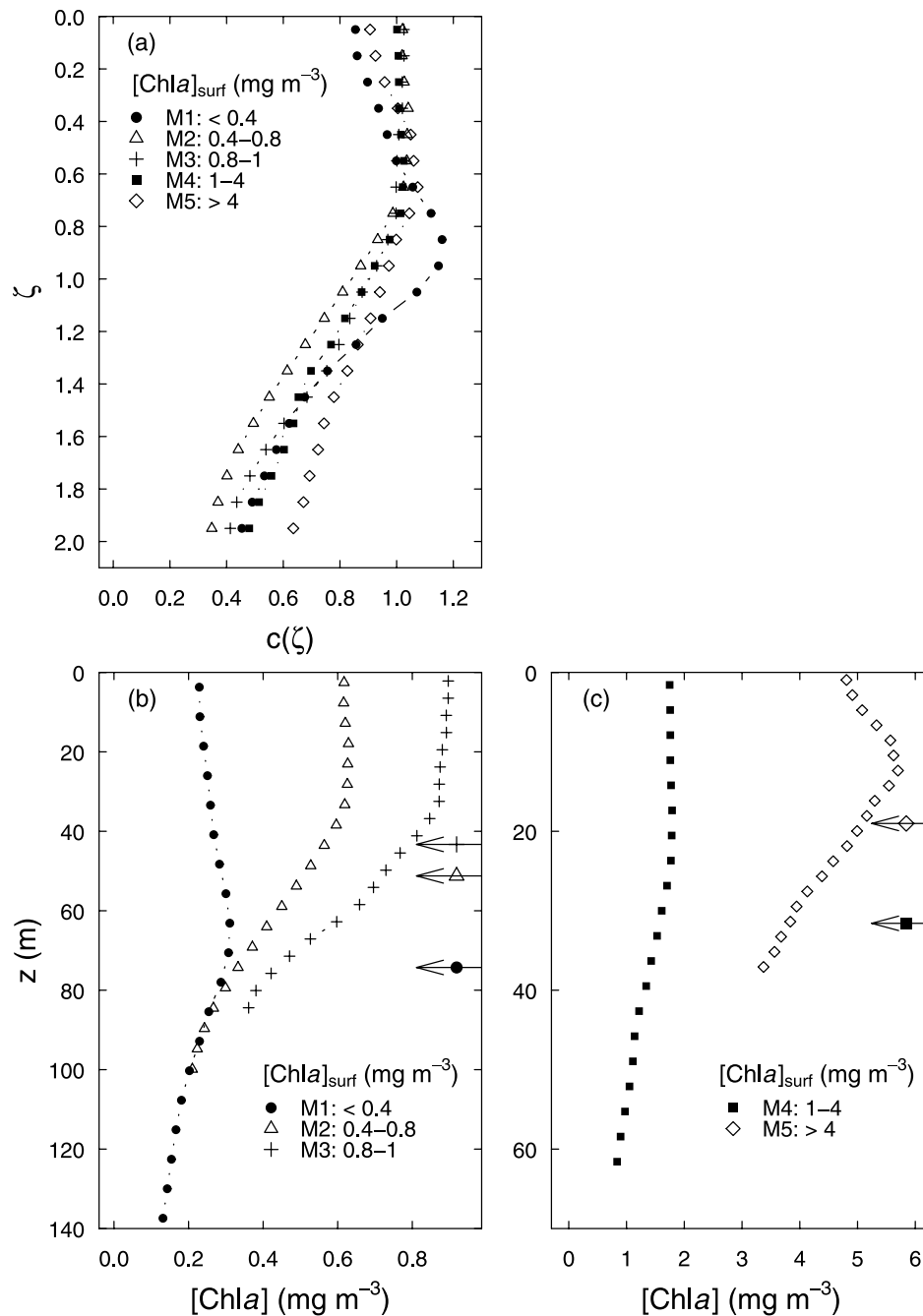
mesotrophic waters, with  $[Chla]_{surf}$  around  $0.3 mg m^{-3}$ , nanoplankton dominate (50%), while picoplankton and microplankton account for the remainder in similar proportions (25% each). When the absolute contents (as  $mg m^{-2}$ , Figure 6b) are considered, a simple picture emerges; the increase in the chlorophyll *a* values along the trophic continuum (two orders of magnitude in  $[Chla]_{surf}$ ) is essentially caused by the increase in the microplankton biomass. Meanwhile the picoplankton population appears as a rather constant background (approximately  $5 mg m^{-2}$ ), whereas the nanoplankton population experiences an increase (actually a tripling) from oligotrophic to eutrophic conditions.

[46] The changing composition of phytoplankton assemblages along with the surface chlorophyll concentration, agrees with ecological knowledge and previous microscopic observations [Malone, 1980; Chisholm, 1992]. For instance, it is known that picoplankton predominate in oligotrophic environments (e.g., subtropical gyres), and diatoms in eutrophic zones (e.g., in upwelling areas), in coherence with the present findings. The present quantitative analysis also reveals the ubiquity and relative stability around 45% (except in eutrophic waters) of the nanoplankton compartment, in keeping with the omnipresence of Hex-fuco [Ondrusek et al., 1991; Vidussi et al., 2001], a typical marker of these species.

[47] When the relative proportions are separately analyzed for the surface layer (Figure 6c), and compared to those recorded for the 0– $1.5 Z_{eu}$  layer (Figure 6a), notable differences are seen for the S2–S4 categories: the picoplankton contribution is slightly enhanced near the surface, at the expense of the nanoplankton.

#### 4.4.2. Vertical Profiles

[48] The average dimensionless profiles of chlorophyll *a* associated to the microplankton, nanoplankton, and picoplankton classes are computed by introducing the values produced by equations (3a)–(3c) into equation (6), and by keeping the denominator unchanged (i.e.,  $Chla_{Z_{eu}}$ , corresponding the three populations merged). These profiles for stratified waters are shown in Figures 7a–7c. Their regular change according to the trophic regime hold much in common with those of the total population (Figure 4a), at least for the picoplankton and nanoplankton. For these size classes, a distinct deep maximum occurs and becomes shallower and smoother as  $[Chla]_{surf}$  increases. This maximum is slightly sharper for picoplankton than for nanoplankton in most oligotrophic waters (S1 to S4). For the most oligotrophic category (S1), the peak values for the

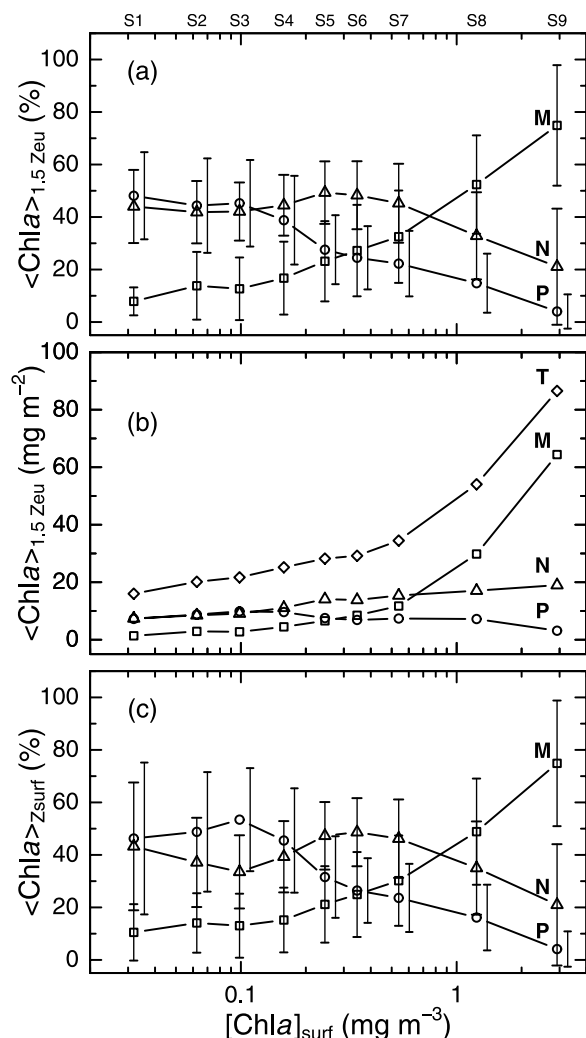


**Figure 5.** Chla vertical profiles for mixed waters: (a) the average dimensionless Chla profiles obtained for each trophic category and the rescaled Chla profiles for (b) categories M1 to M3 and (c) categories M4 and M5. For each of the rescaled profiles, the position of  $Z_{\text{eu}}$  is indicated by an arrow identified by the symbol corresponding to its trophic category. Note that the standard deviations not shown are available for each category and displayed on separate figures in auxiliary material (Figures S1–S8).

picoplankton and nanoplankton are each almost equal to  $\text{Chla}_{Z_{\text{eu}}}$  (normalized values close to 1), which is possible because the (total) chlorophyll *a* maximum is about twice  $\text{Chla}_{Z_{\text{eu}}}$  (Figure 4a). Globally, the deep chlorophyll *a* maximum for these waters is almost entirely made up of picoplankton and nanoplankton assemblages, in agreement with the column-integrated contents (see above); the contribution of the microplankton is extremely low ( $< 0.2 \text{Chla}_{Z_{\text{eu}}}$ ), with rather featureless profiles (Figure 7a).

[49] In eutrophic conditions (S8 and S9), a smooth microplankton maximum tends to develop near the surface, while the nanoplankton and picoplankton chlorophyll *a* profiles become uniform, with low relative values. For mesotrophic regimes, (with  $[\text{Chla}]_{\text{surf}} \approx 0.2-0.5 \text{ mg m}^{-3}$ ; see S5 and S6), nanoplankton are predominant everywhere in the water column.

[50] The parameterization of the (fractional) chlorophyll *a* profiles for the three phytoplanktonic groups is made as above (according to equation (7)). The profiles recon-



**Figure 6.** Composition of the phytoplankton community as a function of  $[Chla]_{surf}$  for stratified waters. (a) Average proportions (%) of micro-*Chla*, nano-*Chla* and pico-*Chla*, within the 0–1.5  $Z_{cu}$  layer, (b) average contents (mg m<sup>-2</sup>) of micro- $[Chla]$ , nano- $[Chla]$ , pico- $[Chla]$ , and  $[Chla]$  integrated over the 0–1.5  $Z_{cu}$  layer, and (c) average proportions (%) of micro-*Chla*, nano-*Chla* and pico-*Chla*, within the surface layer only. The vertical bars represent  $\pm 1$  SD around the mean values. The labels M, N, and P refer to microplankton, nanoplankton and picoplankton, respectively.

structured with the appropriate parameters (Table 5) are displayed in Figures 7d–7f. They reproduce fairly well the average profiles as derived from the statistical analysis. The same profiles, rescaled in their physical concentration and depth values, are displayed in Figure 8. The absolute magnitude of the picoplankton peaks remains about the same (0.09–0.11 mg m<sup>-3</sup>) for the first four classes (S1 to S4), in contrast to the nanoplankton peaks which steadily increase (from 0.08 to 0.14 mg m<sup>-3</sup>).

#### 4.5. Microplankton, Nanoplankton, and Picoplankton Respective Contributions in Well-Mixed Waters

##### 4.5.1. Global Ocean

[51] About one third of the stations in mixed waters (184 over 479) were located in the Southern Ocean (south of

60°S). These data are examined separately for reasons explained below. The 295 remaining stations are analyzed as above, by keeping the same categorization (M1 to M5).

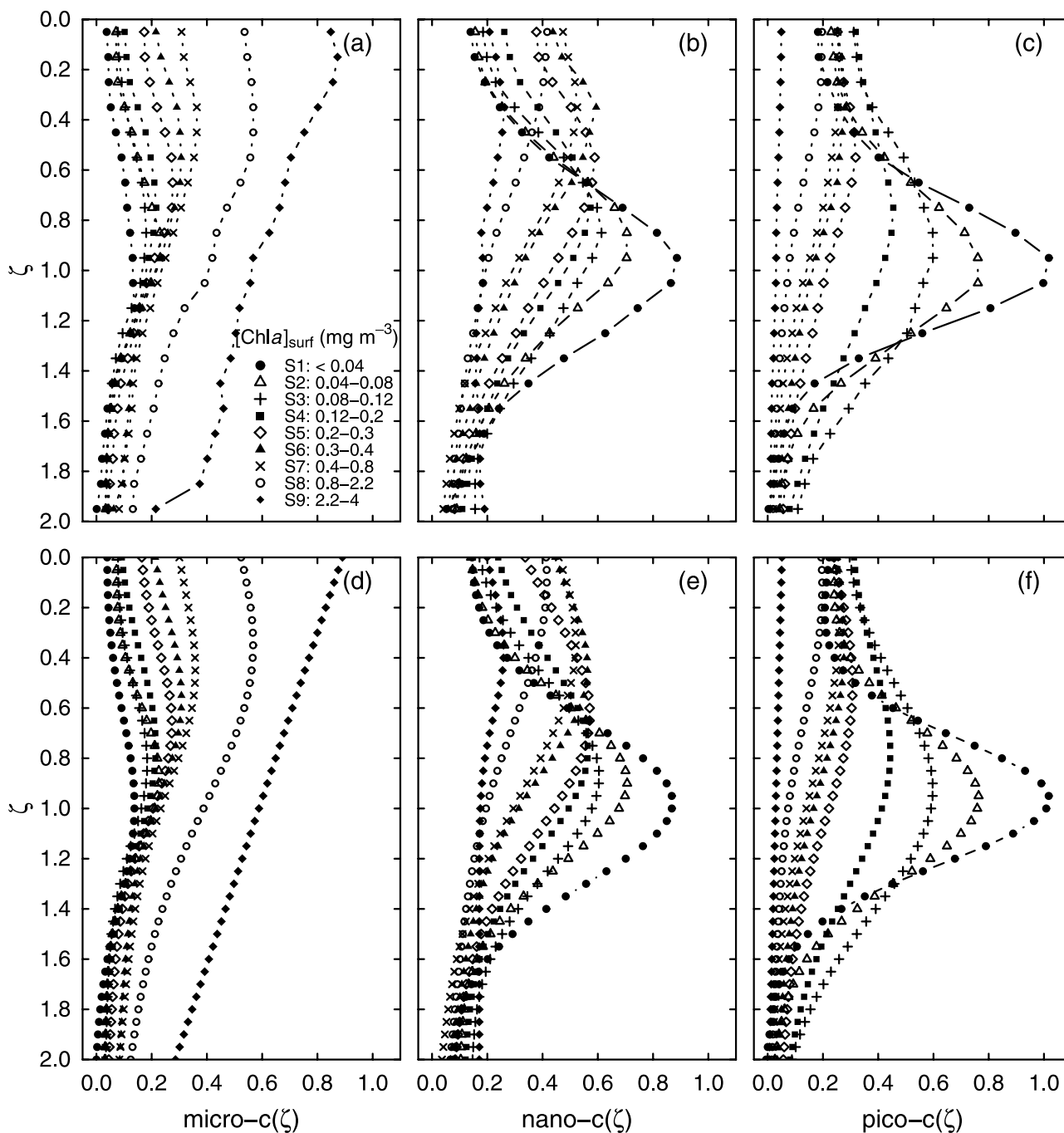
[52] The integrated contents (over 1.5  $Z_{cu}$ ) of micro- $[Chla]$ , nano- $[Chla]$ , and pico- $[Chla]$ , expressed as a percentage of the total content, are displayed as a function of  $[Chla]_{surf}$  in Figure 9a (to be compared with Figure 6a). The respective proportions of the three classes are similar in mixed and stratified waters. In both cases, the contribution of the microplankton increases along with  $[Chla]_{surf}$ , while the contributions of nanoplankton and picoplankton decrease. The major difference lies in a lower contribution of picoplankton in oligotrophic mixed waters (30% versus 40% in stratified waters).

[53] As expected from the chlorophyll *a* profiles (Figure 5b), the individual profiles of picoplankton, nanoplankton, and microplankton (Figures 10a–10c) are also rather featureless; they are essentially uniform within the euphotic layer, and decrease from  $\zeta = 1$  to  $\zeta = 2$ . The size composition bears some resemblance with that observed in stratified waters. Indeed, in low-chlorophyll waters ( $[Chla]_{surf} < 0.4$  mg m<sup>-3</sup>), the microplankton fraction is at its minimum (20% of  $Chla_{Z_{cu}}$ ), while the picoplankton and nanoplankton dominate (with a smooth peak near  $\zeta = 0.8$ ). The latter is relatively more abundant (50% versus 30%), in contrast to what happens in stratified waters. In eutrophic regimes, the microplankton fraction largely dominates (more than 80%), and this dominance is similar to what was described for stratified waters (Figure 6a). Note that in stratified waters with high chlorophyll content, the depth of the euphotic zone is reduced to such a point that the distinction between stratified and mixed waters tends to vanish.

##### 4.5.2. Particular Case of the Southern Ocean (of the Ross Sea?)

[54] About 80% of the data in Antarctic waters originate from the Ross Sea, therefore the results presented below may not be representative of the whole Southern Ocean. Mixed waters in this sector are dealt with separately, because a preliminary analysis of the data set has shown that a Hex-fuco (prymnesiophytes) increase is usually observed during bloom periods, in contrast to temperate latitudes where the blooms are generally associated with a Fuco (diatoms) increase. More generally, the partition of the mixed waters data into two subsets (global and southern) is consistent with a recent body of literature which emphasizes the particular bio-optical status [Stramska et al., 2003; Cota et al., 2003] and taxonomic compositions [Sathyendranath et al., 2001] of polar waters.

[55] This partition appears a posteriori justified by the comparative examination of Figures 9a and 9b, showing that, in southern waters, the relative roles of the three phytoplankton groups differ significantly. Actually, the picoplankton biomass, which never exceeds 10% of the total chlorophyll *a* content, is distinctly lower in southern waters than in any other areas. Microplankton dominate at low  $[Chla]_{surf}$  and decrease to the benefit of nanoplankton when  $[Chla]_{surf}$  increases. In reality, what is called microplankton is (maybe small) diatoms, whereas the nanoplankton class refers to prymnesiophytes (probably colonial *Phaeocystis*). At  $[Chla]_{surf} > 2$  mg m<sup>-3</sup>, prymnesiophytes represent up to 60 to 80% of the biomass in southern waters, while diatoms represent 60 to 90% of the biomass in



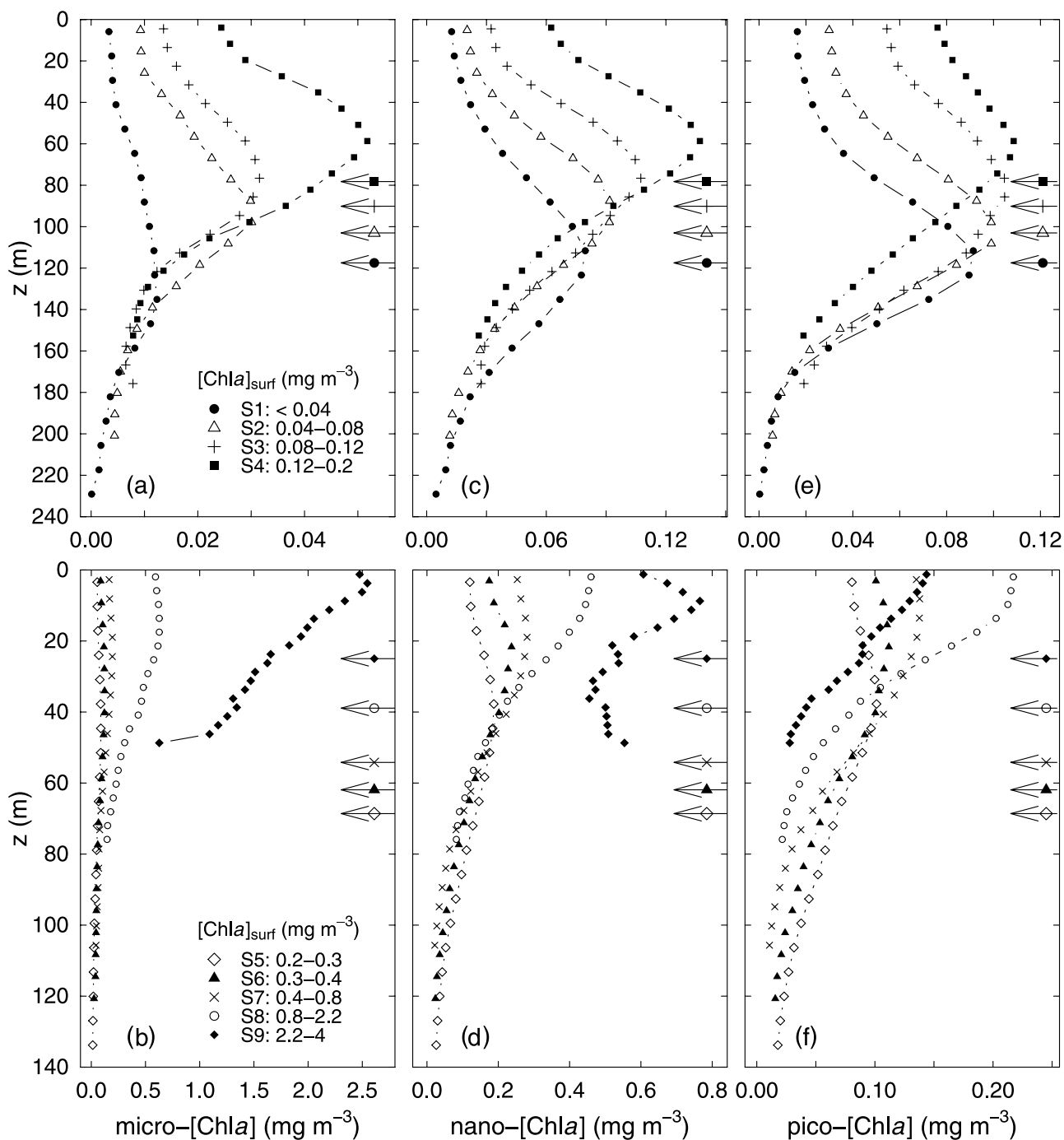
**Figure 7.** (a–c) Average and (d–f) modeled dimensionless vertical profiles of micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla in stratified waters. Trophic categories are the same as in Figure 5.

temperate waters. These features are consistent with diverse field observations, which indicate that *Phaeocystis* blooms appear, in the Ross Sea, in unstable conditions, whereas diatom blooms would occur when stratification prevails [Goffart et al., 2000; Boyd, 2002; Arrigo et al., 2003]. According to additional observations in other southern sectors, phytoplankton blooms can be dominated either by Hex-containing species (*Phaeocystis* spp., other prymnesiophytes, and cryptophytes) or by diatoms [Moline and Prézelin, 1996; Claustre et al., 1997].

[56] The vertical profiles in the Southern Ocean (Figures 10d–10f) present a relatively uniform distribution (down to

$2 Z_{\text{cu}}$ ) for the nanoplankton assemblages, and again show that this population is preponderant. A microplankton deep maximum seems to develop in low  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  waters (M1 class) at about  $0.8 Z_{\text{cu}}$ , as already documented by Holm-Hansen and Hewes [2004]; the statistical analysis shows a high variability of this maximum around its mean value ( $0.8 \overline{\text{Chla}}_{Z_{\text{cu}}} \pm 0.4$ ).

[57] Apart from a few exceptions, the vertical distributions in mixed waters of the micro-, nano-, and pico-[Chla] are practically featureless, at least within the considered layer. It is reasonable, therefore, to assume uniform profiles and simply use the results presented in Figure 9 (tabulated



**Figure 8.** Same profiles as in Figure 7 after rescaling for (a and b) micro-Chla, (c and d) nano-Chla and (e and f) pico-Chla in stratified waters. The position of  $Z_{\text{eu}}$  is indicated by an arrow identified by the symbol corresponding to its trophic category.

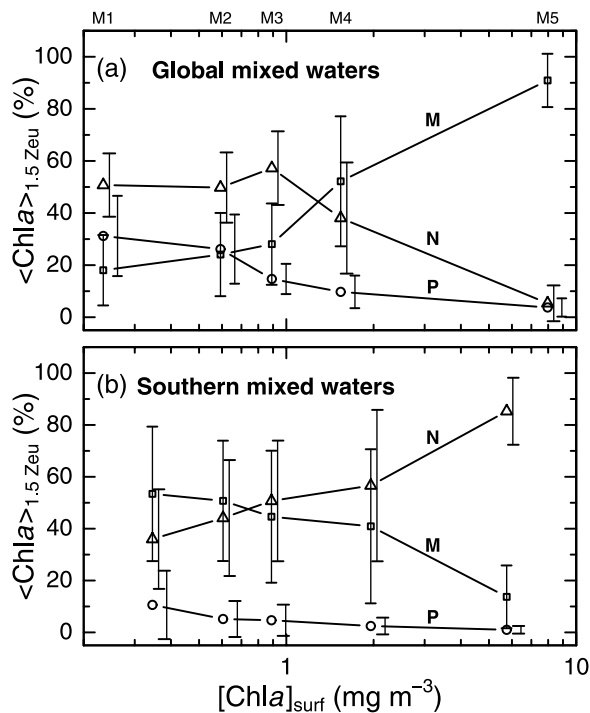
in Table 6), which provide the relative proportions of the micro-, nano-, and pico-[Chla] as a function of  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$ . Linear interpolation between the categories by using the actual  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  value is sufficient.

## 5. Validating the Predicted Chlorophyll *a* Related to the Three Classes of Phytoplankton

### 5.1. Vertical Profiles

[58] The 20% fraction of database 1 (483 micro-, nano- and pico-[Chla] vertical profiles), which was kept aside, is

presently used for the validation process. These profiles were submitted to the quality control already described (see 2.1), so that those with less than 4 samples (within the euphotic zone) are discarded. It cannot be ascertained, however, that the retained profiles are able to accurately describe the actual profiles, because of the discrete nature of the samples, and often, of the adoption of fixed sampling depths. In particular, with such a protocol, a deep pigment maximum can easily be missed, even if the vertically integrated content likely is less in error. The validation



**Figure 9.** Composition of the phytoplankton community as a function of  $[Chl a]_{surf}$  for mixed waters. The average proportions (%) of micro- $Chl a$ , nano- $Chl a$  and pico- $Chl a$ , within the  $0-1.5 Z_{eu}$  layer, for (a) global mixed waters, southern waters excluded, and (b) Antarctic mixed waters only. The vertical bars represent  $\pm 1$  SD around the mean values. The labels M, N, and P refer to microplankton, nanoplankton and picoplankton, respectively. (In the southern well-mixed waters, these labels may not be appropriate; see reservations in the text.)

exercise, however, must cope with these drawbacks, inherent to field data.

[59] The euphotic depth is computed from the  $[Chl a]_{surf}$  value as above, and compared to  $Z_m$ , to determine if the water column is stratified or mixed. For stratified waters, the  $[Chl a]_{surf}$  value is injected into the relevant parameterization to generate the three dimensionless vertical profiles; they are then rescaled in physical units by using the actual  $Z_{eu}$  and  $Chl a_{Z_{eu}}$  values. For mixed waters, uniform vertical profiles are simply derived by extrapolating downward the product of  $[Chl a]_{surf}$  and the relative proportion of each group.

[60] By integrating these predicted profiles from 0 to  $Z_{eu}$ , the column chlorophyll  $a$  contents can be computed for the three classes of phytoplankton. The predicted contents are compared to the contents obtained by integrating over the same column the actual discrete values (trapezoidal method). The stratified and mixed waters are pooled together for this comparison. Histograms of the log-transformed ratio of the predicted (vertically integrated) content to the values derived from field data are displayed in Figures 11a–11c. For the three classes, the mean and median values are very close together and both are close to zero. This means that there is no significant bias in the predictions, only a slight overestimate (by 7–14%). The geometric standard deviations ( $SD = 0.32$  for microplankton) indicates that 68% of

the ratios are within the interval 1:2 and 2:1 with respect to mean (see also the scatterplots in Figures S10 and S11 in auxiliary material); the interval is narrower for the other classes ( $SD = 0.21$  and  $0.27$ ). In total, and for the three classes, this analysis confirms the predictive skill of the proposed parameterization when dealing with the integrated contents, and statistically quantifies its limitations.

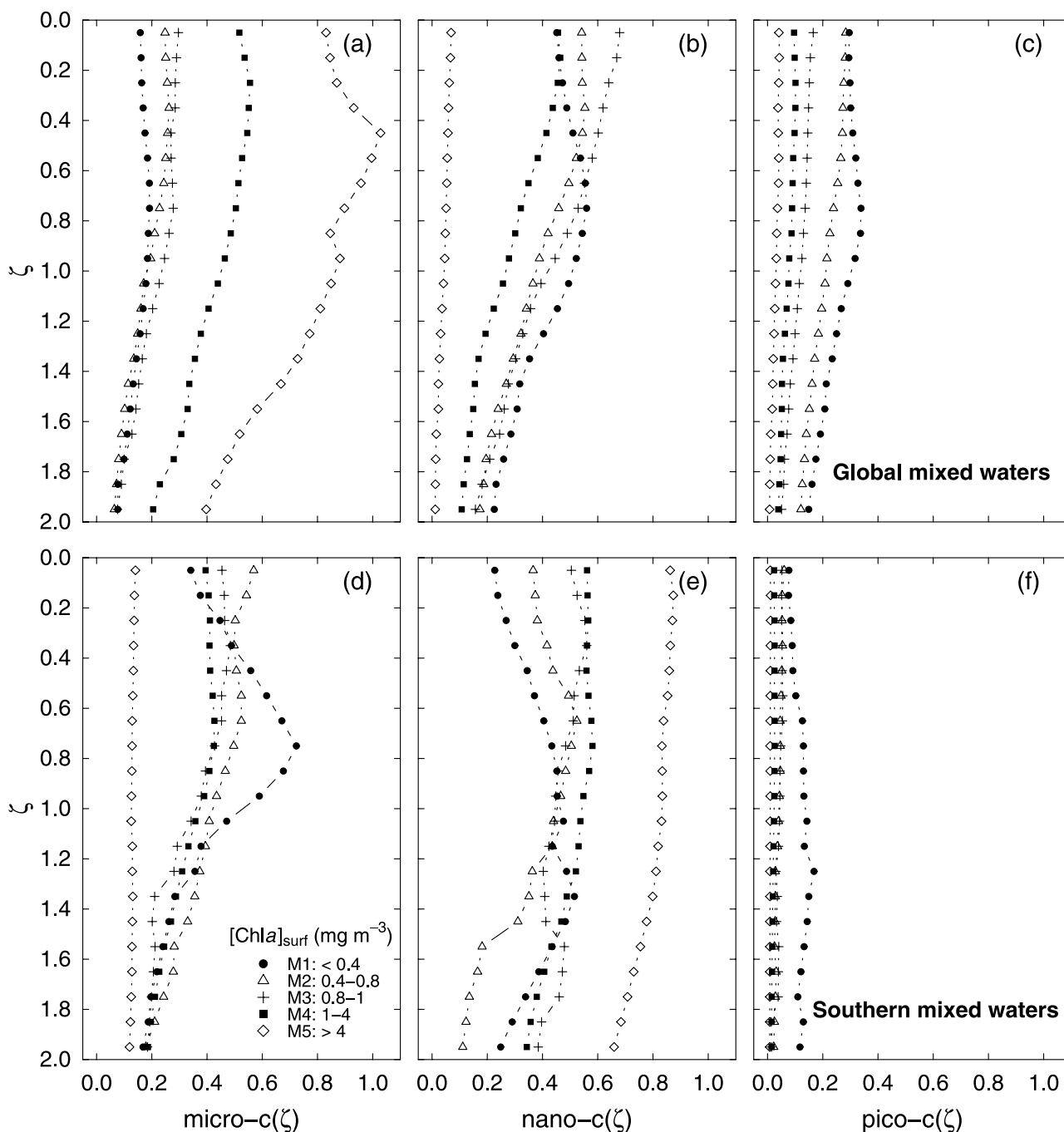
[61] Now, and only for the stratified waters, another test can be attempted regarding the magnitude and the position of the deep maximum. The maximum chlorophyll concentrations, as predicted for the three classes, and those observed are compared in the same way as above (Figures 11d–11f). There are no notable biases (predictions underestimate the actual values by 11, 16, and 12% for the microplankton nanoplankton and picoplankton classes, respectively). The standard deviations are larger than in Figures 11a–11c. In particular, for the microplankton, the actual-to-predicted  $[Chl a]_{max}$  ratios are within the factors 1:4 and 4:1 (for 68% of the items). The standard deviations are lesser for the two other phytoplanktonic classes. Regarding the depth of appearance of a chlorophyll maximum (Figure 11g), there is no bias, but a rather poor accuracy in the prediction of the geometrical depths. The results of these tests are satisfactory especially when considering the anticipated limitations which result from the sampling strategy.

## 5.2. Surface Layer

[62] This validation makes use of all the 4238 surface samples in database 2. The pigment composition for each of these samples is used to compute the fractional chlorophyll  $a$  concentration of the three phytoplankton groups by using equations (2a)–(2c) and (3a)–(3c). These fractional concentrations are called “measured” concentrations, in contrast to those which are predicted from the chlorophyll  $a$  alone.

[63] The prediction relies on the measured chlorophyll concentration,  $[Chl a]_{surf}$ , multiplied by the respective proportions of microplankton, nanoplankton, and picoplankton, which are indexed on  $[Chl a]_{surf}$  (as shown in Figures 6c and 9 and Table 6). These predicted values are compared with the measured values (Figures 12a–12c, similar to Figure 11). For the three phytoplanktonic classes, there is a remarkable symmetry in the frequency distributions which are close to Gaussian ones (reduced skewness and kurtosis). There are no significant biases, except for nanoplankton (the predicted/observed ratio is around 36%). The standard deviations are rather large and decrease from the microplankton, to the nanoplankton, and to the picoplankton group, which means that the predictive skill improves. This predictive skill, however, can be judged as being generally poor (particularly for the diatoms-dinoflagellates group). Actually it reflects the natural variability within the relationships between total chlorophyll and group-specific chlorophyll. In other words, when dealing with the retrieval based on the 20% subset, the frequency distribution is identical to that one already present in the 80% subset which led to the parameterization (see Figure 6c).

[64] In preamble to the application proposed below (which deals with satellite imagery), it is worth noting that the variability observed within the group-specific and total chlorophyll relationships is similar to, albeit slightly larger than, the variability existing between total chlorophyll and chlorophyll-related bio-optical properties. For instance, the



**Figure 10.** Average dimensionless vertical profiles of micro-Chla, nano-Chla, and pico-Chla in mixed waters: (a–c) global mixed waters (excluding southern waters) and (d–f) southern mixed waters.

chlorophyll concentration retrieved through the recent algorithms in use for the ocean color interpretation and the in situ chlorophyll are coincident (no bias), with a geometric standard deviation (for the decimal logarithm of the ratios) which amounts to 0.22 [O'Reilly *et al.*, 2000].

## 6. Discussion and Conclusions

### 6.1. Example of Application at Global Scale of the Present Study

[65] The usefulness of the tool developed and validated here can be exemplified by applying the proposed param-

eterization to a global SeaWiFS image, with the objective of mapping at the world ocean scale the distribution of the three size classes, actually the three kinds of phytoplankton assemblages (see the reservation made in 2.2 about the possible lack of correlation between size classes and taxon-specific pigments). A monthly composite of the chlorophyll concentration for June 2000 is taken as an example for this application. In the same way as for primary production estimates from ocean color [e.g., Longhurst *et al.*, 1995; Antoine *et al.*, 1996; Behrenfeld and Falkowski, 1997], it is assumed that the retrieval of the concentration in the near-surface layer is unbiased, so that the SeaWiFS concentration

**Table 6.** Average Proportions of Micro-Chla, Nano-Chla, and Pico-Chla Within the 0–1.5  $Z_{\text{eu}}$  Layer, for Each Trophic Category, for Stratified (S1 to S9), and Mixed Waters (M1 to M5)<sup>a</sup>

| Trophic Class                                  | Average $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$<br>$\text{mg m}^{-3}$ | $f_{\text{micro}}$ , % | $f_{\text{nano}}$ , % | $f_{\text{pico}}$ , % |
|--|---|------------------------|-----------------------|-----------------------|
| Stratified waters                              |   |                        |                       |                       |
| S1   | 0.032   | 7.9                    | 44.0                  | 48.1                  |
| S2   | 0.062   | 13.8                   | 41.8                  | 44.3                  |
| S3   | 0.098   | 12.7                   | 42.1                  | 45.2                  |
| S4   | 0.158   | 16.7                   | 44.5                  | 38.8                  |
| S5   | 0.244   | 23.1                   | 49.3                  | 27.6                  |
| S6   | 0.347   | 27.2                   | 48.3                  | 24.5                  |
| S7   | 0.540   | 32.5                   | 45.2                  | 22.2                  |
| S8   | 1.235   | 52.4                   | 32.8                  | 14.8                  |
| S9   | 2.953   | 74.9                   | 21.1                  | 4.0                   |
| Global mixed waters (southern waters excluded) |   |                        |                       |                       |
| M1   | 0.234   | 18.0                   | 50.7                  | 31.2                  |
| M2   | 0.593   | 24.1                   | 49.8                  | 26.2                  |
| M3   | 0.891   | 28.1                   | 57.2                  | 14.7                  |
| M4   | 1.540   | 52.2                   | 38.1                  | 9.7                   |
| M5   | 7.964   | 90.9                   | 5.3                   | 3.7                   |
| Southern mixed waters                          |   |                        |                       |                       |
| M1   | 0.345   | 53.4                   | 36.0                  | 10.6                  |
| M2   | 0.605   | 50.7                   | 44.1                  | 5.2                   |
| M3   | 0.889   | 44.6                   | 50.7                  | 4.7                   |
| M4   | 1.956   | 40.9                   | 56.6                  | 2.5                   |
| M5   | 5.755   | 13.7                   | 85.3                  | 1.0                   |

<sup>a</sup>The proportions of the three groups within the euphotic layer are given in Table S3 (see auxiliary material). Proportions are in percent.

at each pixel provides the  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  value needed as an input for equation (7). To select the appropriate parameters (Tables 5 and 6), the stratified and mixed situations have to be discriminated, which is made on the basis of the mixed layer depth climatology for June. By using these  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  values, the relative proportions (in percent) of the three classes within the 0–1.5  $Z_{\text{eu}}$  layer can be assessed on a pixel-by-pixel basis (Figures 13a–13c), as well as the corresponding vertically integrated chlorophyll contents (Figures 13d–13f). Relative proportions and integrated contents provide differing and complementary descriptions, as briefly commented in what follows.

[66] The general geographical patterns shown in Figure 13 are consistent with the current knowledge about the ecological domains and biogeochemical provinces [see, e.g., Longhurst, 1995], and about the preferential distribution of species [e.g., Malone, 1980; Chisholm, 1992]. The present results, however, bring new interesting information because a quantification of both the biomass and the relative contribution of each of the three size classes can be proposed. Picoplankton form the dominant group within the subtropical gyres with a relative abundance reaching 45–55% (Figure 13c), and are present everywhere in notable proportions (except in the northernmost latitude). Nevertheless, the picoplankton chlorophyll  $a$  biomass remains everywhere low (Figure 13f), and actually is minimal in these zones where the contribution is nonetheless maximal (i.e., in the center of the gyres). In contrast (Figures 13a and 13d), microplankton are dominant in subarctic zone (in June) and in the major coastal upwelling zones. They are also at the origin of the highest column-integrated chlorophyll contents. This diatoms and dinoflagellates population almost disappears, in proportion ( $< 15\%$ ) and stock ( $< 4 \text{ mg m}^{-2}$ ), inside the

subtropical gyres, while it is present in notable proportion (20–30%) along the equator, particularly in the Pacific Ocean where small diatoms have been observed [Chavez *et al.*, 1996]. Nanoplankton behave differently, and appear to be ubiquitous with a rather stable contribution everywhere (40–50%, Figure 13b) between 50°N and 50°S. In the subarctic region. Their relative proportion, in the subarctic region, is notably depressed, although the associated stock is maximal. Within the 50°N–50°S latitudinal belt, the nanoplankton biomass is above those of the two other phytoplankton groups. A significant enhancement of this nanoplankton biomass occurs along the equator (Pacific and Atlantic Oceans), and along the subantarctic convergence.

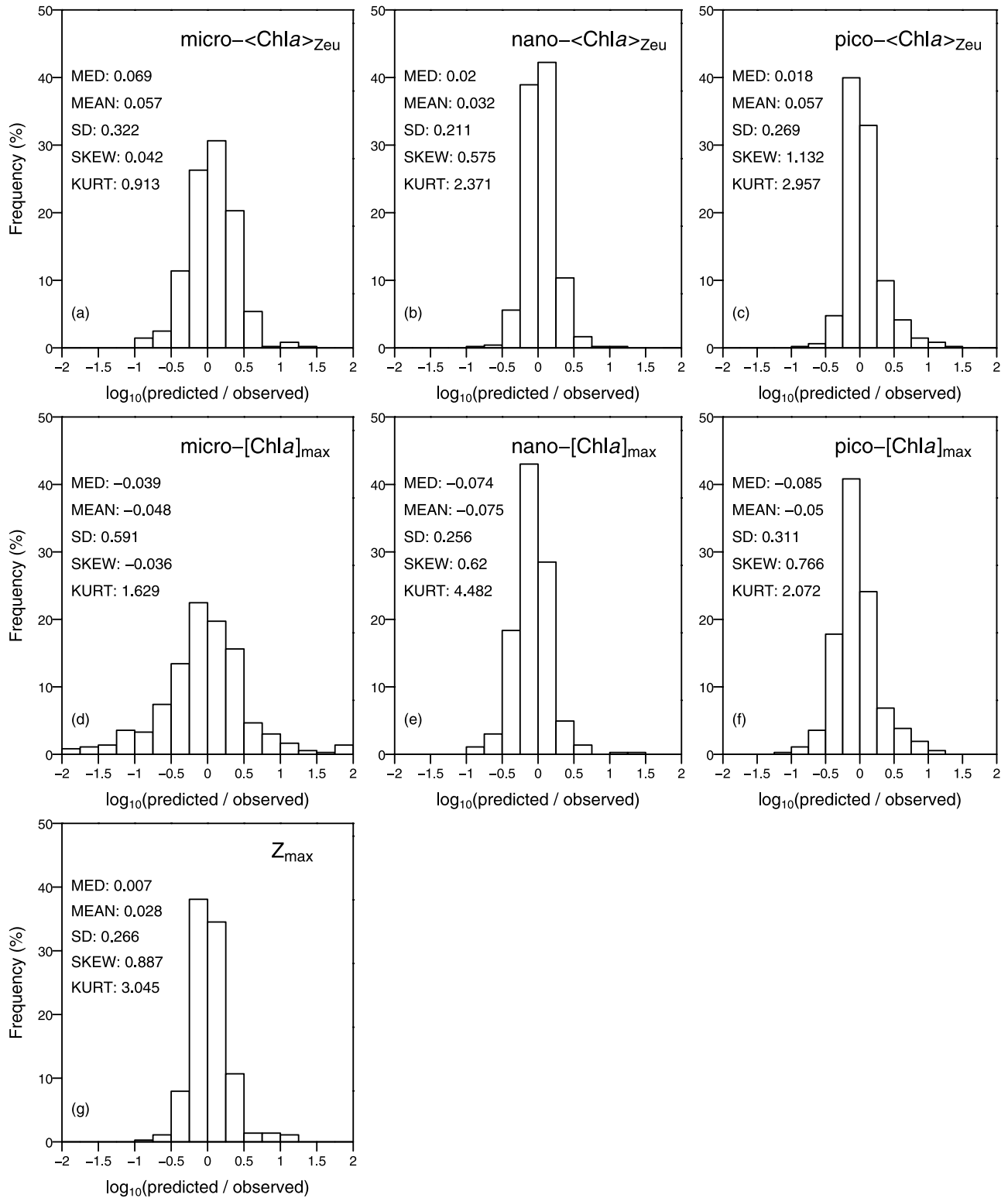
[67] A closure is within reach, because the sum of the three fractional biomasses (Figures 13d–13f) provides the total algal chlorophyll biomass, which itself can be directly assessed by using equation (8) on a pixel-by-pixel basis with the SeaWiFS chlorophyll. If equations (1)–(3) and (8) were purely mathematical expressions, the equality of the two biomasses would be normally achieved. These equations, however, are not rigorous, and instead are best fits. They originate from independent regression analyses, one involving only chlorophyll when using equation (8) (with the A and B parameters given in Table 4 for the 0–1.5  $Z_{\text{eu}}$  layer), whereas the others involve the full suite of pigments (equations (1)–(3)). An attempt toward a closure, therefore, comes down to a validation of the internal consistency of the two statistical approaches, which actually rests on the validity of equation (1) and the multiple regression analysis from which this equation originates.

[68] The result is especially comforting, because the global chlorophyll biomass values estimated by the two possible approaches coincide almost exactly. The fractional chlorophyll biomasses are 1.70, 3.17, and  $2.55 \times 10^{12} \text{ g Chla}$ , for the so-called microplankton, nanoplankton, and picoplankton populations, respectively. Their sum amounts to  $7.43 \times 10^{12} \text{ g Chla}$ , whereas the direct computation provides the value  $7.51 \times 10^{12} \text{ g Chla}$ . At the pixel level, deviations between the two computations are rather randomly distributed, and generally less than 1%. This global chlorophyll estimate for June is fully compatible with the yearly average ( $9.8 \times 10^{12} \text{ g Chla}$ ) recently proposed for the whole ocean by Antoine *et al.* [2005]. Indeed, only 77% of the ocean is represented in the SeaWiFS composite for June, because of the exclusion of residual clouds, some adjacent seas and coastal zones, and also exclusion of a major part of the Antarctic Ocean, which is unlit at this time period.

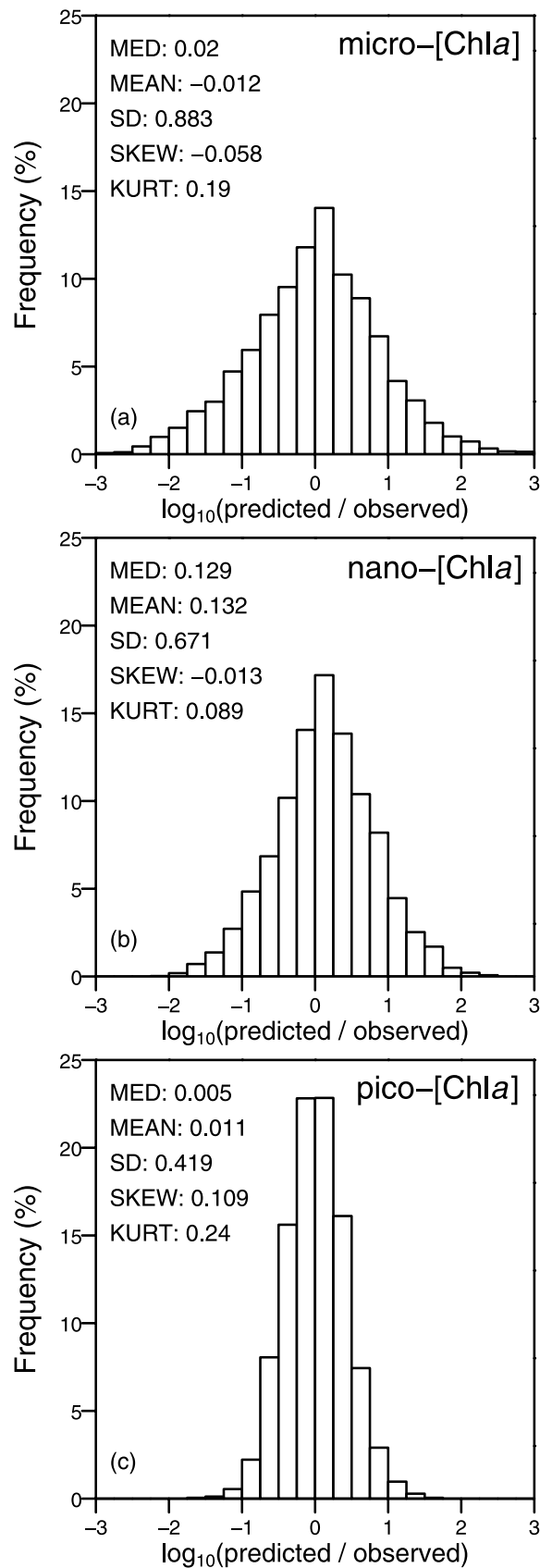
## 6.2. General Considerations

[69] Although the MB89 study was based on a substantial amount of data (3806 profiles), leading to rather robust results, testing this robustness was nonetheless required, in as much as an extension of the same approach was envisaged for groups of pigments, instead of chlorophyll  $a$  alone.

[70] The results of this preliminary test are quite satisfactory. The relationships between  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  and the total chlorophyll  $a$  column-integrated content, in both stratified and mixed waters, obtained in this study practically coincide with those obtained in MB89. This striking agreement calls for two comments: (1) the methodological change when



**Figure 11.** Frequency distribution (%) of the log-transformed ratio of the predicted/observed vertically integrated content (a–c) for stratified and mixed waters all together, (d–f) of the maximal concentration for stratified waters, and (g) of the depth of the maximal concentration for stratified waters. The frequency distribution departs from (Gaussian) normality, not because of an excessive skewness, but because of a strong leptokurtosis which concentrates the ratios around their mean.



**Figure 12.** Frequency distribution (%) of the log-transformed ratio of the predicted/observed concentration of (a) micro-Chla, (b) nano-Chla, and (c) pico-Chla, within surface waters only.

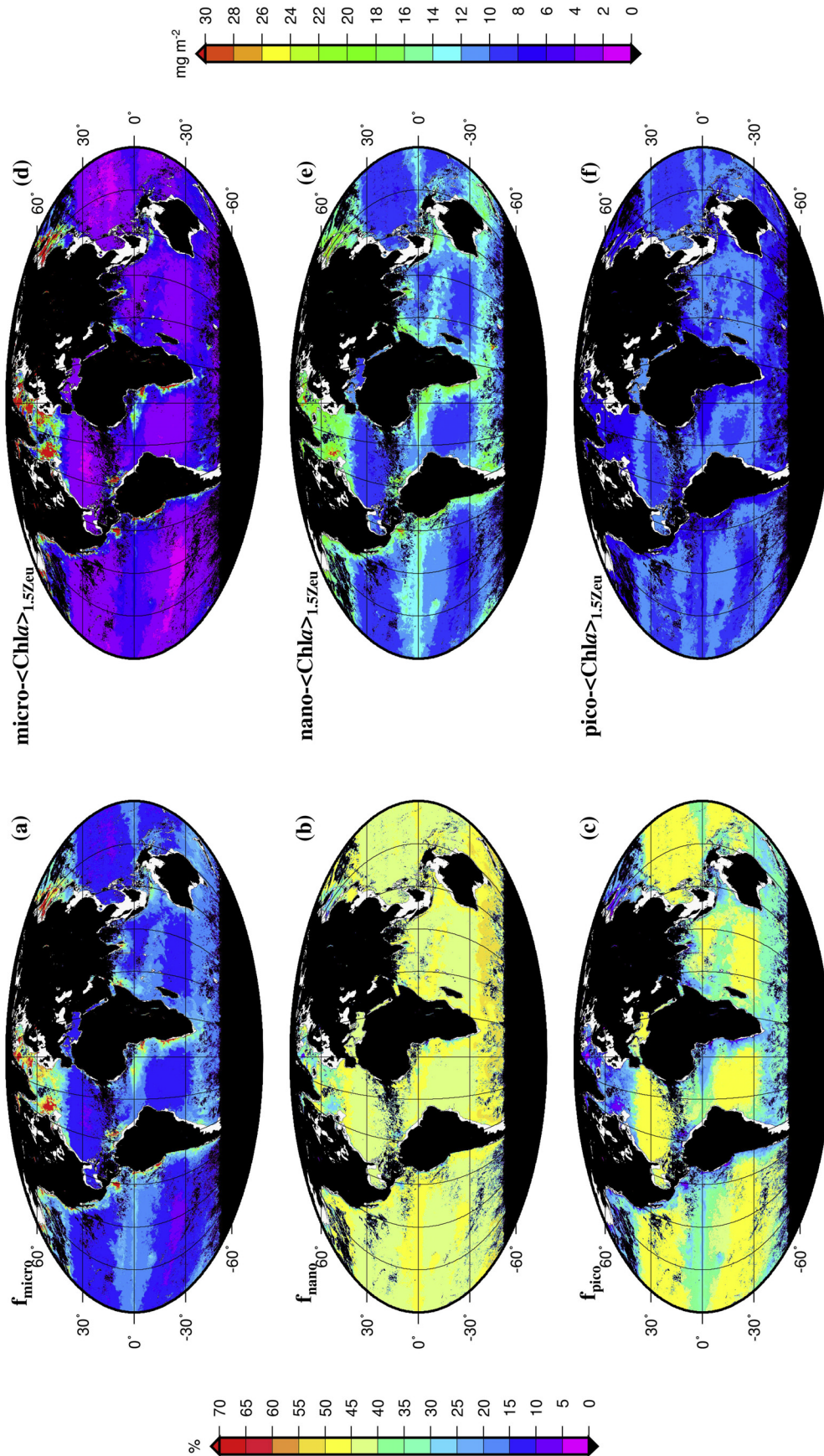
determining [Chla] has no discernible impact upon the results, which is an indirect (and a posteriori) consolidation of the previous measurements, which were mainly based on the fluorometric method, and (2) such global relationships testify to the existence of global trends over a wide range of trophic conditions. The scatter of the data points (within a factor of about 2, as shown in Figures 3a and 3b), however, simultaneously demonstrates that these relationships are not tightly defined when a restricted range of [Chla] is considered (e.g., the discussion by Siegel *et al.* [2001]).

[71] Regarding the regular and progressive change in the shapes of the vertical chlorophyll profiles along with the near-surface chlorophyll concentration, there is a close numerical agreement between the previous results and those presently obtained. This confirmation reinforces the evidence of a continuity in the linkage between vertical structure and trophic levels (both essentially ruled by physical processes). Such a continuity can be clearly discerned when the statistical analysis is performed by using dimensionless quantities, for both the depth and the concentration, whereas it remains obscure when the physical quantities are directly considered. For modeling purposes, including those for primary production based on satellite surface chlorophyll data, such a continuity is helpful and numerically easy to handle. Debates have sometimes surfaced about the comparative efficiencies of the approach based on this continuity, and of the other one involving spatial discontinuities. These discontinuities result from a partitioning of the ocean into biogeochemical provinces, each of them exhibiting for each of the four seasons fixed vertical shapes in terms of geometric depth [Platt *et al.*, 1991; Sathyendranath *et al.*, 1995]. Actually, inside a given province, and during the course of the seasons, progressive changes can take place and even smooth the boundaries with adjacent provinces. Finally the difference between the two approaches lies in the use of continuous functions or their replacement by step functions. The realization of the continuity is also supported by the regularity in the changes observed within the pigment composition and algal populations. These changes in phytoplanktonic assemblages, and the predominance of algal groups as a function of the trophic status, confirm existing general descriptions and local observations.

[72] Owing to the statistical analysis, the present study extends the previous qualitative knowledge and proposes a quantitative tool to assess the contributions of three phytoplankton groups to the total algal biomass, on the basis of a single information, which can be derived from ocean color observation. Like all statistical products, the proposed statistical relationship may fail on a case-by-case basis.

[73] Finally, this study constitutes an essential step in the synthesis of HPLC data collected during the last decade, in the context of the JGOFS program particularly. This data set provides an invaluable source allowing the distribution of the phytoplankton communities to be comprehensively described at global scales. Such a quantitative description is needed to appraise how the algal biomass interacts with carbon fluxes.

[74] The transformation of fields of biomass per size classes into fields of primary production attributable to each size class, through the use of appropriate bio-optical models, appears now feasible, to the extent that the photosyn-



**Figure 13.** Phytoplankton community composition for June 2000 (SeaWiFS composite): (a–c) fractions (%) of micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla within the 0–1.5  $Z_{eu}$  layer, and (d–f) integrated contents within the same layer ( $mg\ m^{-2}$ ). Coastal areas (less than 200 m deep), large lakes and inland seas are represented in white. Red indicates a percentage of 70 and more (Figures 13a–13c), or an integrated content of 30  $mg\ m^{-2}$  and more (Figures 13d–13f).

thetic parameters typical of the different phytoplankton size classes can be selected. Such fields of differentiated primary production could in turn be relevant in improving the parameterization and the validation of recent biogeochemical models which consider different phytoplanktonic compartments [e.g., Moore et al., 2002; Aumont et al., 2003; Le Quéré et al., 2005].

[75] **Acknowledgments.** People who kindly contributed to the implementation of the database are gratefully acknowledged: J. Aiken, K. Arrigo, R. Barlow, R. Bidigare, C. Cailliau, Y. Dandonneau, G. R. DiTullio, L. Dransfield, E. Head, H. Higgins, G. Kraay, J. C. Marty, C. Omachi, K. Oubelkheir, J. Ras, S. Roy, V. Stuart, C. Targa, D. Thibault, C. Trees, L. Van Heukelem, M. Veldhuis, F. Vidussi, G. Westbrook, S. Wright, and M. Zapata. We are also indebted to J. Ras for her participation in the early stages of the pigment database merging process. We also thank D. Antoine for helpful advice when producing the ocean color maps, B. Gentili for efficient help in computation aspects, and F. d'Ortenzio for help in using mixed layer depths climatologies. We are grateful for very constructive comments from two anonymous reviewers, which, we think, have substantially contributed to an improvement of the first version of the paper. SeaWiFS imagery was provided by the SeaWiFS project (NASA/Goddard Space Flight Center) which is duly acknowledged.

## References

- Antoine, D., J. M. André, and A. Morel (1996), Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll, *Global Biogeochem. Cycles*, *10*(1), 57–69.
- Antoine, D., A. Morel, H. R. Gordon, V. F. Banzon, and R. Evans (2005), Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends, *J. Geophys. Res.*, *110*, C06009, doi:10.1029/2004JC002620.
- Arrigo, K. R., D. L. Worthen, and D. H. Robinson (2003), A coupled ocean-ecosystem model of the Ross Sea: 2. Iron regulation of phytoplankton taxonomic variability and primary production, *J. Geophys. Res.*, *108*(C7), 3231, doi:10.1029/2001JC000856.
- Aumont, O., E. Maier-Reimer, S. Blain, and P. Monfray (2003), An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P limitations, *Global Biogeochem. Cycles*, *17*(2), 1060, doi:10.1029/2001GB001745.
- Behrenfeld, M. J., and P. G. Falkowski (1997), Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration, *Limnol. Oceanogr.*, *42*(1), 1–20.
- Boyd, P. W. (2002), Environmental factors controlling phytoplankton processes in the Southern Ocean, *J. Phycol.*, *38*, 844–861.
- Campbell, J., et al. (2002), Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance, *Global Biogeochem. Cycles*, *16*(3), 1035, doi:10.1029/2001GB001444.
- Chavez, F. P., K. R. Buck, S. K. Service, J. Newton, and R. T. Barber (1996), Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific, *Deep Sea Res., Part II*, *43*(4–6), 835–870.
- Chisholm, S. W. (1992), Phytoplankton size, in *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, edited by P. G. Falkowski and A. D. Woodhead, pp. 213–237, Springer, New York.
- Claustre, H. (1994), The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures, *Limnol. Oceanogr.*, *39*(5), 1206–1210.
- Claustre, H., M. A. Moline, and B. B. Prézélin (1997), Sources of variability in the column photosynthetic cross section for Antarctic coastal waters, *J. Geophys. Res.*, *102*(C11), 25,047–25,060.
- Claustre, H., et al. (2004), An intercomparison of HPLC phytoplankton methods using in situ samples: Application to remote sensing and database activities, *Mar. Chem.*, *85*(1–2), 41–61.
- Cota, G. F., W. G. Harrison, T. Platt, S. Sathyendranath, and V. Stuart (2003), Bio-optical properties of the Labrador Sea, *J. Geophys. Res.*, *108*(C7), 3228, doi:10.1029/2000JC000597.
- de Boyer Montégut, 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, *J. Geophys. Res.*, *109*, C12003, doi:10.1029/2004JC002378.
- Eppley, R. W., and B. J. Peterson (1979), Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean, *Nature*, *282*, 677–680.
- Gibbs, R. J. (1979), Chlorophyll *b* interference in the fluorometric determination of chlorophyll *a* and phaeo-pigments, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, *30*, 597–606.
- Gieskes, W. W. C., G. W. Kraay, A. Nontji, D. Setiapermana, and Sutomo (1988), Monsoonal alternation of a mixed and a layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the Banda Sea (Indonesia): A mathematical analysis of algal pigment fingerprints, *Neth. J. Sea Res.*, *22*(2), 123–137.
- Goffart, A., G. Catalano, and J. H. Hecq (2000), Factors controlling the distribution of diatoms and Phaeocystis in the Ross Sea, *J. Mar. Syst.*, *27*(1–3), 161–175.
- Goldman, J. C. (1993), Potential role of large oceanic diatoms in new primary production, *Deep Sea Res.*, *40*, 159–168.
- Gordon, H. R., and W. R. McCluney (1975), Estimation of the Depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing, *Appl. Opt.*, *14*(2), 413–416.
- Gordon, H. R., and A. Morel (1983), *Remote Assessment of Ocean Color for Interpretation of Satellite Visible Imagery: A Review*, 114 pp., Springer, New York.
- Holm-Hansen, O., and C. D. Hewes (2004), Deep chlorophyll-*a* maxima (DCMs) in Antarctic waters, *Polar Biol.*, *27*(11), 699–710.
- Jeffrey, S. W., and M. Vesik (1997), Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures, in *Phytoplankton Pigment in Oceanography: Guidelines to Modern Methods*, edited by S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, and S. W. Wright, pp. 33–84, UNESCO, Paris.
- Le Quéré, C., et al. (2005), Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Global Change Biol.*, *11*, 2016–2040.
- Letelier, R. M., D. M. Karl, M. R. Abbott, and R. R. Bidigare (2004), Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre, *Limnol. Oceanogr.*, *49*(2), 508–519.
- Lewis, M. R., J. J. Cullen, and T. Platt (1983), Phytoplankton and thermal structure in the upper ocean: Consequences of nonuniformity in chlorophyll profile, *J. Geophys. Res.*, *88*, 2565–2570.
- Longhurst, A. R. (1995), Seasonal cycles of pelagic production and consumption, *Prog. Oceanogr.*, *36*, 77–167.
- Longhurst, A. R., S. Sathyendranath, T. Platt, and C. M. Caverhill (1995), An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data, *J. Plankton Res.*, *17*(6), 1245–1271.
- Malone, T. C. (1980), Algal size, in *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, edited by I. Morris, pp. 433–463, Univ. of Calif., Berkeley.
- Mantoura, R. F. C., R. G. Barlow, and E. J. H. Head (1997), Simple isocratic HPLC methods for chlorophylls and their degradation products, in *Phytoplankton Pigment in Oceanography: Guidelines to Modern Methods*, edited by S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, and S. W. Wright, pp. 383–428, UNESCO, Paris.
- Moline, M. A., and B. B. Prézélin (1996), Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, in situ productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *145*(1–3), 143–160.
- Monterey, G., and S. Levitus (1997), *Seasonal Variability of Mixed Layer Depth for the World Ocean*, NOAA Atlas NESDIS, *14*, 96 pp., U. S. Govt. Print. Off., Washington, D. C.
- Moore, J. K., S. C. Doney, J. A. Kleypas, D. M. Glover, and I. Y. Fung (2002), An intermediate complexity marine ecosystem model for the global domain, *Deep Sea Res.*, *49*(1–3), 403–462.
- Morel, A. (1988), Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case 1 waters), *J. Geophys. Res.*, *93*(C9), 10,749–10,768.
- 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, *Limnol. Oceanogr.*, *34*(8), 1545–1562.
- Morel, A., and S. Maritorena (2001), Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal, *J. Geophys. Res.*, *106*(C4), 7163–7180.
- Ondrusek, M. E., R. R. Bidigare, S. T. Sweet, D. A. Defreitas, and J. M. Brooks (1991), Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific Ocean in relation to physical and optical variability, *Deep Sea Res.*, *38*(2), 243–266.
- O'Reilly, J. E., S. Maritorena, D. A. Siegel, S. A. Garver, M. Kahru, and C. McClain (1998), Ocean chlorophyll algorithms for SeaWiFS, *J. Geophys. Res.*, *103*(C11), 24,937–24,953.
- O'Reilly, J. E., et al. (2000), Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS OC2 and OC4, version 4, in *SeaWiFS Postlaunched Calibration and Validation Analyses, Part 3*, edited by S. B. Hooker and E. R. Firestone, NASA Tech. Memo. 2000-206892, *11*, 9–23, NASA.
- Platt, T., C. Caverhill, and S. Sathyendranath (1991), Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic, *J. Geophys. Res.*, *96*(C8), 15,147–15,159.
- Prézélin, B. B., E. E. Hofmann, C. Mengelt, and J. M. Klinck (2000), The linkage between Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) and phytoplankton assemblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf, *J. Mar. Res.*, *58*(2), 165–202.

- R Development Core Team (2004), *R: A Language And environment for Statistical Computing*, R Found. for Stat. Comput., Vienna, Austria. (Available at <http://www.R-project.org>)
- Sathyendranath, S., A. R. Longhurst, C. M. Caverhill, and T. Platt (1995), Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic, *Deep Sea Res., Part I*, 42(10), 1773–1802.
- Sathyendranath, S., G. Cota, V. Stuart, H. Maass, and T. Platt (2001), Remote sensing of phytoplankton pigments: A comparison of empirical and theoretical approaches, *Int. J. Remote Sens.*, 22(2–3), 249–273.
- Siegel, D. A., et al. (2001), Bio-optical modeling of primary production on regional scales: The Bermuda BioOptics project, *Deep Sea Res.*, 48(8–9), 1865–1896.
- 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, *J. Geophys. Res.*, 108(C5), 3143, doi:10.1029/2001JC001195.
- Trees, C. C., D. K. Clark, R. R. Bidigare, M. E. Ondrusek, and J. L. Mueller (2000), Accessory pigments versus chlorophyll *a* concentrations within the euphotic zone: A ubiquitous relationship, *Limnol. Oceanogr.*, 45(5), 1130–1143.
- Vidussi, F., H. Claustre, B. B. Manca, A. Luchetta, and J. C. Marty (2001), Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter, *J. Geophys. Res.*, 106(C9), 19,939–19,956.
- 
- H. Claustre, A. Morel, and J. Uitz, Laboratoire d’Océanographie de Villefranche, CNRS UMR 7093, and Université Pierre et Marie Curie, B.P. 08, F-06238 Villefranche-sur-Mer cedex, France. ([uitz@obs-vlfr.fr](mailto:uitz@obs-vlfr.fr))
- S. B. Hooker, Laboratory for Hydrospheric Processes, NASA/Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD 20771, USA.

### III. VALIDATION DE LA PARAMETRISATION PROPOSEE A L'AIDE DE DONNEES DE COULEUR DE L'OCEAN

Dans la section précédente, la paramétrisation proposée a été testée à l'aide d'un jeu de données pigmentaires déterminées par HPLC (la valeur d'entrée "injectée" dans la paramétrisation était  $[Chla]_{surf}$ , calculée à partir des profils de Chla mesurés). Toutefois, cette paramétrisation est destinée à des applications satellitaires. Il est donc nécessaire d'effectuer une seconde validation, basée sur des données de couleur de l'océan. Pour ce faire, nous avons utilisé le jeu de données collecté dans le cadre de la campagne BIOSOPE (Biogeochemistry and Optics South Pacific Experiment), qui présente trois intérêts particuliers :

- ✓ Des mesures de **couleur de l'océan** effectuées quasi-simultanément aux mesures *in situ* sont disponibles (données du capteur SeaWiFS<sup>1</sup>).
- ✓ Ce jeu de données est **indépendant** de la base de données #1, sur laquelle est basée la paramétrisation.
- ✓ Il couvre une **large gamme de situations trophiques**.

#### III.1. Données et méthode

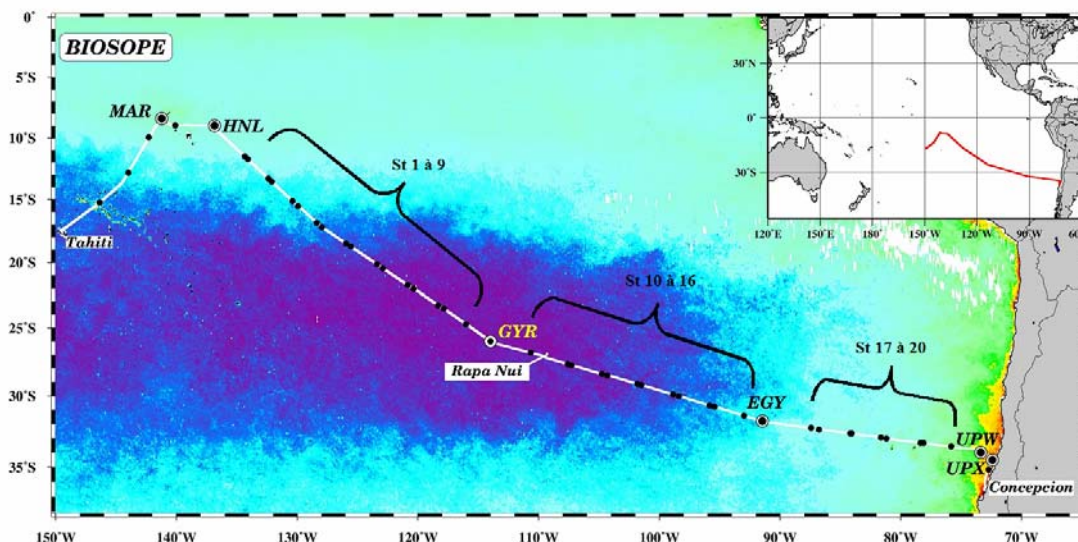
La campagne BIOSOPE a eu lieu dans l'Océan Pacifique Sud entre octobre et décembre 2004, pendant l'été austral. L'objectif principal était d'étudier les caractéristiques biogéochimiques et bio-optiques pour une large gamme de régimes trophiques. Des régions très variées ont été échantillonnées (Figure I-1) depuis l'archipel des Marquises (station notée MAR sur la carte), jusqu'à l'upwelling du Chili (stations UPW et UPX), en passant par une région HNLC<sup>2</sup> à l'est de l'archipel des Marquises (station HNL) et par le centre du tourbillon du Pacifique Sud (station GYR), région *a priori* la plus oligotrophe de l'océan mondial et jusqu'alors jamais explorée par les océanographes (appelée SPSG<sup>3</sup>).

---

<sup>1</sup> SeaWiFS: Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor

<sup>2</sup> HNLC: High Nutrient Low Chlorophyll

<sup>3</sup> SPSG : South Pacific Subtropical Gyre Province (Longhurst, 1998)



**Figure I-1 : Trajet du navire et localisation des stations d'échantillonnage lors de la campagne BIOSOPE. Les stations longues sont représentées par les ronds noirs cerclés de blanc : MAR (îles Marquises), HNL (région HNLC), GYR (centre du SPSG), EGY (région à l'est du SPSG), UPW et UPX (au niveau de l'upwelling du Chili). Les petits ronds noirs représentent les stations courtes dont les numéros sont indiqués sur la carte.**

### III.1.1. Contrôle de qualité des données

Un contrôle de qualité similaire à celui décrit dans la section II a été appliqué à la base de données pigmentaires de BIOSOPE. Cette base de données contenait initialement 636 échantillons. La première étape, concernant les échantillons individuels, a conduit à l'élimination de 3.7% des données (correspondant essentiellement à des échantillons collectés au-delà de 200 m). La seconde étape, correspondant à l'inspection visuelle des profils verticaux un à un, n'a permis d'éliminer aucune donnée. A l'issue de l'ensemble du contrôle de qualité, la base de données pigmentaires comprenait 67 profils verticaux (soit 612 échantillons).

Pour chacun des profils, les  $[Chla]$  associées au micro-, nano- et picophytoplancton ont été calculées selon la méthode décrite dans la section II. En résumé, la proportion de chaque groupe phytoplanctonique est estimée *via* un critère pigmentaire, impliquant les pigments diagnostiques associés au groupe considéré et la somme de tous les pigments diagnostiques (représentant la biomasse phytoplanctonique totale). Enfin, la  $[Chla]$  associée à chaque groupe résulte du produit de la proportion du groupe considéré et de la  $[Chla]$ .

### III.1.2. Mesures de couleur de l'océan

Pour chacune des stations échantillonnées durant BIOSOPE, la valeur de  $[Chla]_{sat}$  correspondante a été extraite des images SeaWiFS, en fonction de la localisation

géographique de la station considérée et de sa date d'échantillonnage. En cas d'absence de valeur de  $[Chla]_{sat}$  (*i.e.* le satellite n'est pas passé au dessus de la station à la date considérée ou la mesure satellitale est gênée par la couverture nuageuse), les valeurs de  $[Chla]_{sat}$  ont été extraites des images SeaWiFS correspondant à  $\pm 1$  jour,  $\pm 2$  jours ou  $\pm 3$  jours, par rapport à la date de la mesure *in situ*. Pour 39% des stations, la date de la mesure de couleur de l'océan coïncide avec la date de l'échantillonnage ; pour 42% des stations, ces dates sont décalées d'un jour ; pour 10% des stations, elles sont décalées de 2 jours ; pour 9% des stations, elles sont décalées de 3 jours. Cette stratégie a été adoptée afin de conserver l'ensemble des données.

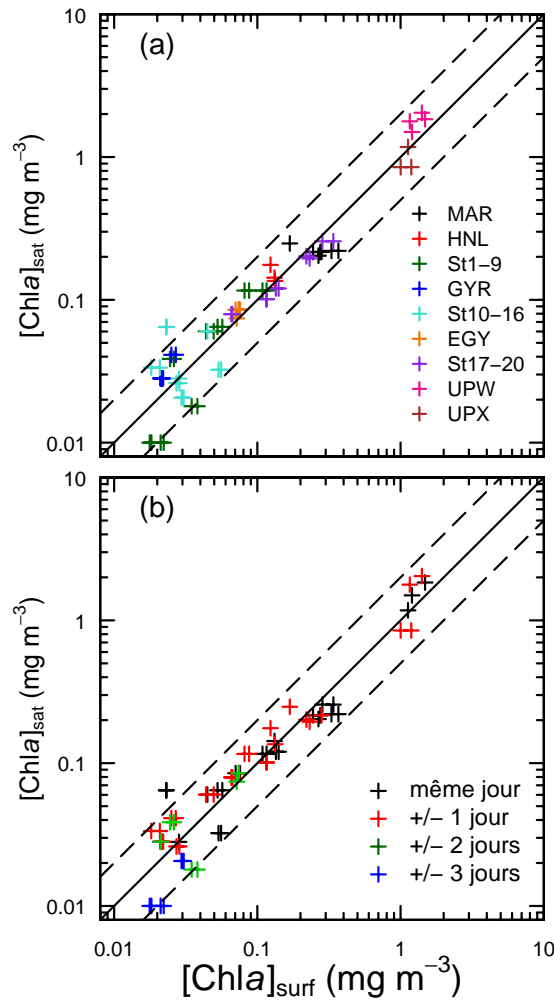
### III.1.3. Méthode de validation

La méthode de validation est quasiment identique à celle détaillée dans la section II. La  $[Chla]_{surf}$  utilisée comme valeur d'entrée de la paramétrisation est remplacée par la concentration en Chla de surface obtenue *via* SeaWiFS ( $[Chla]_{sat}$ ). La profondeur de la couche euphotique ( $Z_{eu}$ ) est calculée à partir de  $[Chla]_{sat}$  et comparée à la profondeur de la couche de mélange ( $Z_m$ ), afin de déterminer si la colonne d'eau est stratifiée ou mélangée. Selon ce critère, 93% des profils du jeu de données considéré ont été collectés en régime stratifié. Dans ce cas,  $[Chla]_{sat}$  est utilisée comme valeur d'entrée de la paramétrisation appropriée pour générer un profil vertical pigmentaire sans dimension. Ce profil pigmentaire est ensuite redimensionné, à l'aide des valeurs de  $Z_{eu}$  et  $\overline{Chla}_{Z_{eu}}$  (calculées à partir de  $[Chla]_{sat}$ ). Dans le cas d'une colonne d'eau mélangée, le profil vertical est simulé par le produit de  $[Chla]_{sat}$  et de la proportion du groupe considéré, extrapolée dans la colonne d'eau (ou directement par la  $[Chla]_{sat}$  extrapolée si l'on s'intéresse à la biomasse totale).

## III.2. Résultats

### III.2.1. Comparaison des concentrations en Chla de surface mesurées par HPLC et dérivées des données de couleur de l'océan

En premier lieu, il était nécessaire de connaître la précision de la valeur de Chla de surface fournie par SeaWiFS ( $[Chla]_{sat}$ ). Pour cela, les valeurs de  $[Chla]_{sat}$  ont été comparées aux concentrations en Chla calculées à partir des mesures pigmentaires HPLC ( $[Chla]_{surf}$ ) (Figure I-2).



**Figure I-2 : Comparaison de la concentration en Chla de surface dérivée des mesures du capteur SeaWiFS ( $[Chla]_{sat}$ ) et déterminée à partir des profils de Chla mesurés par HPLC ( $[Chla]_{surf}$ ). Figure (a) : les symboles de couleurs différentes indiquent le nom de la station (voir la Figure I-1 pour leur localisation). Figure (b) : les symboles de couleurs différentes indiquent le décalage (en jour) entre les dates des mesures satellitale et *in situ*.**

Les  $[Chla]_{sat}$  obtenues *via* les mesures satellitales sont tout à fait cohérentes avec les mesures HPLC. Les points de données sont répartis uniformément autour de la droite 1:1. L'erreur moyenne entre les mesures et les prédictions est estimée par l'erreur quadratique moyenne relative (RMSE), calculée comme suit :

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left( \frac{X_{mes,i} - X_{pred,i}}{X_{mes,i}} \right)^2} \quad \text{Eq. (I.1)}$$

où  $X_{mes,i}$  et  $X_{pred,i}$  sont respectivement les descripteurs mesurés et prédits pour chaque point de donnée  $i$  (de 1 à  $n$ , où  $n$  est le nombre de points de donnée).

Selon l'Eq. (I.1), l'erreur relative moyenne entre prédictions et mesures est de 45%. Nous observons une forte sous-estimation de  $[Chla]_{surf}$  correspondant aux stations St6, St7 et St11, pour lesquelles seules les mesures satellitales effectuées trois jours plus tôt étaient disponibles. Cette déviation est assez inattendue étant donné que ces stations sont situées dans la région centrale du SPSG, constituant *a priori* un système stable. Elle est peut être liée aux algorithmes couleur de l'océan (e.g. OC4, O'reilly *et al.*, 2000) qui pourraient sous-estimer la concentration en Chla pour les rapports de réflectance bleu sur vert élevés, mesurés dans ces eaux ultra-oligotrophes.

Nous notons également une surestimation de  $[Chla]_{surf}$  au niveau de la St13 (erreur relative de 180%). La valeur de  $[Chla]_{sat}$  correspondante a été extraite de l'image SeaWiFS du jour même de l'échantillonnage. Cette déviation ne peut donc pas être expliquée par un décalage dans le temps entre la mesure satellitale et la mesure *in situ*. Notons que si cette station est éliminée, l'erreur moyenne relative diminue (RMSE =  $\pm 33\%$ ).

Concernant les stations échantillonnées au niveau de l'upwelling du Chili, l'erreur entre  $[Chla]_{sat}$  et  $[Chla]_{surf}$  est plus faible dans le cas où la mesure satellitale de  $[Chla]_{sat}$  a été réalisée le jour même de l'échantillonnage, plutôt que la veille ou le lendemain. Ce résultat est cohérent avec la variabilité temporelle haute fréquence, caractéristique des systèmes d'upwelling côtier.

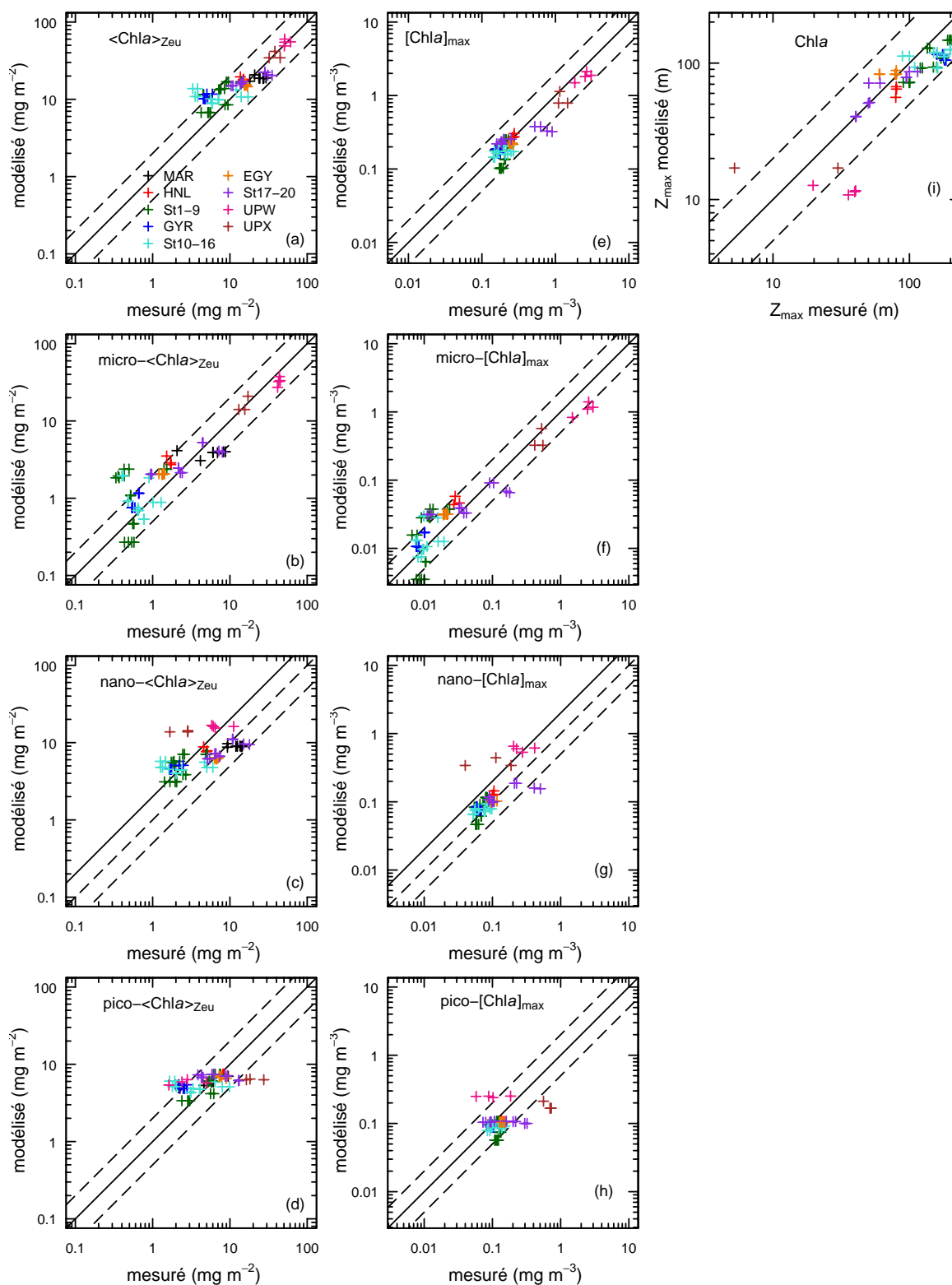
### III.2.2. Prédiction des profils verticaux de Chla associée à la biomasse algale totale et aux trois groupes phytoplanctoniques

Les profils verticaux de Chla, micro-, nano- et pico-Chla ont été simulés à l'aide du modèle, puis comparés aux profils mesurés (Figure I-3). Pour l'ensemble des profils verticaux stratifiés et mélangés, les contenus intégrés dans la couche euphotique ( $\langle Chla \rangle_{Zeu}$ ) prédits et mesurés ont été comparés. Dans le cas des profils stratifiés uniquement, nous avons considéré deux autres caractéristiques : la concentration maximum en Chla ( $[Chla]_{max}$ ) ainsi que la profondeur de ce maximum ( $Z_{max}$ ). Comme nous l'avons évoqué antérieurement (cf. section II), une telle validation, centrée sur ces deux caractéristiques, présente des limites liées à la nature discrète des données. Toutefois, la qualité des données pigmentaires collectées durant BIOSOPE (en particulier leur résolution verticale) nous permet de nous affranchir partiellement de cette limitation. De plus, cet exercice de validation constitue le seul moyen de tester l'efficacité de la paramétrisation à prédire l'allure des profils pigmentaires.

Considérons les contenus intégrés en *Chla*. La distribution des points autour de la droite 1:1 est relativement régulière dans le cas de la *Chla* et de la micro-*Chla*. Dans le cas du nanophytoplancton, les points sont plus dispersés. Enfin, dans le cas du picophytoplancton, les valeurs prédites présentent une relative stabilité en regard des valeurs mesurées. Leur dynamique est en effet restreinte à l'intervalle 3.38–7.46 mg *Chla* m<sup>-2</sup>, par rapport à 1.61–27.42 mg *Chla* m<sup>-2</sup> pour les valeurs mesurées. Les erreurs relatives moyennes sont de 81% pour la *Chla* et la pico-*Chla*, 147% pour la micro-*Chla* et 164% pour la nano-*Chla* (Table I-1). Notons que ces erreurs sont réduites à 55%, 92%, 156% et 63%, pour la *Chla*, la micro-*Chla*, la nano-*Chla* et la pico-*Chla*, respectivement, dans le cas où la  $[Chla]_{surf}$  est utilisée comme paramètre d'entrée au lieu de  $[Chla]_{sat}$ . Même à cette condition, le contenu intégré de nano-*Chla* est très fortement surestimé au niveau des stations UPX (erreur de 400–800%). L'élimination de ces stations conduit à une erreur moyenne de 100%.

**Table I-1 : Erreur relative moyenne entre mesures et prédictions pour trois descripteurs des profils verticaux de *Chla* : (i) le contenu intégré dans la couche euphotique ( $\langle Chla \rangle_{Zeu}$ ), (ii) la concentration maximale en *Chla* du profil ( $[Chla]_{max}$ ) et (iii) la profondeur de ce maximum ( $Z_{max}$ ). Les prédictions sont effectuées en utilisant  $[Chla]_{sat}$  (colonne de gauche) ou  $[Chla]_{surf}$  (colonne de droite) comme valeur d'entrée de la paramétrisation.**

|                                     | RMSE (%)                         |                                   |
|-------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
|                                     | Valeur d'entrée = $[Chla]_{sat}$ | Valeur d'entrée = $[Chla]_{surf}$ |
| $\langle Chla \rangle_{Zeu}$        | 81                               | 55                                |
| micro- $\langle Chla \rangle_{Zeu}$ | 147                              | 92                                |
| nano- $\langle Chla \rangle_{Zeu}$  | 164                              | 156                               |
| pico- $\langle Chla \rangle_{Zeu}$  | 81                               | 63                                |
| $[Chla]_{max}$                      | 24                               | 22                                |
| micro- $[Chla]_{max}$               | 81                               | 55                                |
| nano- $[Chla]_{max}$                | 108                              | 118                               |
| pico- $[Chla]_{max}$                | 58                               | 51                                |
| $Z_{max}$                           | 62                               | 59                                |



**Figure I-3 : Comparaison de trois caractéristiques des profils verticaux de Chla mesurés et prédits par la paramétrisation : contenu intégré dans la couche euphotique pour les eaux stratifiées et mélangées ensemble (a-d), concentration du maximum de Chla (e-h) et profondeur de ce maximum (i) pour les eaux stratifiées uniquement. Les symboles de couleurs différentes indiquent le nom de la station (voir la Figure I-1 pour la localisation des stations).**

Dans le cas des maxima de *Chla*, la distribution des points, ainsi que l'ordre de grandeur des erreurs moyennes, sont comparables à ce qui a été obtenu dans le cas des contenus intégrés. Notons, en particulier, une diminution importante de l'erreur associée à la prédiction du maximum de micro-*Chla* lorsque  $[Chla]_{surf}$  est utilisée comme valeur d'entrée de la paramétrisation à la place de  $[Chla]_{sat}$  (de 81% à 55%). Ce résultat est principalement lié à une surestimation de la valeur prédite (de 200%) au niveau de la St13.

Finalement, l'erreur associée à la prédiction de la profondeur du maximum de *Chla* est de 62% (59% quand  $[Chla]_{surf}$  remplace  $[Chla]_{sat}$ ). L'erreur est particulièrement importante dans le cas des stations UPX (200–350%). Pour ces stations situées au niveau de l'upwelling du Chili, la paramétrisation prédit un maximum autour de 15m de profondeur, en fait situé en surface (2–5m).

De même que pour la validation présentée dans la section II, ces résultats indiquent que la paramétrisation permet de simuler la variabilité associée à la biomasse microphytoplanctonique. Notamment, les contenus intégrés prédits varient dans l'intervalle 0.27–37.57 mg *Chla* m<sup>-2</sup>, à comparer à la gamme des valeurs mesurées de 0.33–42.70 mg *Chla* m<sup>-2</sup>. L'erreur élevée associée à la prédiction des profils verticaux de micro-*Chla* est en partie due à cette variabilité naturelle importante. Au contraire, l'erreur associée à la prédiction des profils de pico-*Chla* est très réduite, principalement du fait de la variabilité naturelle limitée de ce groupe.

### **III.2.3. Prédiction de la distribution verticale de la *Chla* associée aux trois groupes phytoplanctoniques selon une coupe longitudinale**

Afin de visualiser la distribution verticale de la *Chla* associée au micro-, nano- et picophytoplancton le long du transect parcouru durant la campagne BIOSOPE, les valeurs de  $[Chla]_{sat}$  extraites des images SeaWiFS ont été utilisées comme paramètre d'entrée du modèle. La coupe longitudinale ainsi obtenue a été comparée qualitativement à la coupe acquise à partir des profils mesurés. Les résultats présentés sur la Figure I-4 mettent clairement en évidence la capacité de la paramétrisation à simuler correctement les grandes tendances présentées par la biomasse phytoplanctonique. Les fortes biomasses de micro- et de nanophytoplancton se trouvent bien au niveau de l'Archipel des Marquises et de l'upwelling du Chili, tandis que le picophytoplancton prédomine dans les zones oligotrophes. Néanmoins, la profondeur des maxima de *Chla* est nettement sous-estimée au niveau du SPSG. Cette caractéristique est particulièrement visible sur la coupe représentant la distribution de la pico-

Chl $a$ . Par exemple, dans le cœur du SPSG, le maximum de Chl $a$  est prédit à environ 130 m, alors qu'il est observé à 180 m.

### III.3. Conclusion de l'exercice de validation

Ces résultats mettent en évidence les **performances satisfaisantes de la paramétrisation** proposée dans cette étude, et ce pour une **grande variété de conditions trophiques**. Les variations de la biomasse phytoplanctonique totale (indexées sur la [Chl $a$ ]<sub>surf</sub>) sont simulées de façon acceptable. Les changements de composition de cette biomasse et la contribution respective des différents groupes phytoplanctoniques sont aussi prédits correctement.

La paramétrisation proposée présente néanmoins certaines limites. En particulier, elle conduit à une surestimation de la concentration en Chl $a$  et à une sous-estimation de la profondeur du maximum de Chl $a$  au niveau du SPSG. Concernant le centre du SPSG, ces faiblesses étaient prévisibles puisque cette zone, caractérisée par une extrême oligotrophie, n'est pas représentée dans la base de données #1. Toutefois, la base de données #1 contient des mesures collectées dans l'Océan Pacifique, dans des conditions trophiques équivalentes à celles observées au niveau des bords du SPSG (*i.e.* campagnes EQPAC et OLIPAC). Ces résultats suggèrent donc que les faibles performances de la paramétrisation dans la région du SPSG ne proviennent pas uniquement de l'absence de stations échantillonnées dans des situations ultra-oligotrophes dans la base de données #1, mais aussi d'une distribution verticale relativement "atypique" des pigments dans cette région.

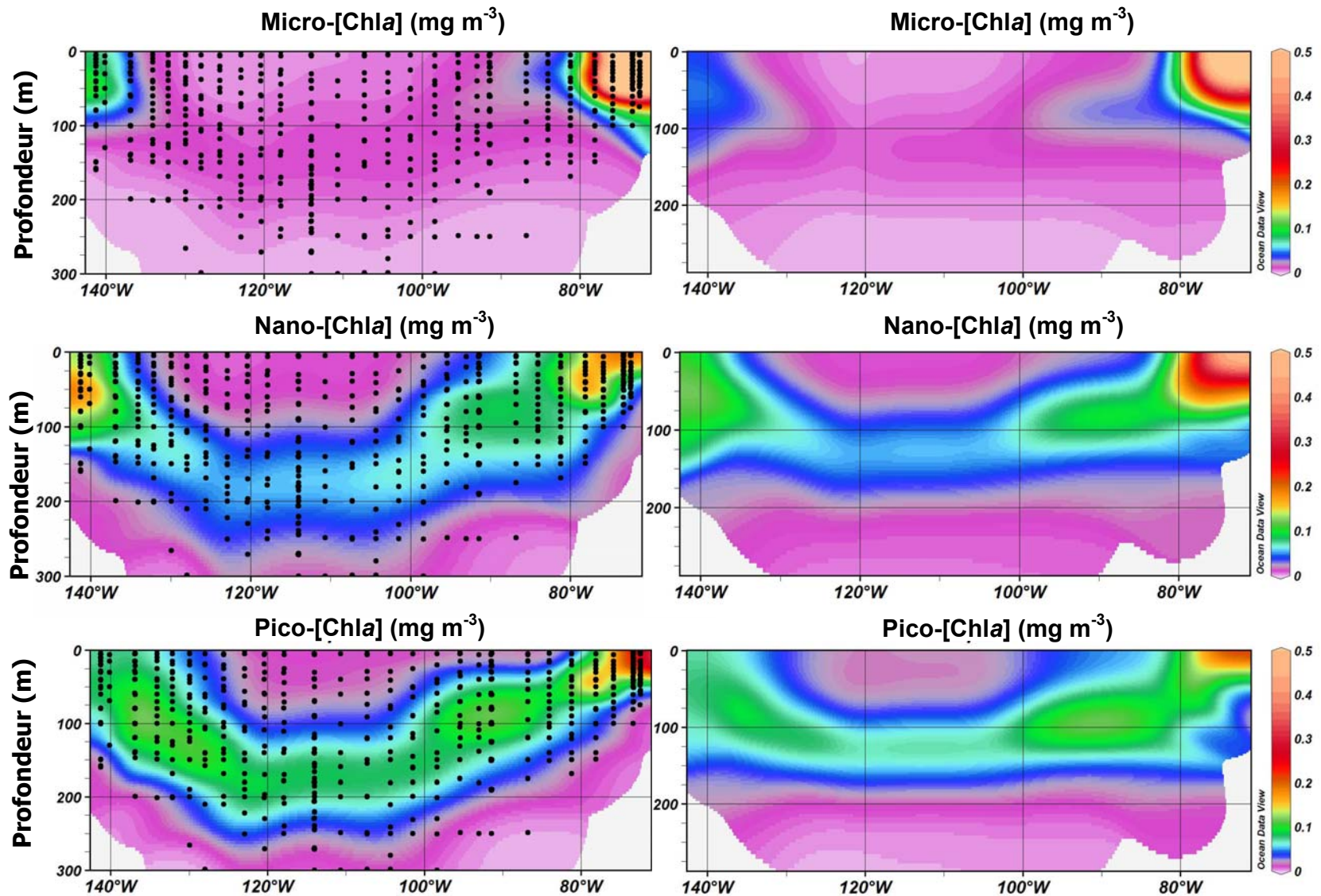


Figure I-4 : Coupes longitudinales des profils verticaux de [Chla] ( $\text{mg m}^{-3}$ ) associées au micro-, nano- et picoplancton, mesurés (à gauche) et prédits (à droite). Sur les coupes présentées à droite, les points noirs représentent les points de mesures.

#### IV. EXEMPLE D'UN CAS PARTICULIER : LE TOURBILLON SUBTROPICAL DU PACIFIQUE SUD

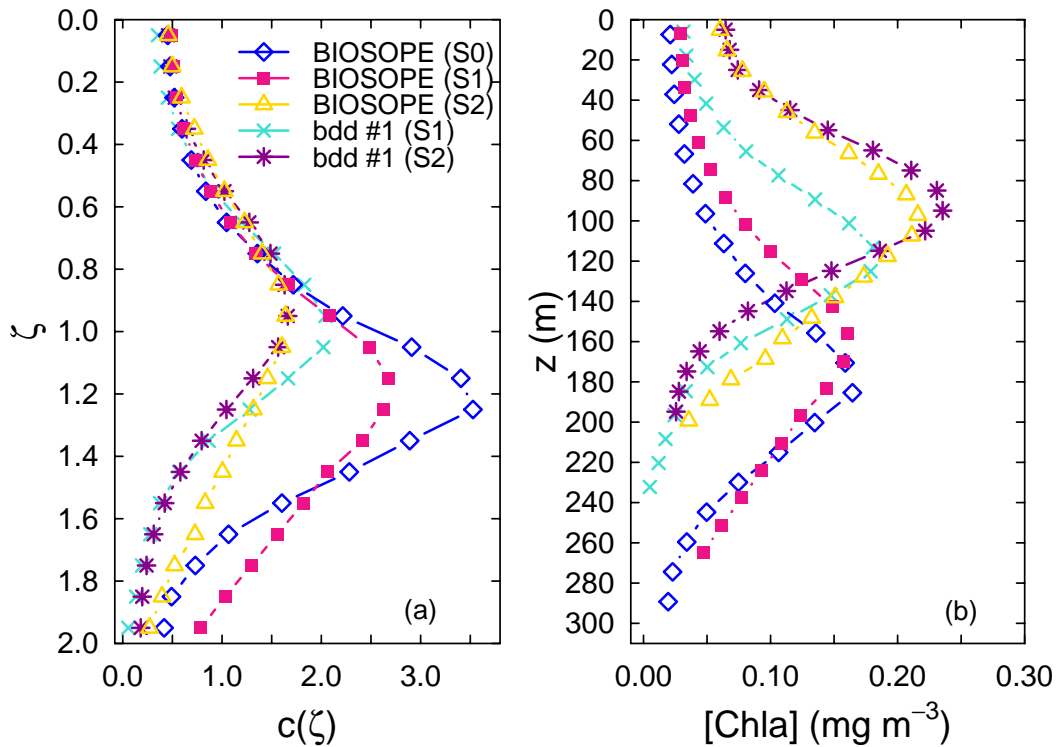
Dans cette étude, nous avons mis en évidence le caractère particulier de la composition des communautés phytoplanctoniques dans l'Océan Austral, plus probablement en Mer de Ross (cf. section II). Les résultats de l'exercice de validation présenté dans la section précédente ont suggéré une distribution verticale des pigments quelque peu "atypique" dans le SPSG. Nous avons donc choisi d'examiner la distribution verticale de la *Chla* dans cette région.

##### *Distribution verticale de la Chla dans le SPSG et dans les autres régions oligotrophes*

Afin de dégager les principales caractéristiques de la distribution verticale de la *Chla* dans les eaux oligotrophes explorées lors la campagne BIOSOPE, nous avons considéré les profils verticaux moyens de *Chla* correspondant aux classes trophiques S1 et S2. Ces profils ont été comparés à ceux calculés pour la base de données #1 (cf. section II). En raison de l'oligotrophie extrême rencontrée au coeur du SPSG, nous avons ajouté une classe ultra-oligotrophe (notée S0) regroupant les profils présentant des valeurs de  $[Chla]_{surf} < 0.025 \text{ mg m}^{-3}$ . Cette précaution a pour but d'éviter que la signature pigmentaire des eaux les plus oligotrophes (catégorie S0), soit masquée par celle des eaux dont la biomasse chlorophyllienne est un peu plus élevée (catégorie S1). Pour faciliter la lecture, la base de données pigmentaires de BIOSOPE sera notée "BIO", tandis que la base de données #1 sera notée "bdd#1". De même, les profils verticaux moyens, calculés pour les différentes classes trophiques, associés à BIO et à bdd#1 seront notés "profils BIO" et "profils bdd#1", respectivement.

La Figure I-5 présente la distribution verticale de la *Chla* dans les systèmes oligotrophes représentés dans BIO et bdd#1. Dans le cas des classes trophiques S0 et S1, les profils BIO présentent des maxima autour de  $1.2 Z_{eu}$ , d'amplitude très forte ( $3.5 \overline{Chla}_{zeu}$  et  $2.5 \overline{Chla}_{zeu}$  pour les classes S0 et S1 respectivement, cf. Figure I-5 a). Le profil bdd#1 de la classe S1 présente un maximum de *Chla* moins profond ( $Z_{eu}$ ) et d'amplitude réduite ( $2 \overline{Chla}_{zeu}$ ), comparé au profil BIO associé à la même classe trophique. Lorsque la  $[Chla]_{surf}$  augmente (classe S2), les différences entre les deux jeux de données s'atténuent et les profils sont pratiquement confondus. Concernant les profils BIO, les classes trophiques S0 et S1 regroupent essentiellement des données collectées dans le SPSG. Les **disparités** existant entre

les profils BIO et bdd#1 des **classes S0 et S1**, contrastant avec les **similitudes** observées pour ceux de la **classe S2**, confirment l'existence de **caractéristiques particulières dans le SPSG**, plutôt que dans l'ensemble du Pacifique Sud. La Figure I-5 a rappelle clairement la nécessité de prendre en compte la biomasse algale présente au-delà de  $Z_{eu}$  dans les systèmes les plus oligotrophes.



**Figure I-5: Profils verticaux moyens de Chla déterminés pour la base de données BIOSOPE et la base de données #1 (bdd #1) dans les eaux stratifiées ultra-oligotrophes et oligotrophes normalisés (a) et redimensionnés (b). Les profils moyens sont donnés pour les classes trophiques S0 ( $[\text{Chla}]_{\text{surf}} < 0.025 \text{ mg m}^{-3}$ ), S1 ( $0.025 \text{ mg m}^{-3} \leq [\text{Chla}]_{\text{surf}} < 0.04 \text{ mg m}^{-3}$  pour BIOSOPE et  $[\text{Chla}]_{\text{surf}} < 0.04 \text{ mg m}^{-3}$  pour la base de données #1) et S2 ( $0.04 \text{ mg m}^{-3} \leq [\text{Chla}]_{\text{surf}} < 0.08 \text{ mg m}^{-3}$ ).**

Les profils redimensionnés (Figure I-5b) mettent en évidence le caractère ultra-oligotrophe des profils BIO correspondant aux classes S0 et S1. Ces profils présentent un maximum de Chla à 180 m (S0) et 160 m (S1), tandis que le maximum de Chla est situé à 120 m pour le profil bdd#1 de la classe S1. Alors qu'en surface les concentrations en Chla sont comparables ( $0.032 \text{ mg m}^{-3}$  pour S1), les  $[\text{Chla}]$  observées dans la colonne d'eau sont nettement plus faibles dans le cas du profil BIO que dans celui du profil bdd#1.

**Implication pour la paramétrisation**

Les résultats précédents indiquent que, **pour une même valeur de  $[Chla]_{surf}$ , le contenu intégré en Chla,  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$ , est plus faible dans le cas du profil BIO** que dans celui du profil bdd#1 (d'environ 17% pour S1). En conséquence, la relation générale  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  vs  $[Chla]_{surf}$ , basée sur la bdd#1 (cf. section II) n'est sans doute pas adaptée aux données collectées dans le SPSG. En effet, dans le domaine  $[Chla]_{surf} \leq 0.04 \text{ mg m}^{-3}$ , les valeurs de  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  associées à BIO sont inférieures aux valeurs prédites par la relation générale, de 20–45% selon les points de données (Figure I-6 a). Notons également que pour une  $[Chla]_{surf}$  d'environ  $0.02 \text{ mg m}^{-3}$ , les contenus intégrés  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  correspondant à BIO sont assez variables ( $6\text{--}8 \text{ mg m}^{-2}$ ) et toujours inférieurs à ceux prédits par la relation générale. Cette déviation par rapport à la relation générale implique un biais systématique lors de la redimensionnalisation des profils modélisés. Une nouvelle relation de ce type, établie spécifiquement pour le SPSG, pourrait s'avérer utile afin d'améliorer les performances du modèle dans cette région.

La Figure I-6 b présente les valeurs de  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  mesurées en fonction de  $Z_{eu}$ , ainsi que la relation générale  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  vs  $Z_{eu}$ , proposée par Morel et Maritorena (2001). Il apparaît que cette relation donne des résultats tout à fait corrects pour une large gamme de valeurs de  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$ . Néanmoins, pour des valeurs inférieures à  $10 \text{ mg m}^{-2}$ , la relation a tendance à sous-estimer la profondeur de couche euphotique. Ce résultat indique que **pour un contenu intégré en Chla donné, la limite inférieure de la couche euphotique se situe à une profondeur plus importante dans le centre du SPSG** que dans les autres régions océaniques.

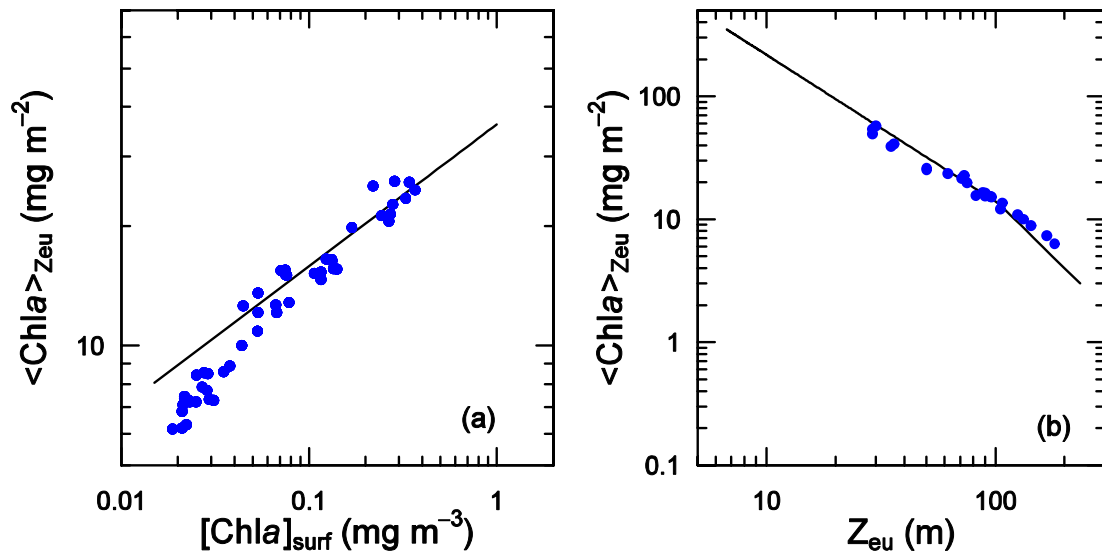


Figure I-6 : Contenu intégré en Chla ( $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$ ) en fonction de la concentration en Chla dans la couche de surface,  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$ , (a) et de la profondeur de la couche euphotique,  $Z_{\text{eu}}$ , (b). Les données collectées lors de la campagne BIOSOPE (représentées en bleu) sont comparées aux relations statistiques générales établies sur la base de données #1 (a) et proposées par Morel et Maritorena, 2001, (b). Les valeurs de  $\langle \text{Chla} \rangle_{Z_{\text{eu}}}$  et  $[\text{Chla}]_{\text{surf}}$  correspondant aux données de BIOSOPE ont été calculées à partir des profils de Chla (déterminés par HPLC), tandis que les valeurs de  $Z_{\text{eu}}$  ont été déterminées à partir des mesures d'éclairement dans la colonne d'eau, effectuées à l'aide du LICOR.

Dans les eaux du cas 1, la propagation de la lumière dans l'eau (et donc  $Z_{\text{eu}}$ ) est contrôlée par les propriétés optiques de l'eau elle-même et par celles du compartiment biologique (*i.e.* le phytoplancton et la matière vivante ou dégradée qui lui est associée, dont les organismes hétérotrophes, la matière organique excrétée ou encore les débris ; *e.g.* Kirk, 1994). Par conséquent, la **sous-estimation de  $Z_{\text{eu}}$**  par le modèle général au niveau du SPSG pourrait provenir d'une **surestimation de l'atténuation de l'éclairement** dans la colonne d'eau, du fait de la faible teneur en particules organiques et minérales, ainsi qu'en matière dissoute colorée. A l'heure actuelle, peu d'éléments sont disponibles pour interpréter ces résultats. Le SPSG demeure, en effet, la région la moins décrite de l'océan mondial (Longhurst, 1998) et les mesures acquises pendant la campagne BIOSOPE sont actuellement en cours de dépouillement. Cependant, les résultats préliminaires de la campagne (*e.g.* mesures des propriétés optiques, concentrations des nutriments majeurs et mineurs) suggèrent que le SPSG constitue un environnement particulier pour la biomasse algale, caractérisé par une extrême oligotrophie.

## V. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Actuellement, pouvoir discriminer différents groupes phytoplanctoniques depuis l'espace est un des challenges des océanographes (*e.g.* Brown et Yoder, 1994 ; Kamykowski et Zentara, 2003 ; Sathyendranath *et al.*, 2004 ; Alvain *et al.*, 2005 ; Westberry *et al.*, 2005). La méthode proposée dans ce chapitre constitue **l'un des premiers outils** permettant d'atteindre cet objectif. Elle fait appel à un **modèle empirique**, utilisant comme paramètre d'entrée la concentration en Chla de surface, couplée à un indicateur du régime hydrologique (le rapport  $Z_{eu} / Z_m$ ). Il s'agit de la première méthode permettant de **quantifier la biomasse associée à trois groupes phytoplanctoniques** dans l'océan mondial et d'estimer leur **distribution verticale**. Cette procédure a été développée pour des estimations à grande échelle et sa mise en œuvre est relativement simple et rapide. Dans ce contexte, elle est efficace et ne pourra pas fournir de meilleurs résultats, à moins que la base de données #1 soit enrichie de nouvelles données, ou que la méthode ne soit elle-même complexifiée. Les cas particuliers mentionnés dans cette étude montrent qu'il existe des déviations par rapport à la tendance générale exprimée par ce modèle. Ces déviations n'ont pas d'incidence significative si l'objectif est d'établir des **bilans de biomasse à l'échelle de l'océan mondial**.

### **La relation globale : un outil de caractérisation des situations atypiques**

La paramétrisation proposée dans ce travail **exprime la tendance générale rencontrée** dans l'océan mondial. Elle constitue, de ce fait, un outil permettant d'**identifier** et de **quantifier** les **déviations** des caractéristiques pigmentaires par rapport à cette tendance générale, dans une région donnée. Comme l'a décrit Claustre (1994), certains systèmes frontaux ou mésotrophes peuvent être considérés comme des systèmes transitoires (*e.g.* début de bloom ou bloom sur le déclin), qui dévient de la tendance générale observée dans les systèmes plus stables. Par exemple, Morel (1997) a observé, dans l'Océan Atlantique Nord, un bloom de *Synechococcus* associé à une biomasse chlorophyllienne caractéristique d'un système mésotrophe à eutrophe. La contribution de *Synechococcus* dans ce système était d'environ 60%, à comparer à une contribution de l'ordre de 10% en général (d'après notre paramétrisation). Notre paramétrisation peut, dans ce type de situation, aider à diagnostiquer l'état trophique transitoire du système. Elle peut aussi aider à caractériser des situations particulières dans le cas de systèmes stables comme nous l'avons fait pour le SPSG.

**Vers une amélioration de la relation globale**

Améliorer la paramétrisation pourrait sans doute permettre d'affiner la prédiction de la distribution verticale et de la composition de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle globale et dans les zones qualifiées d'atypiques. Si la mise en évidence de tels cas laisse penser qu'une régionalisation pourrait être la solution, le problème est en réalité plus complexe. Par exemple, discriminer le Pacifique Sud du reste de l'océan mondial ne serait pas adapté puisque, contrairement aux profils pigmentaires collectés durant la campagne BIOSOPE, certains profils échantillonnés dans le même bassin lors des campagnes EQPAC et OLIPAC présentaient des caractéristiques "classiques" des régions subtropicales. Comment améliorer la relation globale proposée sans avoir recours à une régionalisation ? La  $[Chl a]_{surf}$  exprime la **part principale** de la **variabilité** de la distribution verticale et de la composition de la biomasse algale. Afin de prendre en compte la **variabilité "manquante"**, il faudrait avoir recours à une **approche plus mécanistique**, intégrant un facteur de contrôle de la biomasse algale, tel que le taux de mélange vertical ou encore l'éclairement (*e.g.* Cullen *et al.*, 2002). Idéalement, ce (ou ces paramètres) devrait être accessible à l'échelle globale (par l'intermédiaire de la télédétection ou de modèles globaux).

L'**éclairement incident** à la **surface** de l'océan  $[PAR(0^+)]$  fournirait une information complémentaire intéressante à différents titres. Il permettrait notamment de mieux prédire les concentrations et la distribution verticale de la *Chl a* et de pigments tels que la zéaxanthine, déterminante pour l'estimation de la biomasse spécifique du picophytoplancton. En effet, la formation du maximum profond de *Chl a* ne correspond pas nécessairement à une réelle augmentation de la biomasse algale, et pourrait simplement refléter l'état photoadaptatif des cellules (*e.g.* Cullen et Eppley, 1981 ; Claustre et Marty, 1995), dont le contenu en *Chl a* augmente inversement à l'éclairement incident (Kana et Glibert, 1987 ; Partensky *et al.*, 1993 ; Moore *et al.*, 1995). Letelier *et al.* (2004) ont également montré que le  $PAR(0^+)$ , de par son contrôle sur la profondeur des isolumes dans la colonne d'eau, régule la position du maximum de *Chl a* dans un système oligotrophe stratifié. Enfin, le  $PAR(0^+)$  influence potentiellement la distribution de la zéaxanthine dans l'océan, du fait de son incidence sur la composition pigmentaire des algues et sur l'acclimatation des communautés phytoplanctoniques au champ d'éclairement. Par exemple, une couverture nuageuse permanente au dessus d'un système oligotrophe (comme cela a été observé durant la campagne BIOSOPE) pourrait induire une réduction du rapport zéaxanthine : chlorophylle *a*

(Kana *et al.*, 1988 ; Partensky *et al.*, 1993 ; Six *et al.*, 2004), et/ou l'absence de l'écotype de *Prochlorococcus* adapté aux forts éclaircements (Moore *et al.*, 1995).

Le **mélange vertical** représente un important facteur de contrôle de la disponibilité des nutriments et de l'éclairement pour le phytoplancton. La paramétrisation globale actuelle utilise une valeur seuil du rapport  $Z_{eu} / Z_m$  (< ou > 1) couplée à  $[Chla]_{surf}$  comme indicateur de ce processus. Ce critère donne une indication sur la profondeur relative de la couche de mélange (par rapport à la profondeur de la couche euphotique) ; en revanche, il ne donne aucune information sur sa profondeur "absolue", ni sur l'**histoire du mélange vertical** dans la colonne d'eau qui conditionne la biomasse algale. Différentes études ont mis en évidence le contrôle (en partie) de la position du maximum de Chla par la profondeur et la dynamique de la couche de mélange (Kiefer et Kremer, 1981 ; Hidalgo-Gonzalez et Alvarez-Borrego, 2001 ; F. D'Ortenzio comm. pers.) ou par les flux de chaleur exerçant un forçage sur la couche de mélange (Caporale *et al.*, 2002). Il serait donc intéressant d'utiliser des informations supplémentaires sur la profondeur de la couche de mélange et sur sa variabilité temporelle. Pour ce faire, il faudrait avoir recours à un modèle permettant une paramétrisation de la couche de mélange plus dynamique que les climatologies globales mensuelles, telles que celles que nous utilisons actuellement.

## *Chapitre II*

---

**Paramétrisation des propriétés photophysologiques du  
phytoplancton en vue d'applications à l'océan mondial**

## *Sommaire du chapitre*

---

|  |            |
|--|------------|
| <b>I. Propriétés photophysiologicals du phytoplancton .....</b>  | <b>59</b>  |
| I.1. Absorption spécifique du phytoplancton .....  | 59         |
| I.2. Courbes Production vs Eclairnement.....   | 62         |
| <b>II. Représentation des propriétés photophysiologicals du phytoplancton dans les modèles de production primaire.....</b>   | <b>65</b>  |
| II.1. Assignation de propriétés photophysiologicals fixes à des provinces biogéographiques....                               | 65         |
| II.2. Relation entre les propriétés photophysiologicals et les variables environnementales .....                             | 65         |
| II.3. Relation entre les paramètres photophysiologicals et le statut trophique du milieu.....                                | 67         |
| II.4. Approche proposée dans cette étude.....  | 69         |
| <b>III. Données et méthodes.....</b>   | <b>71</b>  |
| III.1. Données HPLC, paramètres de courbes P vs E et coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton .....             | 71         |
| III.1.1. Détermination des paramètres de courbes P vs E et contrôle de qualité des données..                                 | 71         |
| III.1.2. Données et paramètres dérivés.....  | 74         |
| III.2. Données HPLC et spectres d'absorption spécifique du phytoplancton .....   | 75         |
| <b>IV. Relations entre les propriétés photophysiologicals du phytoplancton et les facteurs biotiques et abiotiques .....</b> | <b>76</b>  |
| IV.1. Principe de l'ACP .....  | 76         |
| IV.2. Résultats.....   | 77         |
| IV.2.1. Représentation du nuage des individus.....   | 78         |
| IV.2.2. Relations entre les variables.....   | 80         |
| IV.3. Discussion.....  | 81         |
| <b>V. Approche trophique .....</b>   | <b>83</b>  |
| V.1. Rappel méthodologique .....   | 83         |
| V.2. Résultats.....  | 84         |
| <b>VI. Approche taxinomique .....</b>  | <b>88</b>  |
| VI.1. Spectres d'absorption .....  | 88         |
| VI.1.1. Résultats et discussion .....  | 89         |
| VI.1.2. Conclusion de l'analyse .....  | 97         |
| VI.2. Paramètres de courbes P vs E et rendement quantique de photosynthèse .....   | 98         |
| VI.2.1. Méthode .....  | 98         |
| VI.2.2. Résultats.....   | 99         |
| <b>VII. Discussion.....</b>  | <b>105</b> |
| VII.1. Comparaison des paramètres photophysiologicals obtenus aux valeurs de la littérature ..                               | 105        |
| VII.2. Variabilité trophique et taxinomique des paramètres photophysiologicals .....   | 107        |
| VII.3. Variabilité verticale des paramètres photophysiologicals .....  | 109        |
| <b>VIII. Conclusion du chapitre et perspectives.....</b>   | <b>111</b> |
| VIII.1. Synthèse des résultats.....  | 111        |
| VIII.2. Applicabilité des approches trophique et taxinomique dans les modèles de production primaire                         | 111        |
| VIII.3. Perspectives à l'aide d'une base de données enrichie .....   | 112        |

La couleur de l'océan constitue un outil de choix pour quantifier, à l'échelle de l'océan mondial, le taux de fixation de carbone par les organismes phytoplanctoniques. La conversion de champs de biomasse chlorophyllienne acquis par télédétection en champs de production primaire requiert l'utilisation de modèles plus ou moins complexes [voir notamment les revues de Bidigare *et al.* (1992) et de Behrenfeld et Falkowski (1997a)]. Ce type de modèles peut être décrit par l'équation générique suivante :

$$P = \text{PAR} [\text{Chla}] a^* 12 \Phi_C$$

où P représente le taux de fixation de carbone ( $\text{gC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ), PAR l'éclairement disponible pour la photosynthèse ( $\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), [Chla] la concentration en Chla ( $\text{mg m}^{-3}$ ) et le facteur 12 permet la conversion des moles en grammes de carbone. Les variables photophysologiques prises en compte sont : (i)  $a^*$ , le coefficient d'absorption de la lumière disponible dans le milieu par le phytoplancton et (ii)  $\Phi_C$ , le rendement quantique de photosynthèse, c'est-à-dire l'efficacité avec laquelle l'énergie lumineuse absorbée est utilisée pour la fixation de carbone (voir Encadré n°1 pour un résumé du processus de photosynthèse).

## I. PROPRIETES PHOTOPHYSILOGIQUES DU PHYTOPLANCTON

### I.1. Absorption spécifique du phytoplancton

L'absorption est une propriété optique inhérente (IOP<sup>1</sup>), c'est à dire qu'elle dépend uniquement des constituants capables de perturber la propagation de la lumière dans le milieu, et non du champ de lumière. Dans l'environnement marin, ces constituants sont : l'eau pure, le phytoplancton, les particules non algales (biogènes et minérales) et la matière organique dissoute colorée (*e.g.* Kirk, 1994). Dans ce travail, nous ne nous sommes intéressés qu'au coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton, spectralement dépendant, noté  $a^*(\lambda)$  (l'astérisque indique que le coefficient d'absorption est normalisé par la concentration en Chla totale dans le milieu et  $\lambda$  représente la longueur d'onde). Notons également que l'absorption résulte de la contribution additive des différents composés absorbants. Cette propriété additive sera utilisée par la suite.

Il existe une diversité importante parmi les spectres d'absorption du phytoplancton, résultant de l'effet de deux facteurs : (i) la composition pigmentaire (*e.g.* Bidigare *et al.*, 1990 ; Hoepffner et Sathyendranath, 1991) et (ii) le "package effect" ou effet de discrétisation de la matière (Morel et Bricaud, 1981).

---

<sup>1</sup> IOP : Inherent optical property en anglais

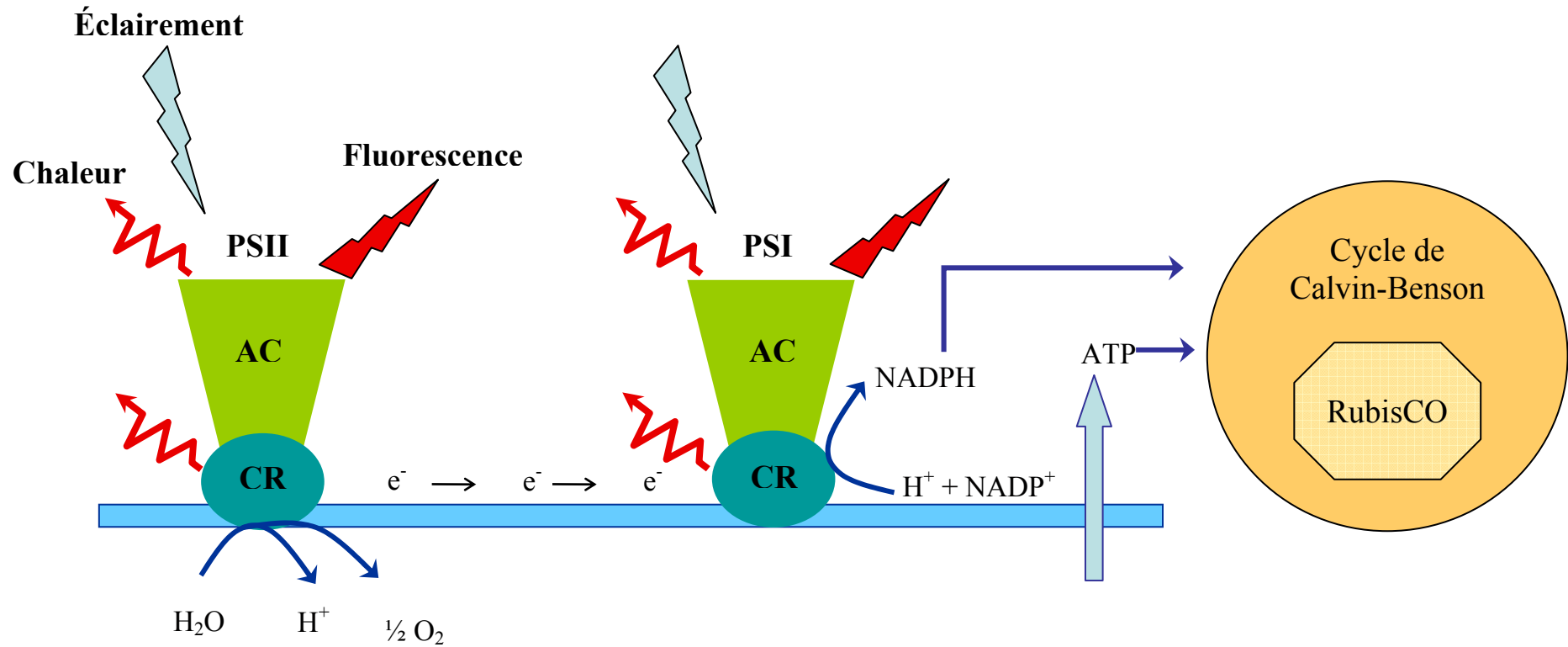


Figure II-1 : Schéma simplifié de l'appareil photosynthétique et du processus de photosynthèse (voir Encadré n°1). AC signifie Antenne collectrice et CR Centre réactionnel.

**Encadré n°1 : Principe de la photosynthèse**

Le processus de photosynthèse implique une série de réactions d'oxydoréduction amorcées par l'absorption d'énergie lumineuse, induit la synthèse de NADPH et d'ATP et conduit à la fixation de CO<sub>2</sub> au niveau du cycle de Calvin-Benson (Falkowski et Raven, 1997 ; voir la Figure II-1 pour un schéma simplifié).

La photosynthèse est initiée par l'absorption d'énergie lumineuse au niveau de l'antenne collectrice du photosystème (PS) II, comprenant des complexes pigments-protéines. Cette énergie migre vers le centre réactionnel (CR) II, où elle provoque une séparation de charge (c'est-à-dire l'oxydation d'une molécule d'eau, libérant ainsi un atome d'hydrogène). L'électron extrait de l'eau au niveau du CR II est ensuite transmis par oxydoréduction le long d'une chaîne de transporteurs. L'électron transmis aboutit, suite à un second événement photochimique au niveau du PSI, à la réduction d'une molécule de NADP<sup>+</sup>. Le transfert d'électron induit un gradient pH transmembranaire, permettant la synthèse d'ATP. Les molécules de NADPH et ATP ainsi produites permettent enfin d'alimenter en énergie le processus de fixation de carbone (*i.e.* conversion du CO<sub>2</sub> en carbohydrate), réalisé lors de la phase sombre de la photosynthèse par le cycle de Calvin-Benson. Ce processus, très coûteux en énergie, fait appel à une enzyme essentielle : la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase, aussi appelée RUBISCO.

Le rendement photosynthétique de séparation de charge (c'est-à-dire la fraction de photons absorbés conduisant à la séparation de charge) n'atteint jamais 100%, du fait des pertes d'énergie qui peuvent avoir lieu lors des différentes étapes. En effet, l'énergie lumineuse absorbée n'est pas nécessairement totalement transférée au centre réactionnel. Une partie peut être dissipée sous forme de chaleur ou réémise sous forme de fluorescence. Au niveau du centre réactionnel, une partie de l'énergie peut à nouveau être dissipée sous forme de chaleur. Le rendement quantique théorique de fixation de carbone prend une valeur maximum de 0.125 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> car 4 photons doivent être absorbés au niveau de chaque photosystème pour permettre la fixation d'1 atome de carbone.

Le spectre d'absorption du phytoplancton présente en général deux maxima : l'un dans le bleu (à environ 440 nm), l'autre dans le rouge (à environ 676 nm). Ces deux pics sont principalement dus à l'absorption par la Chl $a$ . Dans le domaine spectral bleu, se superposent au spectre d'absorption par la Chl $a$  les spectres d'absorption des différents pigments accessoires, qui absorbent aux longueurs d'onde complémentaires.

Le package effect peut être présenté comme la réduction de l'absorption des pigments phytoplanctoniques *in vivo* par rapport à l'absorption des mêmes pigments en solution. Il résulte du fait que les pigments ne sont pas distribués uniformément en solution, mais sous forme de paquets (Kirk, 1994). Deux facteurs contrôlent le package effect : (i) la taille des cellules et (ii) le contenu cellulaire en pigment (Morel et Bricaud, 1981). Le package effect est plus élevé dans le cas de cellules algales de grande taille (*e.g.* dans le cas de populations dominées par des diatomées) que dans le cas de petites cellules. Cet effet est aussi accru en cas de fortes concentrations intracellulaires en pigments, résultant en particulier d'un faible éclaircissement (*e.g.* Berner *et al.*, 1989 ; Falkowski et Laroche, 1991).

## I.2. Courbes Production vs Eclaircissement

La production primaire (exprimée en quantité de carbone fixé par unité de temps et de volume) dépend en premier lieu de l'éclaircissement disponible pour la photosynthèse. La relation existant entre le taux de fixation de carbone et le PAR peut être décrite par une courbe appelée communément "courbe Production vs Eclaircissement<sup>2</sup>". Cette relation peut être représentée par différentes formulations mathématiques, notamment celle proposée par Platt *et al.*, 1980, que nous avons utilisée dans cette étude :

$$P^B = P_s^B \left[ 1 - \exp\left(\frac{-\alpha^B \text{ PAR}}{P_s^B}\right) \right] \exp\left(\frac{-\beta \text{ PAR}}{P_s^B}\right) + P_0^B \quad \text{Eq. (II.1)}$$

où  $P_s^B$  est le taux maximal spécifique de fixation de carbone en l'absence de photoinhibition [ $\text{mgC (mg Chl}a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ ],  $\alpha^B$  est l'efficacité photosynthétique [ $\text{mgC (mg Chl}a)^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ],  $\beta$  est le paramètre de photoinhibition (même unité que  $\alpha^B$ ) et  $P_0^B$  est l'ordonnée à l'origine estimée [ $\text{mgC (mg Chl}a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ ]. Les différents paramètres de la courbe P vs E sont représentés sur la Figure II-2. Notons que l'exposant B indique que la quantité considérée est rapportée à la concentration en Chl $a$ . Cette normalisation permet de comparer

<sup>2</sup> Production vs Eclaircissement : abrégé P vs E

des taux de production ou des paramètres de courbes P vs E, quelle que soit la biomasse algale mise en jeu.

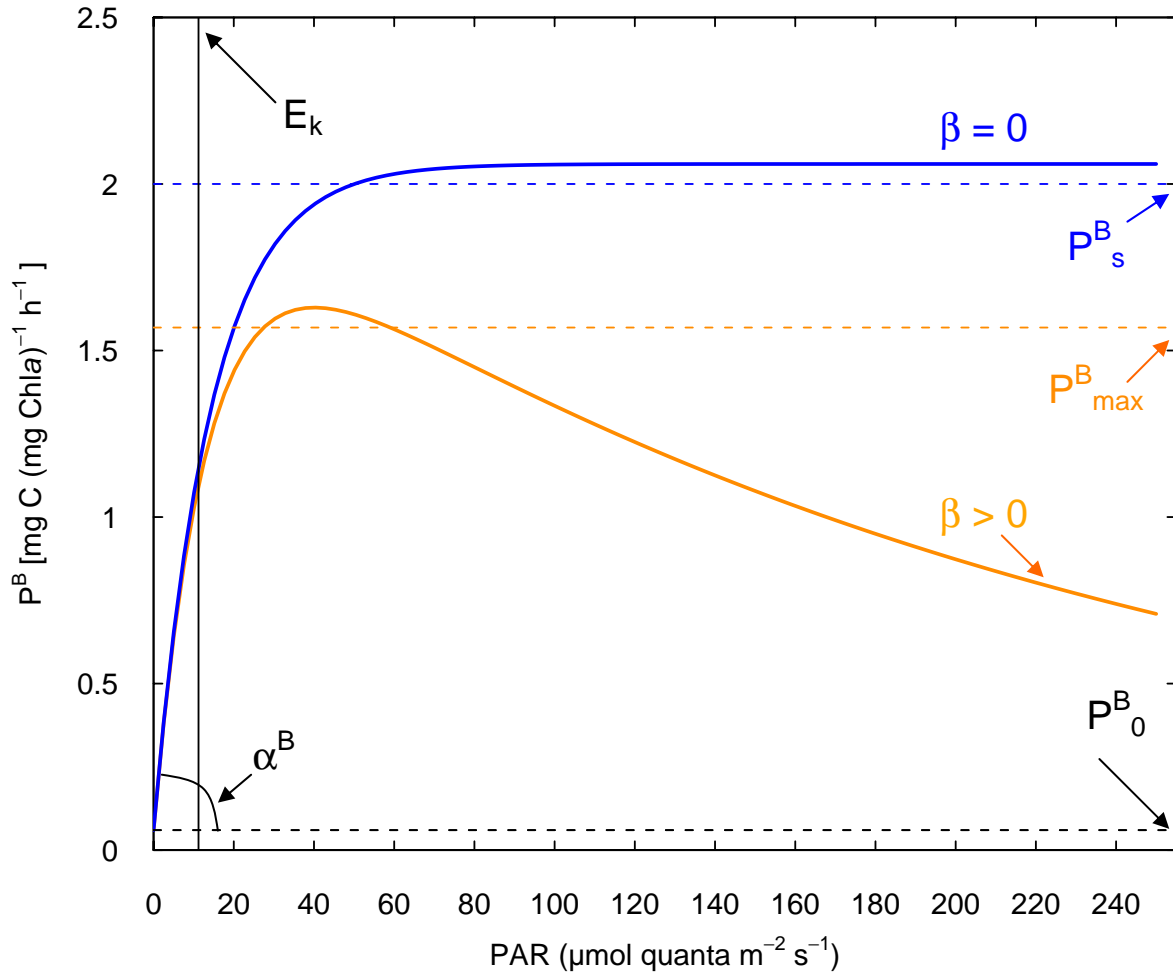


Figure II-2 : Exemple d'une courbe  $P^B$  vs E et paramètres photosynthétiques associés. En l'absence de photoinhibition, c'est-à-dire lorsque  $\beta$  est nul, la courbe orange équivaut à la courbe bleue et  $P_{\text{max}}^B$  équivaut à  $P_s^B$ .

Le taux maximal spécifique de fixation de carbone, aussi appelé nombre d'assimilation,  $[P_{\text{max}}^B, \text{mgC (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}]$  et l'éclairement de saturation de la fixation de carbone ( $E_k, \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) sont des paramètres essentiels dans le cadre de l'étude de la production primaire. Ils peuvent être calculés comme suit :

$$P_{\text{max}}^B = P_s^B \left[ \frac{\alpha^B}{\alpha^B + \beta} \right] \left[ \frac{\beta}{\alpha^B + \beta} \right]^{\beta / \alpha^B} \quad \text{Eq. (II.2)}$$

$$E_k = P_{\text{max}}^B / \alpha^B \quad \text{Eq. (II.3)}$$

En résumé, l'Eq. (II.1) représente l'utilisation de l'énergie lumineuse par le phytoplancton, pour la gamme des intensités de PAR rencontrée dans le milieu marin. La fixation de carbone augmente avec le PAR, jusqu'à ce que ce dernier atteigne une certaine valeur au-delà de laquelle la fixation de carbone sature et éventuellement décroît. Ces trois étapes sont décrites par les trois paramètres de la courbe P vs E :

Le paramètre  $\alpha^B$  correspond à la pente initiale de la courbe P vs E et décrit la fixation de carbone lorsque l'intensité lumineuse est limitante (*i.e.* aux faibles éclaircissements). Elle dépend de l'absorption phytoplanctonique et du rendement quantique maximal de fixation de carbone [ $\Phi_{\text{cmax}}$ , mol C (mol quanta)<sup>-1</sup>] :

$$\alpha^B = \bar{a}^* \Phi_{\text{cmax}} \quad \text{Eq. (II.4)}$$

Dans cette équation,  $\bar{a}^*$  est le coefficient d'absorption moyen spécifique du phytoplancton [ $\text{m}^2 (\text{mg Chl}a)^{-1}$ ], pondéré par le spectre d'éclaircissement de la lampe utilisée pour les mesures de courbes P vs E,  $E(\lambda)$ . Ce coefficient est utilisé afin de caractériser la réponse photosynthétique du phytoplancton dans les conditions des expériences P vs E. Il est calculé de la manière suivante :

$$\bar{a}^* = \frac{\int_{400}^{700} a^*(\lambda)E(\lambda)d\lambda}{\int_{400}^{700} E(\lambda)d\lambda} \quad \text{Eq. (II.5)}$$

$P_{\text{max}}^B$  décrit la fixation de carbone lorsque l'intensité lumineuse est saturante (*i.e.* lorsque le PAR devient supérieur à  $E_k$ ). Ce paramètre dépend de la concentration et/ou de l'activité du stock de RUBISCO dans les cellules phytoplanctoniques (cf. Encadré n°1), ainsi que des composants de la chaîne de transport d'électrons (*e.g.* MacIntyre *et al.*, 2002 et références citées).

Finalement, le paramètre  $\beta$  caractérise le processus de photoinhibition, qui a lieu lorsque les dommages subis par l'appareil photosynthétique ne sont plus compensés par les réparations.

## II. REPRESENTATION DES PROPRIETES PHOTOPHYSIOLOGIQUES DU PHYTOPLANCTON DANS LES MODELES DE PRODUCTION PRIMAIRE

L'intégration des propriétés photophysologiques du phytoplancton dans les modèles de production primaire nécessite leur prédiction, souvent basée sur un paramètre accessible par télédétection, tel que la température de surface (SST<sup>3</sup>). En pratique, la variabilité de ces propriétés, résultant des effets conjugués des facteurs environnementaux (lumière, température et abondance ou disponibilité des nutriments ; *e.g.* Sakshaug *et al.*, 1997) rend leur paramétrisation difficile. Cette tâche a fait l'objet d'un certain nombre de travaux, basés sur différentes approches.

### II.1. Assignment de propriétés photophysologiques fixes à des provinces biogéographiques

L'approche employée par Trevor Platt et ses collaborateurs (Platt *et al.*, 1991 ; Longhurst *et al.*, 1995 ; Sathyendranath *et al.*, 1995) consiste à définir des provinces biogéographiques (Longhurst, 1995), auxquelles sont assignées des propriétés photophysologiques constantes au cours d'une saison. Cette approche est logique dans la mesure où les facteurs physico-chimiques régulant les propriétés photophysologiques du phytoplancton sont *a priori* constants au sein d'une province (*e.g.* Sathyendranath *et al.*, 1995). Cependant, elle semble gênée en pratique par le manque de données nécessaires pour caractériser les 51 provinces définies par Longhurst (1995), par les discontinuités spatiales résultant du partitionnement en provinces, ainsi que par la variabilité naturelle des frontières entre ces provinces.

### II.2. Relation entre les propriétés photophysologiques et les variables environnementales

Une approche alternative consiste à définir des relations prédictives, utilisables à grande échelle, entre les propriétés photophysologiques du phytoplancton et une ou plusieurs variables environnementales. Par exemple, la variabilité de  $P_{\max}^B$  (ou  $P_{\text{opt}}^B$ <sup>4</sup>) en fonction de facteurs abiotiques a fait l'objet d'un grand nombre d'études puisque ce paramètre est

<sup>3</sup> SST : Sea Surface Temperature en anglais

<sup>4</sup>  $P_{\text{opt}}^B$  : Taux maximal de fixation de carbone observé dans la colonne d'eau [ $\text{mg C (mg Chl}a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ ] ; même unité que  $P_{\max}^B$ , mesuré lors d'expériences d'incubation au  $^{14}\text{C}$  *in situ*, contrairement à  $P_{\max}^B$  mesuré lors d'expériences d'incubation au  $^{14}\text{C}$  dans un gradient de lumière simulé à bord du navire.  $P_{\text{opt}}^B$  et  $P_{\max}^B$  sont les paramètres utilisés dans les modèles de production primaire pour représenter le taux de fixation maximum de carbone. La différence entre ces deux paramètres n'est pas critique pour la paramétrisation des modèles de production primaire (Behrenfeld *et al.*, 2002b).

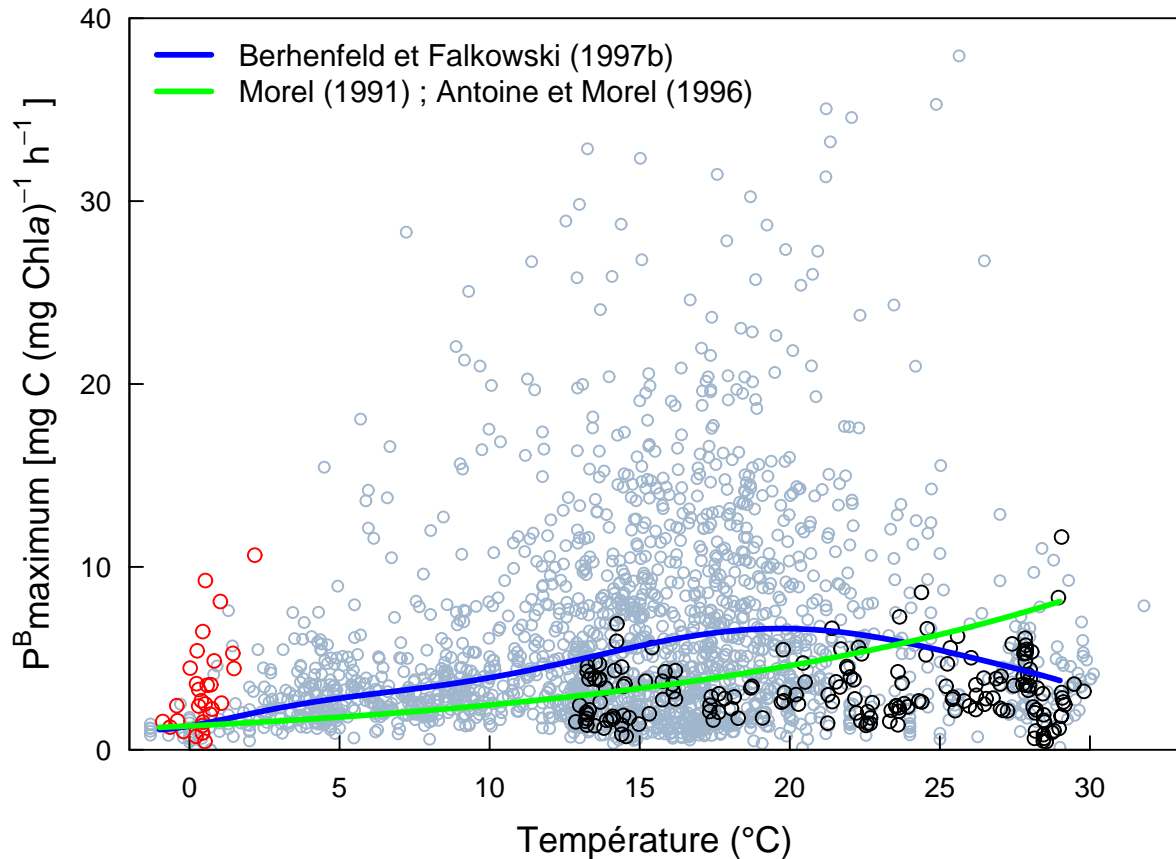
considéré comme expliquant une grande part de la variabilité de la production primaire (*e.g.* Behrenfeld et Falkowski, 1997b ; Behrenfeld *et al.*, 2002a). A partir de données de terrain, certains auteurs ont étudié les relations, et éventuellement proposé des paramétrisations, entre  $P_{\max}^B$  et la température (Balch et Byrne, 1994 ; Antoine et Morel, 1996 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997b), la concentration ou la disponibilité des nutriments (Balch et Byrne, 1994 ; Bouman *et al.*, 2000a ; Behrenfeld *et al.*, 2002a), la lumière (Bouman *et al.*, 2000a ; Behrenfeld *et al.*, 2002a), ou encore la profondeur de mélange, utilisée comme indicateur de l’"histoire lumineuse" du phytoplancton (Johnson et Howd, 2000).

La dépendance de  $\Phi_{\max}$  vis-à-vis des nutriments (Cleveland *et al.*, 1989 ; Lindley *et al.*, 1995 ; Babin *et al.*, 1996 ; Sosik, 1996 ; Lorenzo *et al.*, 2005), de la lumière (Sosik, 1996 ; Sorensen et Siegel, 2001), ou de la composition pigmentaire du phytoplancton (Babin *et al.*, 1996) a été très largement explorée, mais souvent controversée, rendant la paramétrisation de  $\Phi_{\max}$  particulièrement difficile (*e.g.* Sorensen et Siegel, 2001).

La variabilité de l’absorption phytoplanctonique en fonction de différents facteurs abiotiques, en particulier la lumière, a été très étudiée en laboratoire (*e.g.* Morel *et al.*, 1987 ; Moore *et al.*, 1995 ; Stramski *et al.*, 2002). En revanche, peu de relations prédictives basées sur des données de terrain ont été proposées (*e.g.* relation entre  $a^*$  et la température, Bouman *et al.*, 2003).

Cette approche, communément utilisée, présente pourtant l’inconvénient majeur de ne prendre en compte qu’une (ou deux) variable abiotique. Dans le milieu naturel, la situation est toute autre. Les forçages environnementaux varient de manière concurrente, induisant une réponse photophysologique non linéaire, impliquant des processus de feed-back. Les paramètres photophysologiques sont donc soumis aux effets combinés très complexes des facteurs environnementaux. Notamment, la régulation de  $P_{\max}^B$  (ou  $P_{\text{opt}}^B$ ) par la température est amplement controversée. D’une part, le contrôle de ce paramètre par l’activité enzymatique du cycle de Calvin (Sukenik *et al.*, 1987) laisse supposer qu’il est positivement corrélé à la température. D’autre part, différentes observations réalisées dans le milieu naturel témoignent d’une absence de corrélation (Figure II-3 ; notons en particulier les fortes valeurs de  $P_{\max}^B$  rencontrées au niveau de la péninsule antarctique à la station Palmer, B. Prézelin, comm. pers.). Sur la base d’un jeu de données global, Behrenfeld et Falkowski (1997b) ont proposé une relation prédictive entre  $P_{\text{opt}}^B$  et la SST. La complexité de cette relation (*i.e.* un polynôme de degré 7), ainsi que la dispersion des points de données autour de cette tendance, illustrent bien la difficulté de l’exercice.  $P_{\max}^B$  (ou  $P_{\text{opt}}^B$ ) est plus probablement contrôlé par

une variété de facteurs environnementaux (*e.g.* Behrenfeld *et al.*, 2002a). Par exemple, Behrenfeld et Falkowski (1997b) ont attribué la décroissance de  $P_{opt}^B$  avec la SST, au-delà de 20°C (Figure II-3), au fait que les régions présentant une SST élevée et une forte stratification verticale, sont aussi associées à des conditions où la croissance phytoplanctonique est limitée par les nutriments (*e.g.* Balch et Byrne, 1994).



**Figure II-3 :** Relation entre le taux maximal de fixation de carbone et la température. Les cercles gris représentent les points de données de l'Institut des Sciences Marines et Côtiers de Rutgers (disponibles sur le site <http://marine.rutgers.edu/opp/>), à partir desquelles est établi le modèle de Behrenfeld et Falkowski (1997b ; courbe bleue). La courbe verte représente la relation de type Eppley (1972), entre  $P_{max}^B$  et la température (*e.g.* Morel, 1991 ; Antoine & Morel, 1996). Les points de données utilisés dans notre étude (cercles noirs) et ceux provenant de la station antarctique Palmer (B. Prézelin, comm. pers. ; cercles rouges) sont également représentés (uniquement les échantillons collectés dans la première profondeur optique). D'après la figure présentée par Cullen (2002).

### II.3. Relation entre les paramètres photophysiques et le statut trophique du milieu

Une troisième approche consiste à utiliser un indicateur du statut trophique du milieu : la biomasse chlorophyllienne. Plusieurs relations entre le coefficient d'absorption spécifique

du phytoplancton et la [Chla] ont été proposées (Wozniak et Ostrowska, 1990 ; Bricaud *et al.*, 1995 ; Ciotti *et al.*, 1999 ; Bricaud *et al.*, 2004). Wozniak *et al.* (1992) ont également proposé une paramétrisation de  $\Phi_{\text{cmax}}$  en fonction de la [Chla] (voir Figure II-4). La formulation de Bricaud *et al.* (2004) prédit une décroissance de  $a^*(440)^5$  en fonction du statut trophique (*i.e.* [Chla]). En effet, les valeurs maximales de  $a^*(\lambda)$  sont observées dans les eaux oligotrophes, dominées par de petites cellules qui présentent un contenu intracellulaire élevé en caroténoïdes ; les valeurs minimales sont observées dans les eaux eutrophes, caractérisées par de grandes cellules, présentant de faibles concentrations intracellulaires en pigments accessoires (cf. section I.1). Inversement, la relation de Wozniak *et al.* (1992) prédit une augmentation de  $\Phi_{\text{cmax}}$  depuis les eaux oligotrophes, appauvries en nutriments, vers les eaux eutrophes, où les conditions environnementales sont favorables à la croissance (Geider *et al.*, 1993). Ces relations sont basées sur l'existence d'une covariation entre le statut trophique du milieu et les facteurs environnementaux régulant la variabilité de  $a^*(\lambda)$  (Bricaud *et al.*, 2004) et de  $\Phi_{\text{cmax}}$ . En d'autres termes, le statut trophique peut être considéré comme un intégrateur des effets combinés des facteurs abiotiques. Malgré l'intérêt que présente cette approche en vue d'applications à l'échelle globale, elle demeure peu exploitée.

---

<sup>5</sup>  $a^*(440)$  est souvent utilisé comme un indice du coefficient d'absorption maximal spécifique,  $a^*_{\text{max}}$ .

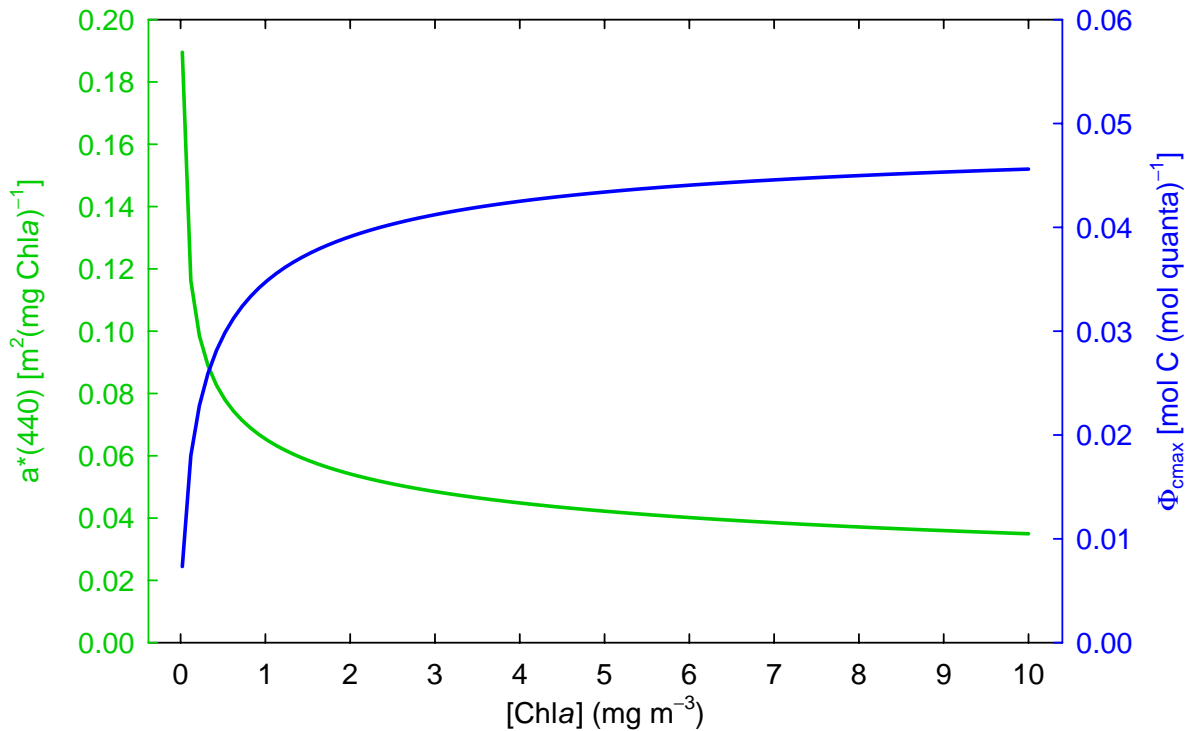


Figure II-4 : Relation entre  $a^*(440)$  et  $\Phi_{cmax}$  et le statut trophique du milieu. La courbe verte représente la relation entre le coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton à 440 nm,  $a^*(440)$ , et la  $[Chla]$  d'après Bricaud et al. (2004). La courbe bleue représente la relation entre le rendement quantique maximale de fixation de carbone,  $\Phi_{cmax}$ , et la  $[Chla]$  d'après Wozniak et al., 1992.

#### II.4. Approche proposée dans cette étude

##### Enjeux

L'approche proposée dans cette étude a été motivée par deux raisons essentielles :

- ✓ Généralement, les relations prédisant la réponse photophysologique du phytoplancton à partir de facteurs abiotiques sont fondées sur (i) des études en laboratoire sur des cultures monospécifiques, dans lesquelles un seul facteur abiotique varie ; (ii) des études de terrain focalisées sur une région océanique restreinte spatialement et limitées dans le temps. Les relations entre la réponse photophysologique du phytoplancton et les facteurs abiotiques émergent de telles études, sont nécessairement différentes et peuvent même être contradictoires, ne permettant pas d'extrapolation à de grandes échelles (e.g. Sosik, 1996). Par exemple, Sorensen et Siegel (2001) ont étudié la variabilité du rendement quantique de photosynthèse ( $\Phi_C$ ) à partir d'une série temporelle de 5 ans à la station BATS (Mer des Sargasses). Cette étude a montré l'absence de relation entre  $\Phi_C$  et la disponibilité des nitrates, s'opposant ainsi aux résultats de Cleveland et al. (1989), basés sur des données collectées à la même station, durant une période réduite (avril 1985). Si l'objectif fixé est d'examiner la

variabilité de la réponse photophysiological du phytoplancton en vue d'**applications à l'échelle globale**, il est nécessaire de prendre en compte la "**somme des effets conjugués**" **des facteurs abiotiques**. Pour ce faire, un **jeu de données** aussi **global** que possible doit être utilisé.

✓ Il est reconnu depuis longtemps que les changements de composition des espèces phytoplanctoniques constituent une question clef de la dynamique des écosystèmes marins. Des **relations possibles entre les propriétés photophysiological du phytoplancton et la composition taxinomique** (ou la structure en taille) ont déjà été évoquées (e.g. Malone, 1980 ; Claustre *et al.*, 1997 ; Hashimoto et Shiomoto, 2002 ; Tilstone *et al.*, 2003 ; Lorenzo *et al.*, 2005). Pourtant, seules quelques études récentes les ont explorées (e.g. Claustre *et al.*, 2005 ; Kameda et Ishizaka, 2005 ; Cermeño *et al.*, 2005a). Il apparaît dès lors indispensable de poursuivre dans cette direction. La succession des espèces dans les communautés phytoplanctoniques représente une conséquence des forçages environnementaux (e.g. Margalef, 1978 ; Cullen *et al.*, 2002). Par conséquent, la **composition de l'assemblage phytoplanctonique** constitue un **intégrateur des effets combinés des facteurs abiotiques** (Claustre *et al.*, 2005) et doit **fournir des informations sur les propriétés photophysiological** du phytoplancton, **au même titre que le statut trophique**.

### Réponses proposées

Dans ce chapitre, nous avons examiné, sur la base d'un jeu de données *a priori* représentatif de l'océan mondial, différentes approches permettant de prédire les propriétés photophysiological du phytoplancton entrant en jeu dans les modèles de production primaire, en vue d'applications à l'échelle globale.

- ✓ Dans un premier temps, nous avons réévalué la possibilité d'utiliser les **facteurs environnementaux** comme prédicteurs des propriétés photophysiological.
- ✓ Nous avons ensuite appliqué et développé l'**approche trophique** évoquée plus haut (section II.3) à ces propriétés.
- ✓ Finalement, nous avons exploré une **approche taxinomique**, basée sur la composition des communautés phytoplanctoniques.

### III. DONNEES ET METHODES

Ce travail repose sur l'analyse de deux bases de données, comprenant des échantillons collectés dans des régions très variées de l'océan ouvert (eaux du Cas 1 uniquement), lors de campagnes de terrain. La distribution géographique des points est néanmoins assez hétérogène. L'Océan Atlantique Nord, la Mer Méditerranée et l'Océan Pacifique sont bien représentés ; les régions polaires (nord et sud) sont absentes, tout comme l'Océan Indien (cf. Table II-1).

#### III.1. Données HPLC, paramètres de courbes P vs E et coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton

La première base de données intègre des mesures de concentrations en pigments phytoplanctoniques (HPLC), des paramètres de courbes P vs E et bio-optiques, ainsi que différents paramètres abiotiques. Ces données ont été collectées simultanément, lors de différentes campagnes en mer, par l'Equipe d'Optique Marine et Télédétection du L.O.V<sup>6</sup> exclusivement. La plupart du temps, elles ont été acquises au midi solaire, ce qui nous permet de nous affranchir des variations diurnes de la réponse photophysologique du phytoplancton (*e.g.* Bruyant, 2002) et de comparer les données à l'échelle spatio-temporelle globale qui nous intéresse. Afin de faciliter la lecture, cette base de données sera par la suite notée bdd PvsE. Les différentes campagnes représentées sont détaillées dans la Table II-1.

##### III.1.1. Détermination des paramètres de courbes P vs E et contrôle de qualité des données

Les expériences d'incubation pour la mesure des courbes P vs E avaient été effectuées selon la méthode décrite par Babin *et al.* (1996). Le modèle de Platt *et al.* (1980) avait été ajusté aux données de l'ensemble des campagnes, à l'exception des campagne EUMELI 4, MINOS et OLIPAC, pour lesquelles le modèle de Jassby et Platt (1976) avait été utilisé. Dans le cas de MINOS et OLIPAC, les données brutes étaient disponibles et nous avons pu effectuer de nouveaux ajustements à l'aide du modèle de Platt *et al.* (1980). L'utilisation d'un modèle unique pour toutes les campagnes (sauf EUMELI 4) nous a permis de nous affranchir de la variabilité des paramètres photosynthétiques liée au choix du modèle (Bidigare *et al.*, 1992 ; Frenette *et al.*, 1993). Les courbes P vs E pour lesquelles l'ajustement du modèle de Platt *et al.* (1980) n'était pas satisfaisant ont été éliminées.

---

<sup>6</sup> L.O.V : Laboratoire d'Océanographie de Villefranche

Les données représentées dans la bdd PvsE ont subi un contrôle de qualité comprenant deux étapes. La première concernait les mesures pigmentaires et a été effectuée selon la procédure décrite dans le chapitre I. La seconde concernait les paramètres photophysiques. Elle a été réalisée visuellement, en inspectant pour chacun des profils des différents paramètres considérés, l'allure de la distribution verticale ainsi que les valeurs absolues<sup>7</sup>. Les points de données apparemment déviant ont été éliminés. A l'issue de ce contrôle de qualité, 11% des échantillons ont été supprimés et la bdd PvsE comprenait alors 994 échantillons.

---

<sup>7</sup> Pour  $\Phi_{\text{cmax}}$ , la valeur maximale théorique de  $0.125 \text{ mol C (mol quanta)}^{-1}$  a été utilisée comme critère de "nettoyage" des données.

**Table II-1 : Informations concernant les campagnes représentées dans les bases de données PvsE et Aphy : localisation géographique, période à laquelle a eu lieu la campagne, nombre d'échantillons (N éch.) et nombre de profils verticaux (N. prof.) représentés dans les bases de données.**

| <b>CAMPAGNE</b> | <b>LOCALISATION</b>                                       | <b>PERIODE</b>          | <b>Bdd PvsE<br/>N éch.</b> | <b>N prof.</b> | <b>Bdd Aphy<br/>N éch.</b> |
|-----------------|---|-------------------------|----------------------------|----------------|----------------------------|
| TOMOFRONT       | Méditerranée Nord occidentale                             | Avril 1990              | -                          | -              | 28                         |
| EUMELI 3        | Atlantique Nord tropical                                  | Octobre 1991            | -                          | -              | 49                         |
| EUMELI 4        | Atlantique Nord tropical                                  | Mai-Juin 1992           | 65                         | 8              | -                          |
| FLUPAC          | Pacifique équatorial et subéquatorial                     | Sept.-Oct. 1994         | -                          | -              | 80                         |
| OLIPAC          | Pacifique équatorial et subéquatorial                     | Novembre 1994           | 142                        | 20             | 183                        |
| MINOS           | Méditerranée orientale et occidentale                     | Mai 1996                | 14                         | 4              | 115                        |
| ALMOFRONT 2     | Mer d'Alboran   | Déc. 1997 et Janv. 1998 | -                          | -              | 477                        |
| PROSOPE         | Upwelling du Maroc, Méditerranée orientale et occidentale | Sept.-Oct. 1999         | 133                        | 18             | 610                        |
| POMME 1         | Atlantique Nord   | Février-Mars 2001       | 118                        | 21             | 840                        |
| POMME 2         | Atlantique Nord   | Mars-Mai 2001           | 137                        | 20             | 902                        |
| POMME 3         | Atlantique Nord   | Août-Octobre 2001       | 75                         | 13             | 721                        |
| BENCAL          | Upwelling du Benguela                                     | Octobre 2002            | -                          | -              | 100                        |
| BIOSOPE         | Pacifique Sud tropical et subtropical                     | Oct.-Déc. 2004          | 310                        | 38             | 338                        |
|                 |   |                         | 994                        | 142            | 4443                       |

### III.1.2. Données et paramètres dérivés

Afin de faciliter par la suite l'interprétation des résultats, nous avons répertorié les données utilisées selon trois groupes :

#### Paramètres biotiques

Ils se composent de la [Chl<sub>a</sub>] (index du statut trophique), des fractions de Chl<sub>a</sub> associées aux micro-, nano- et picophytoplancton ( $f_{\text{micro}}$ ,  $f_{\text{nano}}$  et  $f_{\text{pico}}$ , index de la composition des communautés phytoplanctoniques) et d'un indice de taille, SI, proposé par Bricaud *et al.* (2004) :

$$\text{SI } (\mu\text{m}) = 1 \times f_{\text{pico}} + 5 \times f_{\text{nano}} + 50 \times f_{\text{micro}} \quad \text{Eq. (II.6)}$$

L'indice SI est basé sur une taille moyenne pour chacune des classes phytoplanctoniques (1  $\mu\text{m}$  pour le pico-, 5  $\mu\text{m}$  pour le nano et 50  $\mu\text{m}$  pour le microphytoplancton) et fournit une indication moyenne synthétique sur la structure en taille des populations.

Finalement, nous avons utilisé l'indice NPP<sup>8</sup>, proposé par Babin *et al.* (1996) qui représente la proportion des pigments non photosynthétiques relativement à l'ensemble des pigments photosynthétiques et non photosynthétiques. Il est calculé comme suit :

$$\text{NPP} = \frac{[\text{zeaxanthine}] + [\text{diadinoxanthine}] + [\text{diatoxanthine}] + [\beta - \text{carotène}]}{\sum [\text{tous les pigments}]} \quad \text{Eq. (II.7)}$$

L'indice NPP est à la fois influencé par les paramètres biotiques et abiotiques. Il dépend, en effet, de la concentration et de la composition des pigments accessoires, liées à la composition des communautés phytoplanctoniques (*e.g.* Ciotti *et al.*, 1999). Il peut aussi être considéré comme un indicateur de la photoacclimatation<sup>9</sup> du phytoplancton, puisque le contenu cellulaire en pigments non photosynthétiques augmente généralement avec l'intensité lumineuse (*e.g.* Kana *et al.*, 1988).

#### Paramètres photophysiologicals

Il s'agit des coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton moyen ( $\bar{a}^*$ ) et maximal ( $a^*_{\text{max}}$ ), des paramètres de courbes P vs E ( $P^B_{\text{max}}$ ,  $\alpha^B$  et  $E_k$ ) et du rendement

<sup>8</sup> NPP : Non-Photosynthetic Pigments en anglais

<sup>9</sup> Photoacclimatation vs photoadaptation : d'après Falkowski et LaRoche (1991), le terme photoacclimatation réfère aux ajustement phénotypiques résultant d'une réponse aux changements des facteurs environnementaux ; au contraire, la photoadaptation correspond aux modifications génotypiques (MacIntyre *et al.*, 2002).

quantique maximal de fixation de carbone ( $\Phi_{\text{cmax}}$ ). Le coefficient  $\bar{a}^*$  a été calculé d'après l'Eq. (II.5), en utilisant le spectre d'éclairement de la lampe utilisée pendant les expériences P vs E. Notons que l'utilisation de données acquises avec le même instrument (et la même lampe) nous a permis d'éliminer la variabilité due à la dépendance des paramètres  $\alpha^B$ ,  $E_k$  et  $\bar{a}^*$  à la source lumineuse.

### Paramètres abiotiques

Ils sont constitués de la température (T), de la concentration en nitrates ou en nitrates plus nitrites ([Nut]), selon la disponibilité des données. Nous avons aussi choisi l'indice  $z/Z_{\text{eu}}$  comme un indicateur de l'éclairement potentiellement disponible pour le phytoplancton à la profondeur de prélèvement. La profondeur de la couche euphotique a été déterminée selon la relation proposée par Morel et Maritorena (2001). La profondeur de la couche de mélange ( $Z_m$ ), qui sera utilisée par la suite, a été extraite d'une climatologie mensuelle (Monterey et Levitus, 1997).

### **III.2. Données HPLC et spectres d'absorption spécifique du phytoplancton**

La seconde base de données utilisée dans notre analyse est constituée du jeu de données de Bricaud *et al.* (2004), complété par les données acquises lors de la campagne BIOSOPE. Par la suite, ce jeu de données sera noté bdd Aphy. Il comprend des mesures de coefficient d'absorption spectrale, tous les 2 nm, entre 400 et 700 nm, ainsi que des mesures simultanées de concentrations pigmentaires (HPLC), pour 4443 échantillons collectés dans des régions très variées de l'océan ouvert (Table II-1).

## **IV. RELATIONS ENTRE LES PROPRIETES PHOTOPHYSIOLOGIQUES DU PHYTOPLANCTON ET LES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES**

Dans cette partie, les relations possibles entre les paramètres photophysologiques, la composition des communautés phytoplanctoniques, le statut trophique du milieu, ainsi que différents facteurs physico-chimiques, ont été examinées à l'aide d'une méthode d'analyse de données : l'Analyse en Composante Principale (ACP).

### **IV.1. Principe de l'ACP**

L'ACP est une méthode statistique essentiellement descriptive qui permet de synthétiser l'information comprise dans un tableau de données de grande taille. Ce tableau de données est constitué d'"unités statistiques" ou "individus" (*i.e* les échantillons prélevés lors des différentes campagnes), pour lesquelles sont mesurées des variables quantitatives (*i.e* les paramètres photophysologiques, biotiques et abiotiques décrits ci-dessus). L'ACP permet de décrire les liaisons entre les variables et les similitudes entre les individus.

Le principe est de réduire les dimensions de l'espace de représentation des données, en projetant le nuage de points dans le plan montrant au mieux l'information contenue dans les données. Les composantes principales (CP) sont de nouvelles variables indépendantes, calculées à partir des corrélations linéaires existant entre les variables initiales. Elles forment différents plans orthogonaux deux à deux, dits plans factoriels, dans lesquels le nuage de points est projeté puis examiné. Par exemple, le premier plan factoriel est le plan qui maximise la dispersion ou inertie du nuage de points, projeté dans un espace bidimensionnel. En pratique, il est déterminé par les vecteurs propres associés aux deux plus grandes valeurs propres du tableau de données. Les valeurs propres donnent directement l'inertie du nuage de points, projetée sur les axes portés par les vecteurs propres associés (axes principaux d'inertie). Les deux premiers vecteurs propres donnent donc les deux premières directions d'inertie maximale du nuage de point.

L'ACP se décompose en deux étapes successives : l'analyse des individus (projection des individus dans les premiers plans factoriels) et l'analyse des variables (projection des variables dans ces mêmes plans). L'analyse des variables est effectuée à l'aide d'une représentation graphique spécifique, faisant appel à un cercle de rayon 1, appelé cercle des corrélations. A chaque variable est associé un vecteur dont la norme varie entre 0 et 1. Les coordonnées de ce vecteur correspondent aux coefficients de corrélation entre la variable et

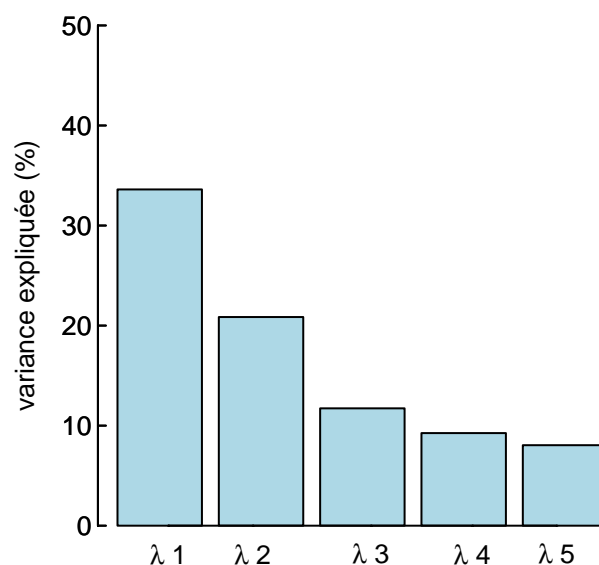
chacun des deux axes formant le plan de projection. Une variable est d'autant mieux représentée dans le plan considéré que la norme du vecteur qui lui est associé est proche de 1. Le coefficient de corrélation linéaire entre deux variables est donné par le cosinus de l'angle entre les deux vecteurs qui leur sont associés : un angle faible correspond à un coefficient de corrélation élevé ; un angle de  $90^\circ$  correspond à deux variables indépendantes ; deux vecteurs diagonalement opposés correspondent à deux variables corrélées négativement.

Afin d'éliminer les effets dus à la grande dispersion des données pour certaines variables et aux différences d'unités, l'ACP a été ici effectuée sur les données centrées-réduites (*i.e.* données auxquelles on soustrait la moyenne, avant de les normaliser par l'écart type).

## IV.2. Résultats

Une ACP a été appliquée à l'ensemble des données de la bdd PvsE, soit 994 individus (*i.e.* échantillons) et 14 variables (*i.e.* les paramètres photophysiques du phytoplancton ainsi que les paramètres biotiques et abiotiques décrits plus haut).

Les valeurs propres associées aux CP indiquent que les trois premières CP expliquent 67% de la variance du nuage de points (Figure II-5). L'information contenue dans les deux premiers plans factoriels s'est avérée suffisante pour notre analyse.



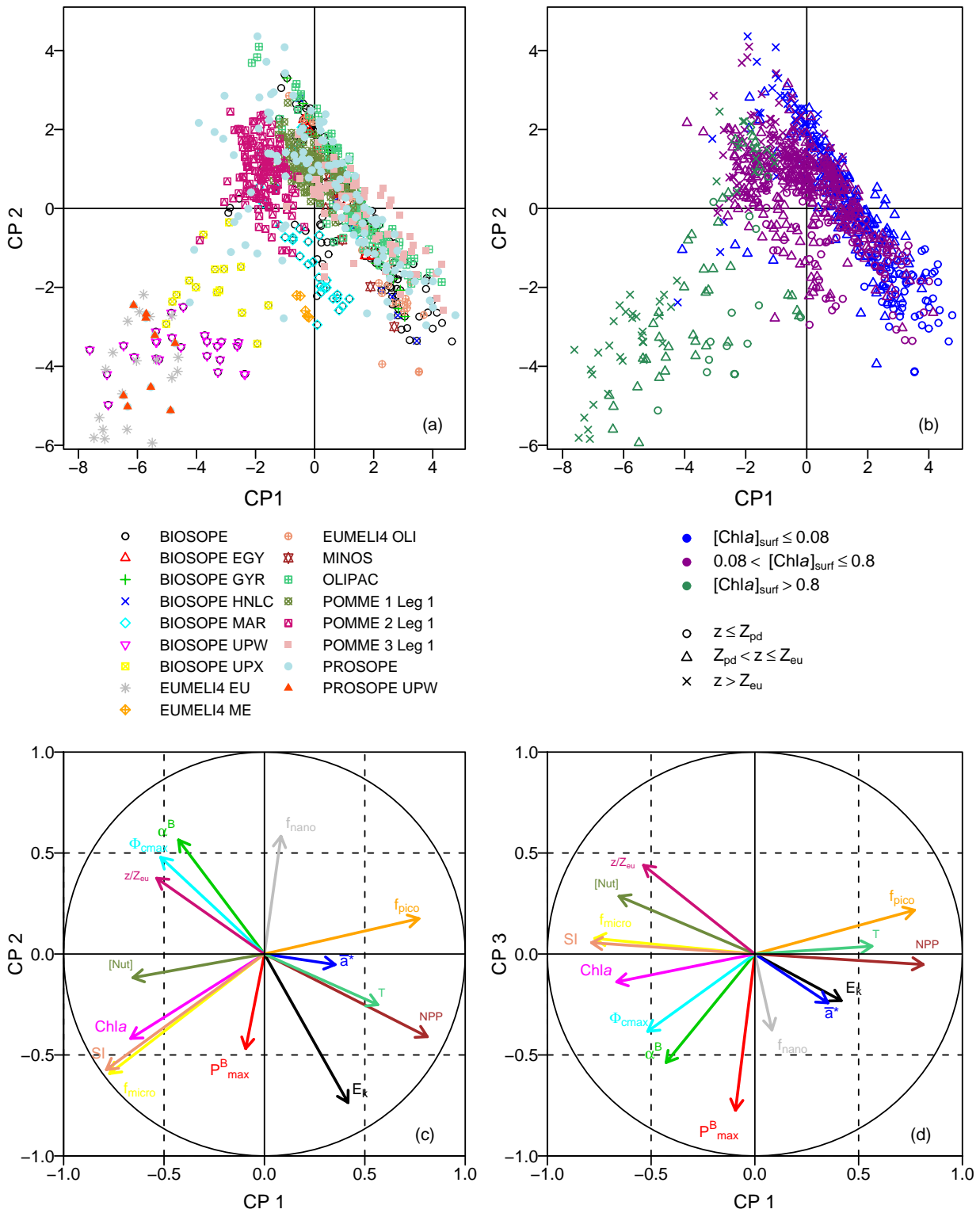
**Figure II-5 : Valeurs propres ( $\lambda$ ) associées aux cinq premiers axes principaux d'inertie de la matrice des données. Le mode 1 explique 34% de la variance du nuage de points, le mode 2, 21% ; le mode 3, 12% ; etc.**

#### IV.2.1. Représentation du nuage des individus

Nous avons choisi de représenter le nuage de points dans le plan factoriel composé par les deux premières CP. En premier lieu, nous remarquons que le nuage des individus est séparé en deux parties (Figure II-6a), de part et d'autre des deux premiers axes principaux.

Le premier axe principal (CP1, axe des abscisses) représente la **composition des communautés phytoplanctoniques et le statut trophique** du milieu. Les variables contribuant principalement à sa formation sont les variables biotiques NPP,  $f_{\text{micro}}$  et  $f_{\text{pico}}$ , SI et [Chl $a$ ] (cf. Figure II-6c). Cet "axe biotique" isole dans le cadran inférieur gauche les échantillons collectés en régime eutrophe, principalement dans des systèmes d'upwelling (*e.g.* stations EUMELI 4 EU, BIOSOPE UPW ; Figure II-6a). Ces échantillons sont caractérisés par de fortes proportions de microphytoplancton et des [Chl $a$ ] élevées. Les autres échantillons se répartissent entre le cadran supérieur gauche et le cadran inférieur droit. A droite du premier axe sont distribués les échantillons collectés dans les systèmes oligotrophes stratifiés (*e.g.* stations EUMELI 4 OLI, MINOS), caractérisés par de fortes proportions de picophytoplancton et des valeurs de NPP élevées. La répartition des échantillons en fonction du régime trophique est également bien illustrée par la Figure II-6b, avec une discrimination très nette des échantillons présentant les plus fortes [Chl $a$ ] (en vert) par rapport aux échantillons collectés en situations oligotrophes et mésotrophes (symboles violets et bleus).

Le second axe principal (CP2, axe des ordonnées) représente en partie les **processus de photoacclimatation** du phytoplancton, puisque c'est la variable  $E_k$  qui contribue principalement à sa formation (cf. Figure II-6c). Cet axe permet de discriminer les échantillons caractérisés par de faibles [Chl $a$ ] en fonction de leur profondeur de prélèvement (symboles bleus, Figure II-6b). Les échantillons prélevés dans la première profondeur optique ( $0-Z_{pd}$ ) sont situés sous l'axe 2, tandis que les échantillons collectés au-delà de la couche euphotique sont plutôt situés au dessus de cet axe. Il n'existe apparemment pas d'effet de profondeur pour les échantillons associés à des [Chl $a$ ] élevées (symboles verts).



**Figure II-6 : Représentation graphique des résultats de l'ACP. Nuage des individus (a et b) et cercles des corrélations (c et d), dans les plans formés par les premiers axes principaux. Les différents symboles et couleurs correspondent : aux campagnes durant lesquelles les échantillons ont été prélevés (a) ; aux statuts trophiques des stations et aux profondeurs auxquelles les échantillons ont été prélevés (b).**

Cette analyse a mis en évidence deux résultats principaux. D'une part, les **variables biotiques** contribuent fortement au premier axe principal et, à ce titre, contiennent une part très importante de l'information contenue dans notre jeu de données. D'autre part, les échantillons collectés en **régime stratifié oligotrophe** (et dans une moindre mesure ceux collectés en régime mésotrophe) sont sous l'influence des **variables biotiques**, mais aussi sous celle des **processus de photoacclimatation**, et donc de l'**éclairage relatif disponible à la profondeur de prélèvement** (ou par exemple la température).

#### IV.2.2. Relations entre les variables

Après avoir analysé la répartition du nuage de points dans le premier plan factoriel, nous avons examiné la structure des variables sur le cercle des corrélations, dans ce même plan, ainsi que dans le plan (CP1 x CP3), dans lequel  $P_{\max}^B$  est beaucoup mieux représenté ( $\Sigma r^2 = 61\%$  vs  $23\%$ , cf. Annexe 2).

L'analyse des variables sur les cercles de corrélation ne permet pas de mettre en évidence de structure nette entre les variables de différents types (on n'observe pas de corrélation linéaire très forte). Cette représentation confirme la difficulté de prédire les facteurs de contrôle des propriétés photophysologiques et, de ce fait, de les paramétrer. Néanmoins, à l'aide de la matrice des corrélations (Table II-2), il est possible d'extraire certaines informations.

En premier lieu, toutes les variables photophysologiques apparaissent corrélées à la variable NPP (à la fois biotique et abiotique), en particulier  $E_k$  ( $r = 0.60$ ),  $\alpha^B$  ( $r = -0.47$ ) et  $\Phi_{\max}$  ( $r = -0.49$ ). Elles sont aussi reliées à la variable abiotique  $z/Z_{eu}$  [par exemple,  $E_k$  ( $r = -0.47$ ) ou  $P_{\max}^B$  ( $r = -0.32$ )]. D'autre part, les variables photophysologiques présentent toutes des corrélations significatives plus ou moins fortes avec plusieurs variables biotiques. Par exemple,  $\Phi_{\max}$  est corrélé significativement à toutes les variables biotiques ;  $\bar{a}^*$  et  $P_{\max}^B$  coévoluent avec toutes les variables biotiques, à l'exception de  $f_{\text{nano}}$ . Seules les variables  $E_k$  et  $\alpha^B$  ne sont corrélées significativement qu'à deux variables biotiques ( $f_{\text{nano}}$  et  $f_{\text{pico}}$ ). A l'exception de  $E_k$  et  $\alpha^B$  qui présentent une relation avec la variable T, les variables photophysologiques ne présentent pas de corrélation forte avec les variables abiotiques. En particulier, il n'apparaît aucune relation significative entre  $P_{\max}^B$  et les variables T ou [Nut].

### IV.3. Discussion

Malgré l'absence de structure nette entre les propriétés photophysologiques et les facteurs biotiques et abiotiques, certaines tendances émergent de notre analyse. Les propriétés photophysologiques du phytoplancton évoluent avec l'indice NPP, qui est à la fois contrôlé par la composition des communautés phytoplanctoniques et les processus de photoacclimatation, ainsi qu'avec l'indice d'éclairement  $z/Z_{eu}$ . Elles sont également corrélées à la [Chla], la proportion d'un ou plusieurs groupes phytoplanctoniques et/ou l'indice SI. Ces résultats soulignent le **caractère essentiel du statut trophique** et de la **structure des communautés phytoplanctoniques** d'une part, et de la **composante verticale** d'autre part, dans la description de notre jeu de données et des propriétés photophysologiques du phytoplancton.

Notre analyse a aussi montré que les **propriétés photophysologiques** sont linéairement **corrélées de façon souvent plus significative aux facteurs biotiques qu'aux facteurs abiotiques T et [Nut]**, pourtant fréquemment utilisés pour la paramétrisation de ces propriétés. Notons que nous avons également testé l'existence de relations non linéaires (*e.g.* puissance, polynomiale, etc.) entre  $P_{max}^B$  et la température, sans succès. Ces résultats sont cohérents avec l'étude de Sorensen et Siegel (2001) montrant une absence de corrélation entre  $\Phi_{cmax}$  et les variables abiotiques, sur la base d'une série temporelle de 5 ans à la station BATS. En revanche, ce résultat est apparemment en **contradiction** avec les relations décrivant le **contrôle de  $P_{max}^B$  par la température** (*e.g.* Antoine et Morel, 1996 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997b).

Notre analyse, basée sur un jeu de données aussi global que possible, n'a **pas mis en évidence de relation exploitable entre les propriétés photophysologiques** du phytoplancton et les **facteurs environnementaux** tels que la température ou la concentration en nutriments. En revanche, elle suggère des relations entre ces propriétés et (i) le statut trophique du milieu, (ii) la composition des communautés phytoplanctoniques et (iii) l'éclairement relatif disponible à la profondeur considérée, en particulier en régime oligotrophe. Ces résultats laissent entrevoir de **nouvelles voies à explorer**, quant à la paramétrisation des propriétés photophysologiques du phytoplancton.

**Table II-2 : Matrice des corrélations. Coefficients de corrélation linéaire (r) entre les variables photophysologiques, biotiques et abiotiques pour le tableau de données bdd PvsE. Ne sont représentés que les coefficients r significatifs au niveau  $p < 0.001$ . La zone grisée comprend les coefficients de corrélation entre les variables photophysologiques et les deux autres types de variables (biotiques et abiotiques).**

|               | $E_k$  | $P_{max}^B$ | $\alpha^B$ | $\bar{a}^*$ | $\Phi_{cmax}$ | [Chla] | $f_{micro}$ | $f_{nano}$ | $f_{pico}$ | SI     | NPP    | T      | [Nut] | $z/Z_{eu}$ |
|---------------|--------|-------------|------------|-------------|---------------|--------|-------------|------------|------------|--------|--------|--------|-------|------------|
| $E_k$         | 1.000  |             |            |             |               |        |             |            |            |        |        |        |       |            |
| $P_{max}^B$   | 0.508  | 1.000       |            |             |               |        |             |            |            |        |        |        |       |            |
| $\alpha^B$    | -0.500 | 0.206       | 1.000      |             |               |        |             |            |            |        |        |        |       |            |
| $\bar{a}^*$   | 0.177  | 0.193       | 0.067      | 1.000       |               |        |             |            |            |        |        |        |       |            |
| $\Phi_{cmax}$ | -0.451 | 0.109       | 0.796      | -0.364      | 1.000         |        |             |            |            |        |        |        |       |            |
| [Chla]        |        | 0.290       |            | -0.301      | 0.214         | 1.000  |             |            |            |        |        |        |       |            |
| $f_{micro}$   |        | 0.258       |            | -0.214      | 0.106         | 0.688  | 1.000       |            |            |        |        |        |       |            |
| $f_{nano}$    | -0.234 |             | 0.229      |             | 0.165         | -0.268 | -0.470      | 1.000      |            |        |        |        |       |            |
| $f_{pico}$    | 0.116  | -0.231      | -0.176     | 0.261       | -0.247        | -0.531 | -0.708      | -0.291     | 1.000      |        |        |        |       |            |
| SI            |        | 0.262       |            | -0.223      | 0.119         | 0.690  | 0.999       | -0.421     | -0.745     | 1.000  |        |        |       |            |
| NPP           | 0.604  | 0.138       | -0.468     | 0.283       | -0.486        | -0.375 | -0.359      | -0.221     | 0.566      | -0.382 | 1.000  |        |       |            |
| T             | 0.378  |             | -0.369     | -0.139      | -0.150        | -0.291 | -0.239      | -0.099     | 0.338      | -0.252 | 0.629  | 1.000  |       |            |
| [Nut]         | -0.201 |             | 0.116      | -0.123      | 0.158         | 0.292  | 0.540       | -0.242     | -0.392     | 0.540  | -0.462 | -0.380 | 1.000 |            |
| $z/Z_{eu}$    | -0.465 | -0.320      | 0.254      | -0.220      | 0.317         |        | 0.233       |            | -0.220     | 0.237  | -0.586 | -0.305 | 0.412 | 1.000      |

## V. APPROCHE TROPHIQUE

L'analyse précédente suggère que le statut trophique ainsi que l'indice d'éclairement  $z/Z_{eu}$  peuvent être utilisés comme indicateurs des propriétés photophysologiques du phytoplancton. Il nous est donc apparu intéressant d'utiliser une approche similaire à celle développée dans le chapitre I, combinant la composante trophique et la composante verticale.

### V.1. Rappel méthodologique

Nous avons calculé des profils verticaux moyens des différents paramètres photophysologiques, pour différentes situations trophiques et deux régimes hydrologiques (stratifié et mélangé, selon le critère  $Z_m/Z_{eu}$ ). Cette distinction est apparue indispensable du fait du rôle important de l'éclairement disponible à la profondeur considérée, sur la réponse photophysologique du phytoplancton dans certaines situations. Etant donné la quantité limitée de profils verticaux dans la bdd PvsE, il était nécessaire de réduire le nombre de catégories trophiques par rapport à l'analyse pigmentaire (cf. Table II-3). Pour éviter toute confusion possible avec les classes utilisées dans le chapitre I, les classes impliquées dans ce travail ont été désignées différemment. Nous avons défini trois classes trophiques pour le régime hydrologique stratifié (OLI, MES et EU) ; les stations échantillonnées dans une colonne d'eau mélangée n'ont pas été discriminées selon  $[Chla]_{surf}$  (*i.e.* une seule classe mélangée : MEL).

**Table II-3 : Classes trophiques indexées sur la concentration en Chla dans la couche de surface,  $[Chla]_{surf}$ , et paramètres associés. Ces paramètres sont dérivés de calculs impliquant toutes les données de la bdd PvsE.**

|   | EAUX STRATIFIEES  |                   |                   | EAUX MELANGEES    |
|---|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
|   | Classe OLI        | Classe MES        | Classe EU         | Classe MEL        |
| Intervalle de $[Chla]_{surf}$ ( $mg\ m^{-3}$ )                    | < 0.08            | 0.08 – 0.8        | > 0.8             |                   |
| Nombre de profils   | 49                | 43                | 9                 | 39                |
| $[Chla]_{surf}$ min–max ( $mg\ m^{-3}$ )                          | 0.018–0.079       | 0.080–0.770       | 0.848–1.926       | 0.168–1.43        |
| $[Chla]_{surf}$ moyenne $\pm$ sd ( $mg\ m^{-3}$ )                 | 0.046 $\pm$ 0.017 | 0.176 $\pm$ 0.161 | 1.192 $\pm$ 0.338 | 0.487 $\pm$ 0.276 |
| $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$ moyenne $\pm$ sd ( $mg\ m^{-2}$ ) | 11.50 $\pm$ 3.83  | 17.07 $\pm$ 5.98  | 41.66 $\pm$ 10.70 | 24.46 $\pm$ 9.40  |
| $Z_{eu}$ moyenne $\pm$ sd (m)                                     | 114 $\pm$ 21      | 88 $\pm$ 17       | 40 $\pm$ 7        | 64 $\pm$ 15       |
| $[Chla]_{Z_{eu}}$ moyenne $\pm$ sd ( $mg\ m^{-3}$ )               | 0.111 $\pm$ 0.062 | 0.218 $\pm$ 0.144 | 1.118 $\pm$ 0.462 | 0.439 $\pm$ 0.268 |

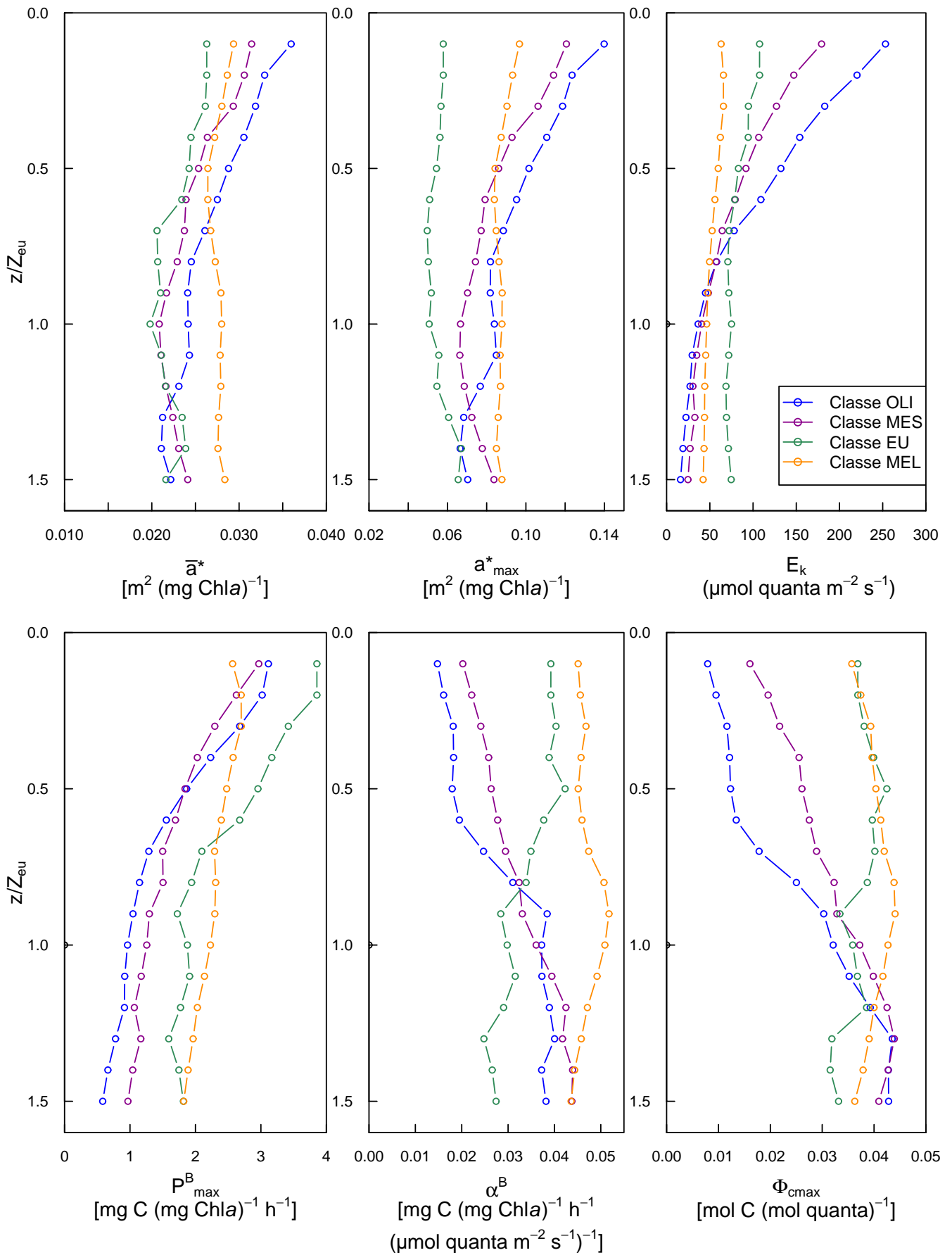
La présente analyse est basée sur l'étude de profils représentés en fonction de la profondeur adimensionnelle  $z/Z_{eu}$ . Afin de décrire ces profils selon un intervalle régulier de niveaux  $z/Z_{eu}$ , une interpolation linéaire entre les points de données a été effectuée, avec un pas de 0.1. Les profils verticaux ont été répartis dans les différentes classes trophiques stratifiées et dans la classe mélangée, en fonction des valeurs de  $[Chla]_{surf}$  et du rapport  $Z_{eu}/Z_m$  correspondant. Enfin, pour chacune des classes et pour chaque paramètre photophysologique, un profil vertical moyen a été calculé.

## V.2. Résultats

Les profils verticaux moyens des différents paramètres photophysologiques sont présentés sur la Figure II-7 (la Table II-4 présente les valeurs moyennes ainsi que les extrema rencontrés dans chacune des classes ; les profils moyens avec leurs écarts-types sont également disponibles dans l'Annexe 3).

Les coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton,  $\bar{a}^*$  et  $a^*_{max}$ , ainsi que le paramètre  $E_k$  présentent les valeurs moyennes maximales en surface, en régime stratifié oligotrophe [classe OLI ;  $\bar{a}^* = 0.036 \pm 0.013 \text{ m}^2 (\text{g Chla})^{-1}$ ,  $a^*_{max} = 0.140 \pm 0.064 \text{ m}^2 (\text{g Chla})^{-1}$  et  $E_k = 253 \pm 89 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]. Les valeurs minimales de  $\bar{a}^*$  et  $a^*_{max}$  sont observées en situation eutrophe (classe EU) à la profondeur  $Z_{eu}$  [ $0.020 \pm 0.005 \text{ m}^2 (\text{g Chla})^{-1}$  et  $0.050 \pm 0.011 \text{ m}^2 (\text{g Chla})^{-1}$ , respectivement]. Concernant  $E_k$ , les valeurs minimales observées en surface correspondent au régime mélangé (classe MEL) [ $63 \pm 40 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ], et en profondeur, à la classe OLI [ $16 \pm 6 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]

A l'opposé, les paramètres  $P^B_{max}$ ,  $\alpha^B$  et  $\Phi_{cmax}$  présentent les valeurs moyennes maximales [ $3.86 \pm 0.97 \text{ mg C (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $0.045 \pm 0.026 \text{ mg C (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$  et  $0.042 \pm 0.016 \text{ mol C (mol quanta)}^{-1}$ , respectivement] pour les classes EU et MEL selon le cas. Les valeurs moyennes minimales sont observées pour la classe OLI, en profondeur dans le cas de  $P^B_{max}$ , et en surface dans celui de  $\alpha^B$  et  $\Phi_{cmax}$  [ $0.015 \pm 0.012 \text{ mg C (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$  et  $0.008 \pm 0.003 \text{ mol C (mol quanta)}^{-1}$ , respectivement].



**Figure II-7 : Profils verticaux moyens des différents paramètres photophysologiques associés aux trois classes trophiques stratifiées (OLI, MES et EU) et à la classe mélangée (MEL).**

**Table II-4 : Paramètres photophysologiques moyens associés aux trois classes trophiques stratifiées (OLI, ME et EU) et à la classe mélangée MEL. Pour chaque paramètre sont indiquées les valeurs minimale et maximale, ainsi que la moyenne  $\pm$  sd, à trois niveaux de profondeur : dans la première profondeur optique ( $0-Z_{pd}$ ), entre la profondeur optique et la limite inférieure de la couche euphotique ( $Z_{pd}-Z_{eu}$ ) et au-delà de la couche euphotique ( $> Z_{eu}$ ). Ces valeurs ne correspondent pas exactement à celles représentées sur les graphiques (Figure II-7), calculées pour chaque niveau  $z/Z_{eu}$ . Elles sont données à titre indicatif.**

|                                 |                 | EAUX STRATIFIEES |                   |             |                   |             |                   | EAUX MELANGEES |                   |
|---------------------------------|-----------------|------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------|-------------------|----------------|-------------------|
|                                 |                 | Classe OLI       |                   | Classe ME   |                   | Classe EU   |                   | Classe MEL     |                   |
|                                 |                 | Min-Max          | Moyenne $\pm$ sd  | Min-Max     | Moyenne $\pm$ sd  | Min-Max     | Moyenne $\pm$ sd  | Min-Max        | Moyenne $\pm$ sd  |
| <b><math>a_{max}^*</math></b>   | $0-Z_{pd}$      | 0.060-0.329      | 0.132 $\pm$ 0.055 | 0.054-0.211 | 0.117 $\pm$ 0.043 | 0.044-0.084 | 0.058 $\pm$ 0.017 | 0.049-0.164    | 0.095 $\pm$ 0.026 |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 0.047-0.275      | 0.096 $\pm$ 0.032 | 0.044-0.174 | 0.083 $\pm$ 0.026 | 0.031-0.085 | 0.053 $\pm$ 0.015 | 0.044-0.162    | 0.087 $\pm$ 0.021 |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 0.050-0.195      | 0.074 $\pm$ 0.027 | 0.037-0.283 | 0.073 $\pm$ 0.039 | 0.026-0.112 | 0.060 $\pm$ 0.028 | 0.043-0.139    | 0.086 $\pm$ 0.017 |
| <b><math>\bar{a}^*</math></b>   | $0-Z_{pd}$      | 0.016-0.067      | 0.034 $\pm$ 0.012 | 0.015-0.053 | 0.031 $\pm$ 0.010 | 0.023-0.046 | 0.026 $\pm$ 0.008 | 0.016-0.046    | 0.029 $\pm$ 0.007 |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 0.013-0.066      | 0.027 $\pm$ 0.008 | 0.014-0.045 | 0.025 $\pm$ 0.006 | 0.010-0.046 | 0.023 $\pm$ 0.008 | 0.015-0.047    | 0.027 $\pm$ 0.006 |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 0.015-0.050      | 0.023 $\pm$ 0.007 | 0.011-0.049 | 0.022 $\pm$ 0.007 | 0.010-0.039 | 0.022 $\pm$ 0.008 | 0.015-0.041    | 0.028 $\pm$ 0.005 |
| <b><math>E_k</math></b>         | $0-Z_{pd}$      | 86-490           | 236 $\pm$ 87      | 54-413      | 161 $\pm$ 90      | 36-156      | 108 $\pm$ 32      | 34-260         | 64 $\pm$ 44       |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 12-356           | 101 $\pm$ 72      | 12-375      | 80 $\pm$ 65       | 29-189      | 80 $\pm$ 41       | 25-255         | 55 $\pm$ 35       |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 6-68             | 24 $\pm$ 11       | 8-93        | 31 $\pm$ 18       | 34-165      | 71 $\pm$ 43       | 25-97          | 44 $\pm$ 11       |
| <b><math>P_{max}^B</math></b>   | $0-Z_{pd}$      | 0.41-9.48        | 3.06 $\pm$ 1.58   | 0.52-5.55   | 2.78 $\pm$ 1.28   | 2.57-5.96   | 3.86 $\pm$ 0.97   | 0.73-6.38      | 2.64 $\pm$ 1.44   |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 0.31-6.82        | 1.61 $\pm$ 1.07   | 0.21-4.71   | 1.71 $\pm$ 1.01   | 0.73-6.37   | 2.51 $\pm$ 1.06   | 0.81-5.78      | 2.41 $\pm$ 1.09   |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 0.09-2.20        | 0.80 $\pm$ 0.41   | 0.20-3.60   | 1.10 $\pm$ 0.71   | 0.38-3.64   | 1.76 $\pm$ 0.87   | 0.46-4.40      | 1.89 $\pm$ 0.74   |
| <b><math>\alpha^B</math></b>    | $0-Z_{pd}$      | 0.004-0.085      | 0.015 $\pm$ 0.013 | 0.005-0.075 | 0.021 $\pm$ 0.015 | 0.021-0.060 | 0.039 $\pm$ 0.013 | 0.011-0.140    | 0.045 $\pm$ 0.023 |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 0.002-0.204      | 0.025 $\pm$ 0.025 | 0.005-0.109 | 0.029 $\pm$ 0.019 | 0.015-0.068 | 0.036 $\pm$ 0.015 | 0.014-0.105    | 0.048 $\pm$ 0.018 |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 0.008-0.119      | 0.038 $\pm$ 0.020 | 0.013-0.093 | 0.042 $\pm$ 0.021 | 0.008-0.062 | 0.028 $\pm$ 0.010 | 0.015-0.095    | 0.046 $\pm$ 0.016 |
| <b><math>\Phi_{cmax}</math></b> | $0-Z_{pd}$      | 0.003-0.017      | 0.009 $\pm$ 0.003 | 0.005-0.051 | 0.018 $\pm$ 0.013 | 0.019-0.059 | 0.037 $\pm$ 0.014 | 0.010-0.085    | 0.037 $\pm$ 0.016 |
|                                 | $Z_{pd}-Z_{eu}$ | 0.002-0.078      | 0.019 $\pm$ 0.016 | 0.005-0.079 | 0.028 $\pm$ 0.018 | 0.013-0.069 | 0.039 $\pm$ 0.015 | 0.011-0.088    | 0.042 $\pm$ 0.015 |
|                                 | $> Z_{eu}$      | 0.012v0.096      | 0.040 $\pm$ 0.017 | 0.012-0.089 | 0.042 $\pm$ 0.018 | 0.009-0.064 | 0.035 $\pm$ 0.014 | 0.013-0.069    | 0.039 $\pm$ 0.014 |

La distribution verticale des paramètres varie selon la classe considérée.  $E_k$ ,  $\bar{a}^*$  et  $a^*_{\max}$  présentent une décroissance avec la profondeur dans le cas des classes OLI et MES et une distribution pratiquement homogène pour les classes EU et MEL.  $P^B_{\max}$  présente une diminution avec la profondeur quelle que soit la classe considérée, à l'exception de la classe MEL pour laquelle la distribution verticale est uniforme. Les paramètres  $\alpha^B$  et  $\Phi_{\max}$  présentent une tendance inverse : ils augmentent avec la profondeur dans le cas des classes OLI et MES, diminuent légèrement dans le cas de la classe EU et présentent une distribution uniforme pour la classe MEL.

➤ **Synthèse des résultats**

Nos résultats mettent en évidence une **évolution des paramètres photophysologiques relativement régulière en fonction du statut trophique**. A cette **tendance trophique** se superpose une **variabilité verticale** dans le cas des **classes OLI** et **MES**, très atténuée dans le cas de la classe EU et qui tend à disparaître dans celui de la classe MEL.

## VI. APPROCHE TAXINOMIQUE

Dans cette partie, nous allons exploiter les relations entre les propriétés photophysologiques et la composition des communautés phytoplanctoniques, mises en évidence précédemment. Claustre *et al.* (2005) ont utilisé une analyse en régression linéaire multiple afin d'identifier des paramètres photophysologiques spécifiques des trois groupes de phytoplancton (micro-, nano- et picophytoplancton). Selon cette approche, chaque paramètre photophysologique peut être décomposé de la manière suivante :

$$X = \text{pico-}[Chla] X^*_{\text{pico}} + \text{nano-}[Chla] X^*_{\text{nano}} + \text{micro-}[Chla] X^*_{\text{micro}} \quad \text{Eq. (II.8)}$$

où X correspond au paramètre photophysologique non normalisé et  $X^*_{\text{sp}}$  représente le paramètre associé au micro-, au nano- ou au picophytoplancton, normalisé par la [Chla]. Notons que cette méthode n'est pas parfaitement rigoureuse d'un point de vue statistique puisque les concentrations volumétriques pico-, nano et micro-[Chla] ne sont pas strictement indépendantes. Néanmoins, les coefficients obtenus fournissent une indication sur la valeur des paramètres photophysologiques spécifiques de chacun des groupes considérés (Claustre *et al.*, 2005).

Les résultats de l'ACP et de l'approche trophique ont mis en évidence la variabilité verticale de la réponse photophysologique du phytoplancton, non négligeable en situation stratifiée oligotrophe. Dans la mesure où le picophytoplancton est le groupe prédominant dans ce type d'écosystèmes, il est fort probable que les paramètres photophysologiques spécifiques de ce groupe diffèrent selon la profondeur considérée. Afin de confirmer (ou d'infirmer) cette hypothèse, nous avons appliqué l'approche de Claustre *et al.* (2005) en considérant, d'une part, la colonne d'eau dans son ensemble et, d'autre part, deux couches distinctes de la colonne d'eau, délimitée par la profondeur de pénétration ( $Z_{\text{pd}}$ ).

### VI.1. Spectres d'absorption

Les connaissances actuelles sur l'absorption phytoplanctonique révèlent qu'elle est fortement dépendante du taxon et pas uniquement de l'état physiologique des cellules. Ciotti *et al.* (2002) ont montré qu'en spécifiant la taille des organismes dominant une communauté phytoplanctonique, plus de 80% de la variabilité du spectre d'absorption pouvait être expliquée. Nous avons donc, en premier lieu, appliqué l'approche de Claustre *et al.* (2005) au coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton.

Pour cette analyse, nous avons utilisé la base de données Aphy, présentée dans la section III.2. L'Eq. (II.8) a été appliquée à chaque longueur d'onde à laquelle  $a^*(\lambda)$  avait été mesuré (tous les 2 nm entre 400 et 700 nm), de la manière suivante :

$$a(\lambda) = \text{pico-[Chla]} a^*_{\text{pico}}(\lambda) + \text{nano-[Chla]} a^*_{\text{nano}}(\lambda) + \text{micro-[Chla]} a^*_{\text{micro}}(\lambda) \quad \text{Eq. (II.9)}$$

Nous avons effectué cette analyse en utilisant tous les échantillons (*i.e.* 4443) de la bdd Aphy, puis les 656 échantillons collectés dans la couche de surface ( $0-Z_{\text{pd}}$ ) et finalement les 3787 échantillons collectés au-delà de la couche de surface ( $z > Z_{\text{pd}}$ ), appelée par la suite couche de subsurface. Nous avons ainsi obtenu trois spectres pour chaque groupe phytoplanctonique : un spectre moyen pour l'ensemble de la colonne d'eau, un spectre caractéristique de la couche de surface et un spectre caractéristique de la couche de subsurface.

### VI.1.1. Résultats et discussion

Les spectres d'absorption obtenus à l'aide de l'Eq. (II.9) sont présentés sur la Figure II-8. Afin de mieux identifier les particularités spectrales, nous avons aussi représenté les spectres normalisés par la valeur maximum d'absorption ( $a^*_{\text{max,sp}}$ ).

Les spectres d'absorption spécifiques du pico-, du nano- et du microphytoplancton présentent des maxima caractéristiques de l'absorption par la Chla dans le bleu (à  $\approx 440$  nm) et dans le rouge (à  $\approx 676$  nm), cohérents avec la littérature (*e.g.* Morel et Bricaud, 1981 ; Sathyendranath *et al.*, 1987). D'autre part, il apparaît de manière très nette que le spectre d'absorption spécifique du picophytoplancton varie très significativement selon l'éclairement relatif disponible, et donc selon la couche d'eau considérée ; ceux du micro- et du nanophytoplancton, en revanche, y sont pratiquement insensibles.

#### Spectre d'absorption spécifique du microphytoplancton

Les pics d'absorption de la fucoxanthine, pigment biomarqueur du microphytoplancton (à 440 nm et 460 nm) sont bien représentés sur les trois spectres spécifiques de ce groupe (plus marqués sur les spectres normalisés ; Figure II-8 en bas). On observe aussi l'épaule correspondant à l'absorption par la péridinine ( $\approx 485$  nm), ainsi qu'une autre épaule correspondant à l'absorption par les chlorophylles (620–650 nm).

Les trois spectres d'absorption présentent des valeurs faibles, résultant du package effect dû à la grande taille des cellules microphytoplanctoniques. Les maxima, de  $0.021 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$  et  $0.013 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ , observés respectivement dans le bleu et dans le rouge,

sont en accord avec les valeurs rencontrées dans la littérature. Par exemple, le maximum d'absorption dans le bleu coïncide bien avec les résultats d'études en laboratoire, basées sur des cultures monospécifiques de diatomées d'espèces diverses (*e.g.* Morel *et al.*, 1987 ; Sathyendranath *et al.*, 1987 ; Sakshaug *et al.*, 1989 ; cf. Table II-5).

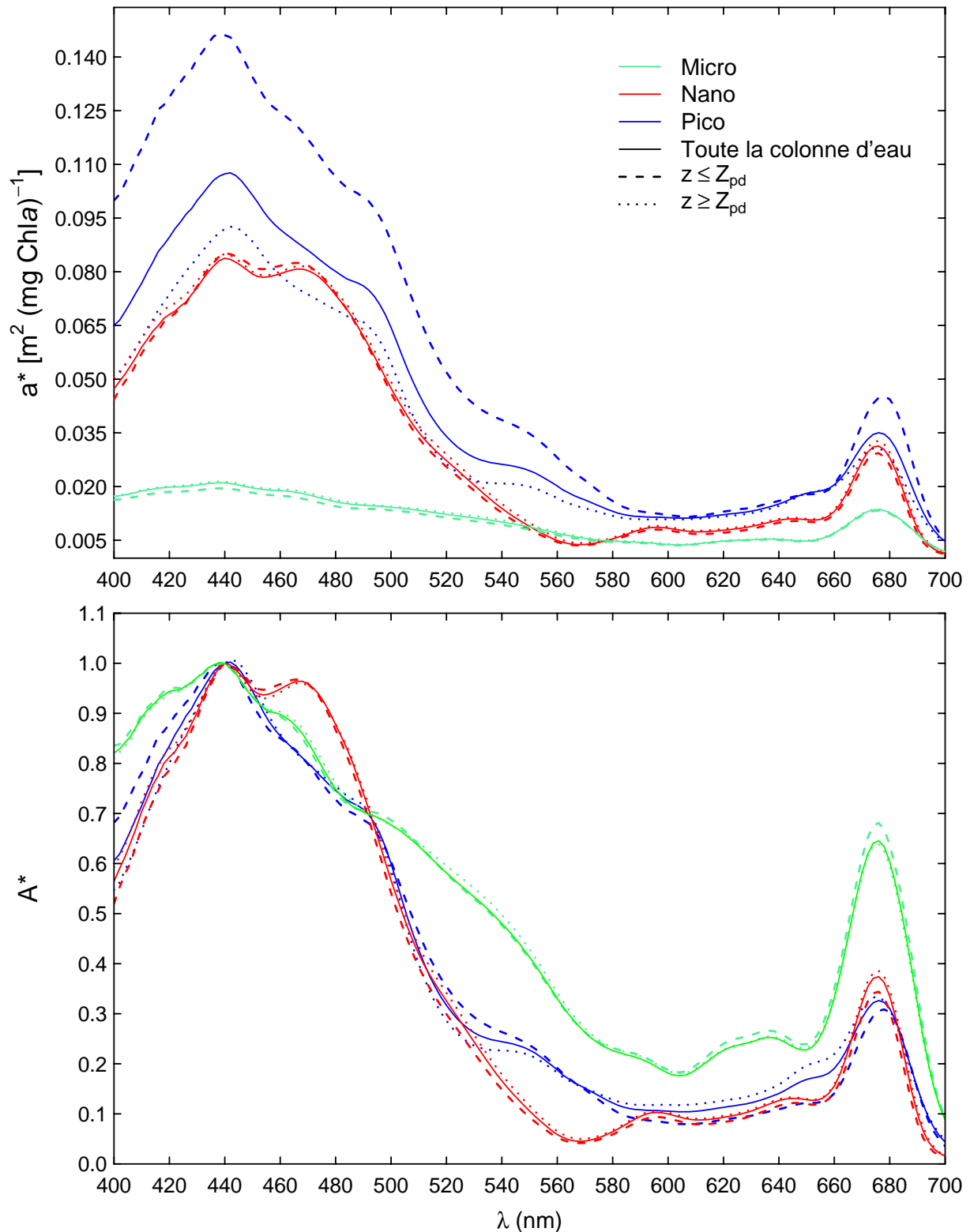
**Spectre d'absorption spécifique du nanophytoplancton**

La 19'-HF, la 19'-BF et l'alloxanthine (biomarqueurs du nanophytoplancton) se retrouvent au niveau des épaules autour de 420 nm, 440 nm et 470 nm. Ces pics coïncident approximativement avec les pics d'absorption par ces pigments *in vitro*<sup>10</sup> (Jeffrey et Vesk, 1997). Les pics d'absorption de la chlorophylle *b* ( $\approx$  595 nm, 645 nm et 460 nm), pourtant pigment biomarqueur du picophytoplancton, sont également observés sur les spectres spécifiques du nanophytoplancton. Cette caractéristique est probablement liée à la présence souvent concomitante du nano- et du picophytoplancton dans le milieu naturel, ainsi qu'à la forte contribution du nanophytoplancton en régime oligotrophe (cf. chapitre I).

Le spectre d'absorption correspondant à l'ensemble de la colonne d'eau présente deux pics d'absorption : de  $0.084 \text{ m}^2 (\text{mg Chl}a)^{-1}$  à 440 nm et de  $0.031 \text{ m}^2 (\text{mg Chl}a)^{-1}$  à 680 nm. Ces valeurs sont cohérentes avec celles obtenues par Morel et Bricaud (1981) pour une culture de coccolithophores. Elles concordent aussi avec des résultats d'études de terrain, en conditions mésotrophes (*e.g.* Sosik et Mitchell, 1995 ; Wozniak *et al.*, 2003 ; cf. Table II-5).

---

<sup>10</sup> Les différences observées sont dues au décalage entre les pics d'absorption par les pigments *in vitro* (*i.e.* dans un solvant) et *in vivo* (*i.e.* dans les cellules intactes) (Bidigare *et al.*, 1990).



**Figure II-8 :** Spectres d'absorption spécifiques des trois groupes phytoplanctoniques: micro- (vert), nano- (rouge) et picophytoplancton (bleu), avec dimension (haut) et normalisés par la valeur maximale à 440 nm (bas). Courbes en trait plein : spectres obtenus par régression multiple sur les 4443 échantillons collectés dans l'ensemble de la colonne d'eau. Courbes tiretées : spectres obtenus par régression sur les 656 échantillons collectés dans la couche de surface. Courbes pointillées : spectres obtenus par régression sur les 3787 échantillons collectés dans la couche de subsurface. Pour l'ensemble des régressions multiples effectuées, les résultats sont significatifs au niveau  $p < 0.001$  et les coefficients de corrélation  $r^2 > 0.80$ .

**Table II-5 : Résumé des valeurs rencontrées dans la littérature pour les différents paramètres photophysologiques considérés dans cette étude.**

| REFERENCE  | ORIGINE DES DONNEES  | CONDITIONS DE L'ETUDE ET COMMENTAIRES  | VALEUR                                     |
|--|--|--|--|
| <b>Coefficient d'absorption maximal spécifique du phytoplancton [<math>a^*_{\max}</math> ou <math>a^*_{440}</math>, <math>m^2</math> (mg Chl<math>a</math>)<math>^{-1}</math>]</b> |  |  |  |
| <i>Gamme de valeurs interrégionale</i>   |  |  |  |
| Sosik et Mitchell, 1995  | Campagnes CalCOFI et preFORAGE (Côte Californienne)                        | Echantillons collectés en surface, depuis la côte (eutrophe) vers le large (mésotrophe à oligotrophe)  | 0.020–0.130                                |
| Babin <i>et al.</i> , 1996   | Campagne EUMELI 4 (Atlantique Nord tropical)                               | Valeurs moyennes pour des échantillons collectés en surface, aux sites<br>Oligotrophe :<br>Mésotrophe :<br>Eutrophe :                                  | 0.150<br>0.130<br>0.030                    |
| Sorensen et Siegel, 2001   | Série temporelle de 5 ans à la station BATS (Mer des Sargasses)            | Valeur classique d'absorption pour l'océan ouvert  | 0.053                                      |
| Wozniak <i>et al.</i> , 2003   | Base de données de campagnes essentiellement en Mers Noire et Baltique     | Valeurs moyennes pour des échantillons collectés en surface en situation<br>Oligotrophe :<br>Mésotrophe :<br>Eutrophe :                                | 0.080<br>0.065<br>0.040                    |
| <i>Gamme de valeurs interspécifique</i>  |  |  |  |
| Morel et Bricaud, 1981   | Culture de coccolithophores<br>Culture de diatomées <i>Chaetoceros</i> sp. |  | 0.085<br>0.050                             |
| Morel <i>et al.</i> , 1987   | Culture de <i>Chaetoceros</i> sp.  | Valeurs obtenues pour différents éclairagements  | 0.018–0.033                                |
| Sathyendranath <i>et al.</i> , 1987  | Cultures monospécifiques des diatomées                                     | <i>Chaetoceros</i> sp. :<br><i>Skeletonema</i> sp. :   | 0.020<br>0.029                             |
| Sakshaug <i>et al.</i> , 1989  | Cultures de diatomées <i>Thalassiosira</i> sp.                             | Valeurs obtenues pour différents éclairagements  | 0.015–0.043                                |
| Partensky <i>et al.</i> , 1993   | Cultures de <i>Prochlorococcus</i>   | Gamme de valeurs pour différents niveaux d'éclairagement pour des souches provenant de<br>Mer Méditerranée :<br>Mer de Sargasse :<br>Atlantique Nord : | 0.075–0.190<br>0.140–0.0180<br>0.030–0.110 |

|                             |  |  |                            |
|-----------------------------|--|--|----------------------------|
| Moore <i>et al.</i> , 1995  | Culture de <i>Prochlorococcus</i>                            | Gamme de valeurs pour différents niveaux d'éclairement, pour des souches provenant de<br>Mer de Sargasse : | 0.100–0.160                |
|                             | Culture de <i>Synechococcus</i>                              | Mer Méditerranée :<br>Mer de Sargasses :   | 0.060–0.135<br>0.058–0.079 |
| Morel <i>et al.</i> , 1993  | Culture de <i>Prochlorococcus</i>                            | Souches de Méditerranée, Mer de Sargasse et Atlantique Nord pour différentes conditions d'éclairement :    | 0.053–0.070                |
|                             | Culture de <i>Synechococcus</i>                              | Souches de Canal d'Angleterre et de Mer de Sargasse pour différents niveaux d'éclairement :                | 0.065–0.130                |
| Finkel, 2001                | Cultures monospécifiques de diatomées de différentes espèces |  | 0.020–0.048                |
| Ciotti <i>et al.</i> , 2002 | Bases de données d'expériences de terrain                    | Populations dominées par du picophytoplancton  | 0.050–0.080                |

### Taux maximal spécifique de fixation de carbone [ $P^B_{max}$ , mg C (mg Chl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>]

#### Gamme de valeurs interrégionale

|  |   |  |                     |
|--|---|--|---------------------|
| Babin <i>et al.</i> , 1996                                 | Campagne EUMELI 4 (Atlantique Nord tropical)  | Valeurs moyennes en surface et au-delà de la couche euphotique, pour des échantillons collectés aux sites                    |                     |
|  |   | Oligotrophe :  | 4.0–1.3             |
|  |   | Mésotrophe :   | 10.0–6.0            |
|  |   | Eutrophe :   | 5.0–3.0             |
| Marañon et Holligan, 1999                                  | Campagne AMT-2 et AMT-3 (notamment dans la région de l'upwelling de Mauritanie)                   |  | 10                  |
| Bouman <i>et al.</i> , 2000a, Bouman <i>et al.</i> , 2000b | Campagne DCM (Atlantique Nord subtropical)  | Valeurs moyennes obtenues pour des échantillons collectés dans une région oligotrophes, dominée par <i>Prochlorococcus</i> , |                     |
|  |   | au dessus du maximum profond de Chl $a$ :  | 5.67                |
|  |   | au niveau du maximum profond de Chl $a$ :  | 2.30                |
|  |   | sous le maximum profond de Chl $a$ :   | 1.16                |
| Lorenzo <i>et al.</i> , 2004                               | Campagne au niveau du front des Açores (frontière nord du tourbillon Atlantique Nord subtropical) | Distribution verticale caractéristiques d'eaux oligotrophes, avec en surface :   |                     |
|  |   | au niveau du maximum profond de Chl $a$ :  | 2.9±2.5<br>0.9±0.69 |
| Lorenzo <i>et al.</i> , 2005                               | Campagnes INCOCEANO (Upwelling Nord Ibérique, Ria de Vigo)  | Situation eutrophe (1.40–3.08 mg Chl $a$ m <sup>-3</sup> ) :   | 2.7–5.4             |
|  |   | Situation eutrophe dominée par du microphytoplancton :   | 5.4                 |
| Marañon, 2005  | Revue sur les tourbillons oligotrophes atlantiques subtropicaux                                   | Tourbillon nord (moins oligotrophe) :  | 3.3–5.6             |
|  |   | Tourbillon sud (plus oligotrophe) :  | 2.6–4.3             |

*Gamme de valeurs interspécifique*

|                                 |   |   |           |
|---------------------------------|---|---|-----------|
| Malone, 1980                    | Revue des valeurs rencontrées dans différentes régions océaniques                             | Fraction de taille du microphytoplancton  |           |
|                                 |   | Gamme de valeurs complète :   | 0.2–13.2  |
|                                 |   | Moyennes extrêmes des différentes régions :                                     | 0.8–6.2   |
|                                 |   | Fraction de taille du nanophytoplancton   |           |
|                                 |   | Gamme de valeurs complète :   | 0.60–24.1 |
|                                 |   | Moyennes extrêmes des différentes régions :                                     | 2.3–14.7  |
| Partensky <i>et al.</i> , 1999b | Cultures de <i>Prochlorococcus</i>  | Valeurs obtenues pour différents éclaircissements pour des souches provenant de |           |
|                                 |   | Mer Méditerranée :  | 1.5–4.8   |
|                                 |   | Atlantique Nord et Mer de Sargasse :  | 1.4–5.6   |
| Sarhou <i>et al.</i> , 2005     | Revue d'études de laboratoires basées sur des cultures monospécifiques et d'études de terrain | Diatomées   |           |
|                                 |   | Valeurs extrêmes :  | 1.2–11.4  |
|                                 |   | Valeur moyenne :  | 2.6±1.0   |
| Schoemann <i>et al.</i> , 2005  | Revue d'études de laboratoires basées sur des cultures monospécifiques et d'études de terrain | Phaeocystis (nanophytoplancton)   |           |
|                                 |   | <i>P. antarctica</i> sur le terrain :   | 0.20–8.08 |
|                                 |   | <i>P. antarctica</i> en culture :   | 0.20–4.1  |
|                                 |   | <i>P. pouchetii</i> sur le terrain :  | 2.5–22.5  |
|                                 |   | <i>P. pouchetii</i> en culture :  | 0.8–1.2   |
|                                 |   | <i>P. globosa</i> en culture :  | 2.3–6.1   |

**Rendement quantique maximal de fixation de carbone [ $\Phi_{\text{max}}$ , mol C (mol quanta)<sup>-1</sup>]**

*Gamme de valeurs interrégionale*

|  |  |   |             |
|--|--|---|-------------|
| Lindley <i>et al.</i> , 1995           | Campagne Eqpac Survey (Pacifique Equatorial)                 | Valeurs obtenues en conditions appauvries en nutriments et enrichies en nutriments (tendance mésotrophe)  | 0.007–0.025 |
| Babin <i>et al.</i> , 1996             | Campagne EUMELI 4 (Atlantique Nord tropical)                 | Valeurs moyennes en surface et au-delà de la couche euphotique, pour des échantillons collectés aux sites |             |
|  |  | Oligotrophe :   | 0.005–0.06  |
|  |  | Mésotrophe :  | 0.033–0.20  |
|  |  | Eutrophe :  | 0.058–0.045 |
| Sosik, 1996                            | Campagne CalCOFI (Courant de Californie)                     | Valeurs obtenues en hiver et au printemps en conditions à tendance mésotrophe                             | 0.019–0.060 |
| Tilstone <i>et al.</i> , 2003          | Différentes campagnes au niveau de l'Upwelling Nord Ibérique | Conditions à tendance eutrophe  | 0.050–0.104 |
| Aguirre-Hernandez <i>et al.</i> , 2004 | Campagne IMECOCAL (Courant de Californie)                    | Valeurs obtenues en été et en automne   | 0.011–0.022 |

|                              |   |   |              |
|------------------------------|---|---|--------------|
| Lorenzo <i>et al.</i> , 2004 | Campagne au niveau du front des Açores (frontière nord du tourbillon Atlantique Nord subtropical) | Distribution verticale caractéristiques d'eaux oligotrophes, avec des valeurs moyennes en surface : | 0.026±0.019  |
|                              |   | au niveau du maximum profond de Chla :  | 10.091±0.038 |
| Lorenzo <i>et al.</i> , 2005 | Campagnes INCOCEANO (Upwelling Nord Ibérique, Ria de Vigo)  | Situation eutrophe (1.40–3.08 mg Chla m <sup>-3</sup> ) :   | 0.024–0.075  |
|                              |   | Situation eutrophe dominée par du microphytoplancton :  | 0.075        |

*Gamme de valeurs interspécifique*

|                                |                             |   |             |
|--------------------------------|-----------------------------|---|-------------|
| Soohoo <i>et al.</i> , 1987    | Campagne (Mer de Ross)      | Valeurs rencontrées dans un bloom de <i>Phaeocystis</i> sp. | 0.028–0.054 |
| Cleveland <i>et al.</i> , 1989 | Campagne (Mer de Sargasses) | Valeur obtenue dans un bloom de diatomées                   | 0.088       |

**Coefficient d'efficacité photosynthétique [ $\alpha^B$ , mg C (mg Chla)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu$ mol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>]**

|                            |  |   |             |
|----------------------------|--|---|-------------|
| Babin <i>et al.</i> , 1996 | Campagne EUMELI 4 (Atlantique Nord tropical) | Valeurs moyennes en surface et au-delà de la couche euphotique, pour des échantillons collectés aux sites |             |
|                            |  | Oligotrophe :   | 0.013–0.088 |
|                            |  | Mésotrophe :  | 0.039–0.075 |
|                            |  | Eutrophe :  | 0.028–0.025 |

**Paramètre de photosaturation de la fixation de carbone ( $E_k$  ( $\mu$ mol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>))**

|                            |  |   |         |
|----------------------------|--|---|---------|
| Babin <i>et al.</i> , 1996 | Campagne EUMELI 4 (Atlantique Nord tropical) | Valeurs moyennes en surface et au-delà de la couche euphotique, pour des échantillons collectés aux sites |         |
|                            |  | Oligotrophe :   | 400–50  |
|                            |  | Mésotrophe :  | 202–100 |
|                            |  | Eutrophe :  | 190–180 |

**Spectre d'absorption spécifique du picophytoplancton**

Quelle que soit la profondeur considérée, le spectre d'absorption spécifique du picophytoplancton présente l'absorption la plus élevée des trois groupes phytoplanctoniques. Cette caractéristique provient du très faible packaging associé aux petites cellules (Morel et Bricaud, 1981). A cette caractéristique s'ajoute l'abondance des caroténoïdes comme la zéaxanthine, l' $\alpha$ -carotène ou le  $\beta$ -carotène, qui augmente encore l'absorption dans le bleu (e.g. Jeffrey et Vesk, 1997) en surface. En effet, le spectre correspondant à la couche de surface présente, à 438 nm, une valeur maximale très élevée, de  $0.147 \text{ m}^2 (\text{mg Chl}a)^{-1}$ , empreinte de l'absorption par les caroténoïdes non photosynthétiques. Les valeurs maximales observées dans le bleu pour les spectres associés à l'ensemble de la colonne d'eau et à la couche de subsurface sont plus faibles, de  $0.107$  et  $0.093 \text{ m}^2 (\text{mg Chl}a)^{-1}$ , respectivement. Cette diminution, provenant de la réduction de la quantité de pigments photoprotectants, en particulier de la zéaxanthine, avec la profondeur, corroborent les études réalisées en laboratoire (e.g. Morel *et al.*, 1993 ; Moore *et al.*, 1995), comme celles de terrain (e.g. Babin *et al.*, 1996 ; Allali *et al.*, 1997).

Les trois spectres spécifiques du picophytoplancton présentent les différents pics correspondant à l'absorption des pigments biomarqueurs de ce groupe. Par exemple, on observe deux épaules à 450 et 490 nm, dans la bande d'absorption de la zéaxanthine, et deux autres épaules (vers 500 et 540 nm) correspondant aux absorptions par la phycourobiline et par la phycoérythrobiline, présents chez *Synechococcus* (e.g. Bidigare *et al.*, 1989 et références citées). Les spectres d'absorption représentatifs de l'ensemble de la colonne d'eau et de la couche de subsurface présentent une épaule vers 650 nm, correspondant à l'absorption par la chlorophylle *b* (Figure II-8, bas). Cette épaule n'est pas (ou peu) visible sur le spectre associé à la couche de surface. Cette caractéristique est cohérente avec les résultats de différentes études indiquant, chez *Prochlorococcus*, un rapport *Chl*b : *Chl*a plus faible en surface (e.g. Vaultot *et al.*, 1990) et plus élevé en profondeur (e.g. Lutz *et al.*, 2003).

L'amplitude du coefficient maximal d'absorption est cohérente avec les valeurs rencontrées dans la littérature. Nos valeurs coïncident avec celles obtenues en laboratoire pour des cultures monospécifiques de souches de *Prochlorococcus* (Partensky *et al.*, 1993 ; Moore *et al.*, 1995) et de *Synechococcus* (Morel *et al.*, 1993), d'origines diverses, et cultivées à différents éclaircissements (cf. Table II-5). Les valeurs maximales obtenues pour l'ensemble de la colonne d'eau ainsi que pour la couche de subsurface sont également cohérentes avec celles

proposées par Ciotti *et al.* (2002) pour une population dominée par du picophytoplancton [ $0.050\text{--}0.080 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ ], basées sur une revue de diverses études de terrain. Babin *et al.* (1996) ont mesuré, pour des échantillons de surface collectés en conditions oligotrophes, une valeur moyenne de  $0.150 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ , tout à fait cohérente avec celle que nous avons obtenue.

Les différences très marquées, observées entre le spectre d'absorption caractéristique de la couche de surface et les deux autres spectres, sont essentiellement liées aux processus de photoacclimatation du phytoplancton. Qu'il s'agisse de *Prochlorococcus* (e.g. Partensky *et al.*, 1993 ; Lutz *et al.*, 2003) ou de *Synechococcus* (e.g. Kana *et al.*, 1988 ; Six *et al.*, 2004), il est reconnu que le rapport *Zea* : *Chla* (ou *Zea* : *DV-Chla*) augmente de façon concomitante avec l'éclairement, entraînant ainsi une augmentation de l'absorption spécifique du phytoplancton dans la couche de surface. Ces différences proviennent également de la co-occurrence, dans la colonne d'eau, de deux populations (ou écotypes) de *Prochlorococcus*, adaptées à des niveaux d'éclairiments différents (Moore *et al.*, 1995 ; Moore et Chisholm, 1999). Ces deux écotypes sont notamment caractérisés par un rapport *TChlb* : *DV-Chla* élevé dans le cas de l'écotype adapté aux faibles éclairiments (*i.e.* en profondeur, au niveau du maximum profond de chlorophylle) et réduit dans le cas de l'écotype adapté à de forts éclairiments (*i.e.* en surface). Sur la base de ces connaissances, nous avons construit deux critères pigmentaires, caractérisant deux populations de picophytoplancton, l'une représentative de la couche de surface (HL<sup>11</sup>), l'autre de la couche de subsurface (LL<sup>12</sup>) :

$$f_{\text{picoHL}} = 0.86 [\text{Zea}] / (0.86 [\text{Zea}] + 1.01 [\text{TChlb}]) \quad \text{Eq. (II.10)}$$

$$f_{\text{picoLL}} = 1.01 [\text{TChlb}] / (0.86 [\text{Zea}] + 1.01 [\text{TChlb}]) \quad \text{Eq. (II.11)}$$

où  $f_{\text{picoHL}}$  et  $f_{\text{picoLL}}$  représentent les fractions de picophytoplancton de types HL et LL, respectivement ; les coefficients affectés à chacun des pigments ont été déterminés dans le chapitre I. Ces indices pigmentaires seront utilisés par la suite.

### VI.1.2. Conclusion de l'analyse

En vue d'applications ultérieures, nous garderons à l'esprit que les coefficients  $a^*_{\text{micro}}(\lambda)$ ,  $a^*_{\text{nano}}(\lambda)$  et  $a^*_{\text{pico}}(\lambda)$  [cf. Eq. (II.9)] représentent des valeurs moyennes, caractéristiques d'une composition pigmentaire et d'une taille moyennes pour chacun des

<sup>11</sup> HL : High Light en anglais

<sup>12</sup> LL: Low Light en anglais

groupes considérés. En d'autres termes, les spectres obtenus sont typiques de populations moyennes de micro-, nano- et picophytoplancton, rencontrées dans l'océan.

Les résultats obtenus grâce à cette approche sont en accord avec ceux de l'ACP et de l'approche trophique, suggérant des coefficients d'absorption spécifique élevés dans les situations dominées par de petites cellules, *a priori* oligotrophes, et faibles dans les situations dominées par de grandes cellules, *a priori* eutrophes. Nos résultats ont également mis en évidence une **variabilité** importante de l'**absorption spécifique du picophytoplancton** avec la profondeur et l'éclairement relatif disponible à cette profondeur ; cette variabilité n'est pas apparue dans le cas du micro- et du nanophytoplancton. Cette approche a fourni des résultats extrêmement satisfaisants, en accord avec les connaissances sur l'absorption du phytoplancton. Les **spectres obtenus coïncident** bien avec les **caractéristiques d'absorption par les pigments biomarqueurs** des trois groupes phytoplanctoniques considérés, aussi bien du point de vue de la **forme des spectres** que de leur **amplitude**. Ce travail a également servi de **validation indirecte** de la **méthode**. Nos résultats, particulièrement encourageants, nous ont conduit à aller plus loin, en appliquant cette méthode aux autres paramètres photophysologiques.

## VI.2. Paramètres de courbes P vs E et rendement quantique de photosynthèse

### VI.2.1. Méthode

Dans cette partie, nous avons utilisé la bdd PvsE présentée dans la section III.1. La méthode est exactement identique à celle utilisée précédemment. Afin d'identifier des paramètres spécifiques  $P_{\max}^B$  et  $\alpha^B$  représentatifs de l'ensemble de la colonne d'eau, puis des couches de surface et de subsurface, nous avons en premier lieu appliqué l'Eq. (II.8) aux 994 échantillons de la bdd PvsE, puis aux 180 échantillons collectés dans la couche de surface, et finalement aux 814 échantillons collectés dans la couche de subsurface. Pour des raisons d'homogénéité des unités, seuls les paramètres  $P_{\max}^B$  et  $\alpha^B$  ont été considérés pour l'analyse en régression multiple. Les valeurs de  $E_k$  et  $\Phi_{\max}$  ont ensuite été déduites des paramètres obtenus pour chacun des groupes phytoplanctoniques, comme suit :

$$E_{k, sp} = P_{\max, sp}^B / \alpha_{sp}^B \quad \text{Eq. (II.12)}$$

$$\Phi_{\max, sp} = \alpha_{sp}^B / \bar{a}_{sp}^* \quad \text{Eq. (II.13)}$$

où sp correspond à micro-, nano- ou pico. Par exemple,  $\alpha_{\text{micro}}^B$  correspond à la valeur de  $\alpha^B$  obtenue pour le microphytoplancton par régression multiple (voir plus bas, Table II-6).

Les  $\bar{a}_{sp}^*$  sont calculées selon l'Eq. (II.5), en utilisant alternativement les spectres obtenus dans la section VI.1 pour le micro-, le nano- et le picophytoplancton.

### VI.2.2. Résultats

#### Paramètres moyens pour la colonne d'eau

Les résultats obtenus pour l'ensemble de la colonne d'eau sont présentés dans la Table II-6, ainsi que sous forme graphique (cf. Figure II-9a). Nous avons obtenu des valeurs de  $P_{max}^B$  de 4.25, 2.14 et 1.95 mg C (mg Chl*a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> pour le micro-, le nano- et le picophytoplancton respectivement. Les valeurs de  $\alpha^B$  sont de 0.028, 0.057 et 0.027 mg C (mg Chl*a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )<sup>-1</sup> pour le micro-, le nano- et le picophytoplancton, respectivement. Pour les deux paramètres étudiés, les résultats sont très significatifs et l'erreur standard associée à chaque coefficient est faible (cf. Table II-6).

Le  $P_{max}^B$  associé au microphytoplancton est supérieur à celui du nanophytoplancton, lui-même supérieur à celui du picophytoplancton. Concernant  $\alpha^B$ , les différences sont moins nettes : la valeur associée au nanophytoplancton est supérieure à celles associées aux deux autres groupes. Le micro- et le picophytoplancton présentent, en effet, des valeurs de  $\alpha^B$  quasiment identiques.

Nous avons obtenu des valeurs de  $E_k$  de 152, 38 et 72  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et des valeurs de  $\Phi_{cmax}$  de 0.066, 0.049 et 0.012 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> pour le micro-, le nano- et le picophytoplancton, respectivement (cf. Table II-6).

**Table II-6 : Paramètres  $P_{max,sp}^B$ ,  $\alpha_{sp}^B$ ,  $E_{k,sp}$ ,  $\bar{a}_{sp}^*$  et  $\Phi_{cmax,sp}$  spécifiques des trois groupes phytoplanctoniques considérés. Les valeurs de  $P_{max,sp}^B$  et  $\alpha_{sp}^B$  correspondent aux coefficients de la régression multiple entre les [Chl*a*] associées aux trois groupes phytoplanctoniques et les paramètres  $P_{max}$  et  $\alpha$ , appliquée aux 994 échantillons de la bdd PvsE. Les autres paramètres sont déduits de  $P_{max,sp}^B$  et  $\alpha_{sp}^B$  (voir texte). Niveaux de significativité :  $p < 0.001$  \*\*\* ;  $p < 0.01$  \*\* ;  $p < 0.05$  \*.**

|                    | $P_{max,sp}^B \pm \text{sd}$ | $\alpha_{sp}^B \pm \text{sd}$ | $E_{k,sp}$ | $\bar{a}_{sp}^*$ | $\Phi_{cmax,sp}$ |
|--------------------|------------------------------|-------------------------------|------------|------------------|------------------|
| n = 994            | $r^2 = 0.78$ ***             | $r^2 = 0.87$ ***              |            |                  |                  |
| Microphytoplancton | $4.25 \pm 0.09$ ***          | $0.028 \pm 0.001$ ***         | 152        | 0.010            | 0.066            |
| Nanophytoplancton  | $2.14 \pm 0.27$ ***          | $0.057 \pm 0.002$ ***         | 38         | 0.027            | 0.049            |
| Picophytoplancton  | $1.95 \pm 0.37$ ***          | $0.027 \pm 0.003$ ***         | 72         | 0.038            | 0.016            |

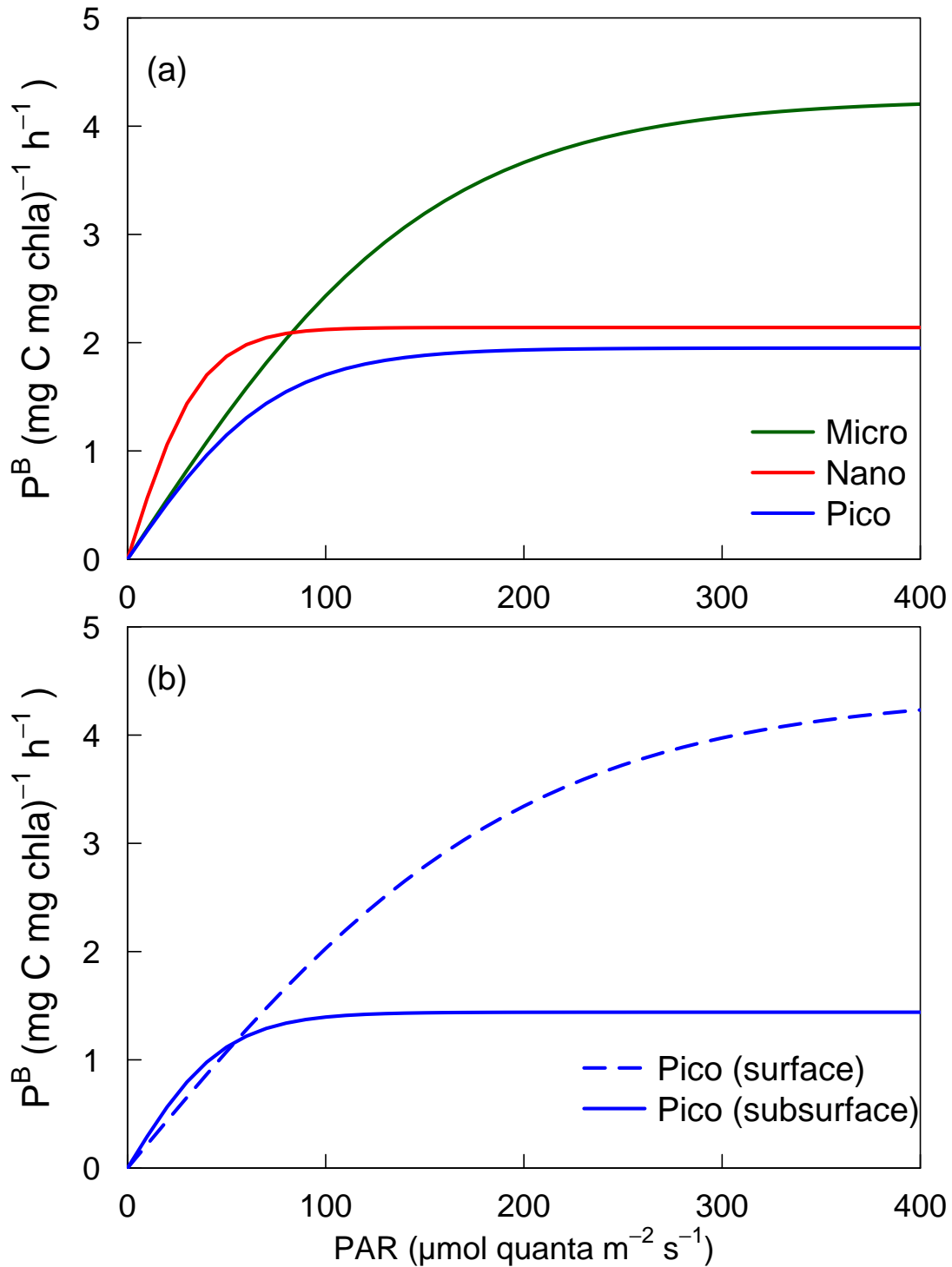


Figure II-9 : Courbes P vs E spécifiques des trois groupes phytoplanctoniques. Les courbes ont été obtenues en utilisant les paramètres  $P_{\text{max,sp}}^B$  et  $\alpha_{\text{sp}}^B$  présentés dans les Table II-6 (paramètres pour l'ensemble de la colonne d'eau) et Table II-7 (paramètres pour les couches de surface et subsurface).

**Paramètres moyens pour les couches de surface et de subsurface**

Les valeurs obtenues pour les couches de surface et de subsurface sont présentées dans la Table II-7. Bien que l'erreur associée à chacun des paramètres photophysologiques ait été accrue, en partie du fait de la réduction du nombre d'échantillons, les résultats sont toujours très significatifs. Les paramètres spécifiques du picophytoplancton présentent des différences relativement importantes selon que l'on considère la couche de surface ou la couche de subsurface. En particulier,  $E_{k,pico}$  présente une diminution de 75% depuis la couche de surface vers la profondeur, tandis que  $\Phi_{cmax,pico}$  augmente de plus de 100%. Dans le cas du micro- et du nanophytoplancton, les paramètres sont beaucoup plus stables dans la colonne d'eau et présentent une variation maximale de  $\approx 35\%$  dans le cas de  $P_{max,micro}^B$  et  $P_{max,nano}^B$ . Par la suite, nous utiliserons donc, pour ces deux groupes, les paramètres moyens pour la colonne d'eau (donnés dans la Table II-6).

**Table II-7 : Paramètres  $P_{max,sp}^B$ ,  $\alpha_{sp}^B$ ,  $E_{k,sp}$ ,  $\bar{a}_{sp}^*$  et  $\Phi_{cmax,sp}$  spécifiques des trois groupes phytoplanctoniques considérés. Les valeurs de  $P_{max,sp}^B$  et  $\alpha_{sp}^B$  correspondent aux coefficients de la régression multiple entre les [Chla] associées aux trois groupes phytoplanctoniques et les paramètres  $P_{max}$  et  $\alpha$ , appliquée aux 180 échantillons de la bdd PvsE collectés dans la couche 0– $Z_{pd}$  et aux 814 échantillons collectés au-delà de  $Z_{pd}$ . Les autres paramètres sont déduits de  $P_{max,sp}^B$  et  $\alpha_{sp}^B$  (voir texte). Niveaux de significativité :  $p < 0.001$  \*\*\* ;  $p < 0.01$  \*\* ;  $p < 0.05$  \*.**

|                     |                    | $P_{max,sp}^B \pm sd$ | $\alpha_{sp}^B \pm sd$ | $E_{k,sp}$ | $\bar{a}_{sp}^*$ | $\Phi_{cmax,sp}$ |
|---------------------|--------------------|-----------------------|------------------------|------------|------------------|------------------|
| $0 < z \leq Z_{pd}$ | n = 180            | $r^2 = 0.90$ ***      | $r^2 = 0.88$ ***       |            |                  |                  |
|                     | Microphytoplancton | $3.21 \pm 0.17$ ***   | $0.022 \pm 0.002$ ***  | 149        | 0.010            | 0.051            |
|                     | Nanophytoplancton  | $3.11 \pm 0.27$ ***   | $0.059 \pm 0.003$ ***  | 53         | 0.027            | 0.051            |
|                     | Picophytoplancton  | $4.39 \pm 0.40$ ***   | $0.022 \pm 0.004$ ***  | 199        | 0.051            | 0.010            |
| $z > Z_{pd}$        | n = 814            | $r^2 = 0.77$ ***      | $r^2 = 0.87$ ***       |            |                  |                  |
|                     | Microphytoplancton | $4.33 \pm 0.10$ ***   | $0.028 \pm 0.0007$ *** | 154        | 0.010            | 0.061            |
|                     | Nanophytoplancton  | $1.96 \pm 0.34$ ***   | $0.056 \pm 0.002$ ***  | 35         | 0.028            | 0.046            |
|                     | Picophytoplancton  | $1.44 \pm 0.47$ **    | $0.029 \pm 0.003$ ***  | 50         | 0.032            | 0.021            |

**Exemple de paramètres photophysologiques obtenus en régime stratifié oligotrophe**

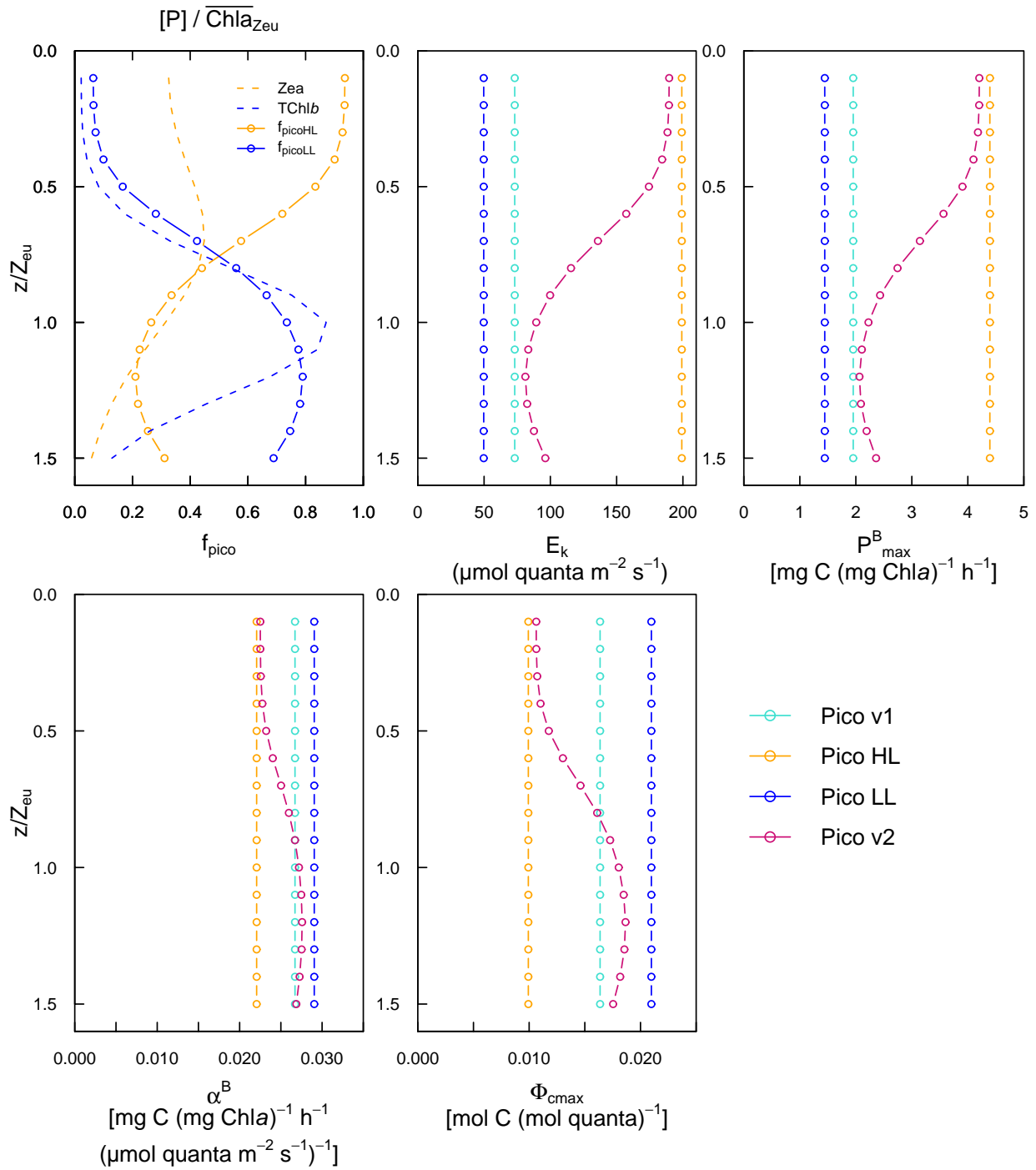
Afin de vérifier l'utilité d'adopter des paramètres photophysologiques différents pour le picophytoplancton rencontré en surface et en subsurface, nous avons examiné le cas particulier d'une situation stratifiée oligotrophe, caractérisée par une  $[Chla]_{surf}$  de 0.032 mg

$\text{m}^{-3}$  (cette valeur correspond à la  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  moyenne de la catégorie trophique S1, *i.e.* la plus oligotrophe définie dans le chapitre I).

De la même manière que pour les profils pigmentaires de Chl*a* totale ou de Chl*a* spécifique des trois groupes phytoplanctoniques, les profils verticaux de Zea et de TChl*b* sont générés à partir d'une valeur de  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$ ,  $0.032 \text{ mg m}^{-3}$  en l'occurrence. En utilisant les indices pigmentaires définis dans la section VI.1.1 et à l'aide des profils modélisés de Zea et de TChl*b*, nous avons calculé des profils de  $f_{\text{picoHL}}$  et de  $f_{\text{picoLL}}$  représentatifs d'un système stratifié oligotrophe. Pour chacun des paramètres photophysologiques spécifiques du picophytoplancton, nous avons comparé les profils moyens pour la colonne d'eau, et les profils "reconstruits" à l'aide des fractions  $f_{\text{picoHL}}$  et de  $f_{\text{picoLL}}$  et des paramètres correspondants, de la façon suivante :

$$X^*_{\text{pico, reconstruit}}(\zeta) = X^*_{\text{picoHL}} \times f_{\text{picoHL}}(\zeta) + X^*_{\text{picoLL}} \times f_{\text{picoLL}}(\zeta) \quad \text{Eq. (II.14)}$$

Dans cette équation,  $X^*_{\text{picoHL}}$  et  $X^*_{\text{picoLL}}$  représentent les paramètres photophysologiques spécifiques du picophytoplancton des couches de surface (adapté à de forts éclaircissement, HL) et de subsurface (adapté à de faibles éclaircissement, LL), respectivement ; ces paramètres sont donnés dans la Table II-7. Les  $f_{\text{picoHL}}(\zeta)$  et  $f_{\text{picoLL}}(\zeta)$  représentent les fractions de picophytoplancton HL et LL, à la profondeur  $\zeta$  (soit  $z/Z_{\text{eu}}$ ). La dépendance verticale des fractions  $f_{\text{picoHL}}(\zeta)$  et  $f_{\text{picoLL}}(\zeta)$  permet ainsi de **faire varier les paramètres photophysologiques du picophytoplancton, de manière continue dans la colonne d'eau**. Par la suite, les profils spécifiques du picophytoplancton obtenus pour l'ensemble de la colonne d'eau seront appelés paramètres v1 (version 1; paramètres donnés dans la Table II-6) ; les paramètres spécifiques du picophytoplancton intégrant la distinction entre les couches de surface et de subsurface seront appelés paramètres v2 (version 2 ; paramètres donnés dans la Table II-7). Les courbes P vs E obtenues en utilisant les paramètres v2 sont représentées sur la Figure II-9b.



**Figure II-10** : Profils verticaux de  $[Zea]/\overline{Chla}_{Z_{eu}}$  et  $[TChlb]/\overline{Chla}_{Z_{eu}}$ , fractions de picophytoplancton typiques de la couche de surface ( $f_{picoHL}$ ) et de subsurface ( $f_{picoLL}$ ) et paramètres photophysiolgiques spécifiques du picophytoplancton version 1 et version 2 (voir texte). Les paramètres spécifiques du picophytoplancton HL et LL sont également représentés à titre indicatif.

Les fractions correspondant aux picophytoplancton HL et LL, ainsi que les paramètres spécifiques du picophytoplancton v1 et v2 sont représentés sur la Figure II-10. La fraction de picophytoplancton HL diminue avec la profondeur ; la fraction de picophytoplancton LL augmente jusqu'au niveau  $\zeta = Z_{eu}$ , puis diminue jusqu'à  $1.5 Z_{eu}$ , simultanément à la décroissance de la TChlb dans la colonne d'eau. Les profils verticaux des paramètres v2 présentent des distributions verticales analogues à celles obtenues grâce à l'approche trophique pour la classe OLI. Les profils de  $P_{max}^B$  et  $E_k$  présentent en effet une diminution depuis la surface vers la profondeur, tandis que les profils de  $\alpha^B$  et de  $\Phi_{cmax}$  montrent le schéma inverse. Les profils verticaux correspondant aux paramètres v1 (*i.e.* pour l'ensemble de la colonne d'eau) correspondent aux valeurs rencontrées en profondeur dans le cas de  $P_{max}^B$  et  $E_k$  (*i.e.*  $\approx 1.2 Z_{eu}$ ), et aux valeurs intermédiaires dans la colonne d'eau dans le cas de  $\alpha^B$  et  $\Phi_{cmax}$  (*i.e.*  $\approx 0.8 Z_{eu}$ ).

## VII. DISCUSSION

### VII.1. Comparaison des paramètres photophysologiques obtenus aux valeurs de la littérature

#### Coefficient d'absorption maximale spécifique des trois groupes phytoplanctoniques

Comme mentionné dans la section VI.1.1, les valeurs obtenues pour les coefficients d'absorption maximale spécifiques des trois groupes de phytoplancton sont en accord avec les valeurs publiées. Il en est de même concernant les coefficients d'absorption acquis grâce à l'approche trophique. Par exemple, nos valeurs de surface concordent particulièrement bien avec celles obtenues par Babin *et al.* (1996), dans des situations trophiques comparables (voir la Table II-5 pour une revue non exhaustive des valeurs rencontrées dans la littérature). Notons que, malgré les similitudes avec notre approche, nous ne comparerons pas nos résultats à ceux de Bricaud *et al.* (1995), Bricaud *et al.* (2004), ni Claustre *et al.* (2005), car l'ensemble des données utilisées dans ces travaux font partie des bdd Aphy et PvsE. En revanche, nos résultats seront souvent confrontés à ceux de l'étude de Babin *et al.* (1996), dont l'objectif était de comparer la réponse photophysologique du phytoplancton dans trois systèmes trophiques contrastés. Bien que leurs données soient aussi intégrées à la bdd PvsE, il n'y contribuent que pour 6.5% (la comparaison est donc *a priori* peu biaisée).

#### Taux maximal de fixation de carbone

Différents auteurs ont obtenu des valeurs de  $P_{\max}^B$  un peu supérieures à celles obtenues pour les différentes classes trophiques (OLI, MES et EU) : de 5–6 mg C (mg Chl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> pour des zones oligotrophes de l'Océan Atlantique Nord (Babin *et al.*, 1996 ; Bouman *et al.*, 2000a), et de 10 mg C (mg Chl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> dans l'upwelling de Mauritanie (Marañon et Holligan, 1999). En revanche, dans une revue récente sur les tourbillons atlantiques subtropicaux oligotrophes, Marañon (2005) a rapporté des valeurs de 2.6–5.6 mg C (mg Chl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (cf. Table II-5), proches de celles que nous obtenons.

Concernant la variabilité taxinomique, la **gamme de valeurs** rapportée dans la littérature est **très étendue**. Dans sa revue sur la taille des algues, Malone (1980) a relevé un facteur de 66 entre les valeurs minimale et maximale de  $P_{\max}^B$  associées au microphytoplancton, et de 40 pour celles correspondant au nanophytoplancton. De même, Schoemann *et al.* (2005) ont relevé des valeurs de 0.2–22.5 mg C (mg Chl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, pour différentes espèces de *Phaeocystis* étudiées en laboratoire et sur le terrain (cf. Table II-5). Nos

valeurs ne reflètent évidemment pas ces gammes étendues puisque ce sont des moyennes, des tendances générales. En revanche, elles sont tout à fait cohérentes avec les moyennes établies à partir de ces mêmes gammes de valeurs [e.g. Malone (1980) et Sarthou *et al.* (2005) concernant le microphytoplancton ; Partensky *et al.* (1999b) concernant le picophytoplancton ; cf. Table II-5].

### **Rendement quantique maximal de fixation de carbone**

Les valeurs de  $\Phi_{\text{cmax}}$  rencontrées dans la littérature corroborent les valeurs obtenues grâce à l'approche trophique [e.g. 0.005–0.060 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> dans l'Atlantique Nord tropical oligotrophe Babin *et al.* (1996) ; 0.007–0.025 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> dans le Pacifique équatorial mésotrophe Lindley *et al.* (1995) ; 0.024–0.075 au niveau de l'Upwelling Nord Ibérique Lorenzo *et al.* (2005), cf. Table II-5]. Nos valeurs sont également en accord avec celles fournies par la relation de Wozniak *et al.* (1992), de 0.011, 0.021 et 0.036 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup>, pour les [Chl<sub>a</sub>]<sub>surf</sub> moyennes des trois classes trophiques OLI, MES et EU, respectivement.

Les valeurs de  $\Phi_{\text{cmax}}$  associées aux trois groupes phytoplanctoniques sont également cohérentes avec la littérature : par exemple, 0.088 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> pour un bloom de diatomées (Cleveland *et al.*, 1989), 0.028–0.054 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> pour un bloom antarctique de *Phaeocystis* sp. (Soohoo *et al.*, 1987), ou encore 0.007–0.025 mol C (mol quanta)<sup>-1</sup> dans une zone dominée par de petites cellules (Lindley *et al.*, 1995 ; cf. Table II-5).

### **Coefficient d'efficacité photosynthétique et éclaircissement de photosaturation**

En raison de leur dépendance à la source d'éclaircissement, les paramètres  $\alpha^B$  et  $E_k$  ne peuvent en pratique pas être comparés à la littérature, à l'exception des travaux de Babin *et al.* (1996). Concernant  $\alpha^B$ , les valeurs obtenues sont tout à fait cohérentes à celles de Babin *et al.* (1996) pour les trois situations trophiques différentes (cf. Table II-5). Les valeurs de  $E_k$ , obtenues pour le picophytoplancton dans l'ensemble de la colonne d'eau (v1) apparaissent faibles par rapport à celles de Babin *et al.* (1996). En revanche, les valeurs obtenues en tenant compte de la variabilité verticale de ce paramètre (v2) sont tout à fait satisfaisantes.

### **Cas des eaux mélangées**

Les résultats sont délicats à interpréter dans le cas des eaux mélangées. En effet, les données répertoriées dans la classe MEL correspondent essentiellement à des données collectées en Atlantique Nord, lors des campagnes POMME 1 et POMME 2, où la communauté phytoplanctonique était dominée par du pico- et du nanophytoplancton. Elles

représentent des conditions typiques des périodes hivernale et de pré-bloom printanier, oligotrophes à mésotrophes. Si la distribution verticale des profils de la classe MEL est représentative de celle de la plupart des eaux mélangées (e.g. Marañon et Holligan, 1999 ; Saggiomo *et al.*, 2002), les valeurs absolues ne correspondent pas nécessairement à celles rencontrées dans toutes les régions océaniques mélangées. Il serait donc utile de considérer plusieurs classes trophiques pour les eaux mélangées, comme nous l'avons fait dans l'analyse pigmentaire (cf. chapitre I).

## VII.2. Variabilité trophique et taxinomique des paramètres photophysologiques

Les résultats de l'approche trophique présentent des paramètres  $P_{\max}^B$  et  $\Phi_{\max}$  plus élevés en régime eutrophe qu'en régime oligotrophe. D'après les connaissances écologiques sur la répartition du phytoplancton ainsi que les résultats du chapitre I, cela suggère que  $P_{\max}^B$  et  $\Phi_{\max}$  devraient être plus élevés dans le cas de populations dominées par du microphytoplancton, que dans celui de populations dominées par du picophytoplancton. Cette hypothèse est en adéquation avec les résultats de l'approche taxinomique qui révèlent des valeurs de  $P_{\max}^B$  et  $\Phi_{\max}$  supérieures dans le cas du microphytoplancton que dans celui du picophytoplancton, si l'on considère l'ensemble de la colonne d'eau.

Ces résultats sont confirmés par ceux de nombreuses études, révélant des efficacités supérieures dans les systèmes eutrophes ou dans le cas du microphytoplancton, qu'il s'agisse de  $P_{\max}^B$  (Cermeño *et al.*, 2005a), de  $\Phi_{\max}$  (Babin *et al.*, 1996 ; Lorenzo *et al.*, 2005), de la section efficace de photosynthèse  $\psi^{*13}$  (Claustre *et al.*, 1997 ; Hashimoto et Shiomoto, 2002), ou encore du taux de croissance (Latasa *et al.*, 2005). Marañon (2005) a également indiqué une faible croissance du phytoplancton dans les eaux oligotrophes. Bien que les paramètres considérés diffèrent, nos résultats corroborent ceux de ces différentes études. Nos résultats s'opposent néanmoins à ceux de Laws *et al.* (1987), suggérant des taux de croissance élevés dans l'Océan Pacifique oligotrophe, ainsi qu'à ceux de Bouman *et al.* (2005), qui présentent des valeurs de  $P_{\max}^B$  plus faibles pour les fortes [Chl $a$ ] et pour des indices de taille élevés (étude sur le Plateau néo-écossais et la Mer d'Arabie). Ils s'opposent également à l'hypothèse de base et aux résultats du modèle de Kameda et Ishizaka (2005), attestant d'un  $P_{\text{opt}}^B$  plus élevé dans le cas de petites cellules que dans celui de grandes cellules, ainsi qu'à ceux de Finkel (2001), qui confirment l'hypothèse d'un  $\Phi_{\max}$  indépendant de leur taille.

---

<sup>13</sup>  $\psi^*$  : Section efficace de photosynthèse par unité de Chl $a$  exprimée en  $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  (Morel, 1991). Ce paramètre représente l'efficacité photosynthétique d'une colonne d'eau considérée. Il combine à la fois un terme d'absorption de l'énergie lumineuse par le phytoplancton et un terme de conversion de l'énergie absorbée en énergie chimique (c'est-à-dire en carbone).

L'analyse présentée dans la section IV.2 a mis en évidence une corrélation négative entre  $\alpha^B$  et NPP, et positive entre  $E_k$  et NPP. Ce résultat indique que les valeurs faibles de  $\alpha^B$  et fortes de  $E_k$  sont plutôt observées lorsque l'indice NPP présente des valeurs élevées, ce qui est généralement le cas dans les régions stratifiées oligotrophes (*e.g.* Babin *et al.*, 1996, Bouman *et al.*, 2000a), où le picophytoplancton domine (cf. corrélation positive entre NPP et la proportion de picophytoplancton :  $r = 0.57$  ; Table II-2). Cette hypothèse est confirmée par les résultats des approches trophique et taxinomique, et par ceux d'études antérieures, suggérant la variabilité de ces paramètres en fonction du régime trophique (*e.g.* Babin *et al.*, 1996 ; Lorenzo *et al.*, 2005).

### **Des performances photosynthétiques supérieures pour le microphytoplancton ?**

L'approche proposée ici n'est en aucun cas mécanistique et n'explique pas les processus à l'origine de la variabilité taxinomique des propriétés photophysologiques. A l'échelle globale, le microphytoplancton, et plus particulièrement les diatomées, sont responsables des augmentations de biomasse et se trouvent associées aux fortes [Chl $a$ ] (*e.g.* Longhurst, 1998 ; chapitre I). Ces efflorescences ont lieu lorsque les conditions les plus favorables pour la croissance sont réunies (*i.e.* éclaircissement adapté, début de stratification, disponibilité des nutriments). Au contraire, le picophytoplancton est majoritaire dans des milieux plus "hostiles", caractérisés par de fortes intensités lumineuses (pouvant entraîner des dommages cellulaires), et limités par les nutriments jusqu'à des profondeurs atteignant 150–200 m (*e.g.* tourbillon subtropical du Pacifique Sud ; Longhurst, 1998).

La question de "l'œuf ou la poule ?" : Les fortes valeurs de  $P_{max}^B$  et de  $\Phi_{cmax}$  spécifiques des diatomées, sont-elles dues aux conditions favorables à la croissance dans lesquelles elles se trouvent préférentiellement, ou correspondent-elles réellement à des propriétés intrinsèques de ces organismes ? Cette seconde hypothèse semble contradictoire avec le faible rapport surface/volume des grandes cellules, leur conférant des capacités d'absorption lumineuse et d'assimilation des nutriments inférieures à celles des petites cellules (*e.g.* Malone, 1980 et références citées). Néanmoins, les diatomées, parmi d'autres organismes, possèdent une vacuole leur permettant de stocker de fortes concentrations en nutriment, qui pourront être utilisées ultérieurement. Ce mécanisme pourrait en partie compenser les inconvénients dus à leur grande taille, en leur attribuant un avantage pour se développer dans des milieux instables (*e.g.* Malone, 1980 ; Falkowski *et al.*, 2004). Dès lors, notre seconde hypothèse semble réaliste. Dans de récents travaux, Cermeño *et al.* (2005b) ont

d'ailleurs identifié des mécanismes photochimiques, potentiellement responsables d'un  $P_{\max}^B$  supérieur dans le cas des diatomées que dans celui des autres groupes de phytoplancton.

**Un compromis efficace entre absorption et fixation de carbone pour le nanophytoplancton ?**

Les résultats de l'approche taxinomique ont révélé une valeur de  $\alpha^B$  plus élevée dans le cas du nanophytoplancton que dans celui des autres groupes<sup>14</sup>. Ce résultat suggère que le nanophytoplancton constitue le groupe le plus efficace, lorsque la photosynthèse est limitée par l'éclairement (*i.e.* au-delà de la couche superficielle dans la colonne d'eau, ou lorsque le mélange vertical contrôle la photosynthèse). Cette caractéristique peut s'expliquer par un compromis entre :

- ✓ Une efficacité d'absorption lumineuse par unité de Chl $a$  (représentée par  $\bar{\alpha}^*$ ) plus forte que celle du microphytoplancton, grâce un package effect réduit, et plus efficace que celle du picophytoplancton, grâce à un pool de pigments photosynthétiques plus important.
- ✓ Un rendement quantique de fixation de carbone intermédiaire entre celui du microphytoplancton et celui du picophytoplancton.

Cette caractéristique peut aussi être liée à la nature ubiquiste du nanophytoplancton, présent en "toile de fond" dans l'assemblage phytoplanctonique (cf. chapitre I). Dans ce cas, cette propriété ne serait pas spécifique à un organisme particulier, mais résulterait de la combinaison des propriétés photophysologiques des différents organismes constituant le nanophytoplancton.

### **VII.3. Variabilité verticale des paramètres photophysologiques**

Les profils des paramètres photophysologiques émergents de l'approche trophique présentent une hétérogénéité verticale particulièrement marquée en situation stratifiée oligotrophe. Cette tendance s'atténue en situation mésotrophe et tend à disparaître en régime stratifié eutrophe et mélangé. Ces résultats sont en accord avec ceux de l'approche taxinomique, mettant en évidence des paramètres photophysologiques variables selon la profondeur considérée dans le cas du picophytoplancton, et relativement stables dans le cas du micro- et du nanophytoplancton. L'ensemble de ces résultats est tout à fait cohérent avec ceux d'études antérieures en laboratoire (*e.g.* revue de MacIntyre *et al.*, 2002), ou sur le terrain dans des régions océaniques diverses, telles que des systèmes stratifiés oligotrophes (*e.g.* Babin *et al.*, 1996 ; Bouman *et al.*, 2000a), mésotrophes (*e.g.* Lindley *et al.*, 1995 ; Babin *et*

---

<sup>14</sup> Ce résultat intéressant doit néanmoins être interprété avec précaution en raison de la dépendance de  $\alpha^B$  aux conditions d'éclairements.

*al.*, 1996), eutrophes (*e.g.* Babin *et al.*, 1996 ; Moran et Estrada, 2001), ou encore des régions où le mélange vertical est intense (*e.g.* Marañon et Holligan, 1999). En effet, dans les environnements eutrophes et/ou mélangés, le mélange vertical dans la colonne d'eau est plus rapide que les processus de photoacclimatation, conduisant à une répartition pratiquement homogène des propriétés photophysologiques (Cullen et Lewis, 1988).

La forte variabilité verticale associée au régime stratifié oligotrophe est directement liée à la photoacclimatation des cellules au champ d'éclairement, caractéristique de ces zones (*e.g.* Platt *et al.*, 1980 ; Babin *et al.*, 1996 ; Bouman *et al.*, 2000a). Par exemple, les fortes valeurs de  $\Phi_{\text{cmax}}$  rencontrées en profondeur sont généralement attribuées à la fraction réduite des pigments non photosynthétiques (*e.g.* Babin *et al.*, 1996 ; Marra *et al.*, 2000 ; Bouman *et al.*, 2000a ; Lorenzo *et al.*, 2004). Ces valeurs impliquent qu'une grande part de la lumière absorbée en profondeur est canalisée pour la photosynthèse (l'influence possible des nutriments, secondaire par rapport à celle de l'éclairement, a déjà été évoquée dans la section IV.2). Cette variabilité verticale est également marquée dans le cas du paramètre  $E_k$ , ce qui est cohérent avec sa nature d'indice de photosaturation (*e.g.* Sakshaug *et al.*, 1997). L'ACP (cf. section IV.2) avait d'ailleurs révélé des corrélations fortement significatives entre  $E_k$  et les indices NPP et  $z/Z_{\text{eu}}$ , en accord avec les résultats d'études menées dans des régions stratifiées oligotrophes (*e.g.* Babin *et al.*, 1996, Bouman *et al.*, 2000a). Dans de tels systèmes, les forts éclaircissements de surface induisent une augmentation de la proportion des pigments photoprotectants, donnant lieu à des valeurs de  $E_k$  et de NPP simultanément élevées.

La valeur de  $E_{k,\text{pico}}$  obtenue pour l'ensemble de la colonne d'eau (v1) apparaît très faible pour ce groupe phytoplanctonique, typique des systèmes stratifiés oligotrophes. Elle est plutôt caractéristique d'une population adaptée à de faibles éclaircissements (*e.g.* Bouman *et al.*, 2000a ; Saggiomo *et al.*, 2002). L'utilisation de paramètres distincts pour les couches de surface et de subsurface, conjointement aux critères pigmentaires caractérisant les écotypes picophytoplanctoniques HL et LL, a permis d'améliorer significativement les résultats. Nous avons ainsi intégré à l'approche taxinomique la variabilité des propriétés photophysologiques avec l'éclairement relatif disponible dans la colonne d'eau, pouvant être critique pour l'application aux tourbillons subtropicaux oligotrophes.

## VIII. CONCLUSION DU CHAPITRE ET PERSPECTIVES

### VIII.1. Synthèse des résultats

Les **approches trophique** et **taxinomique** ont mis en évidence des résultats **concordants**. Les paramètres  $P_{\max}^B$  et  $\Phi_{\max}$  présentent des valeurs **plus élevées** dans le cas du **microphytoplancton (principalement les diatomées)** et des **systèmes eutrophes, dominés par ce groupe**, que dans le cas du picophytoplancton et de systèmes stratifiés oligotrophes.

Nos résultats ont aussi montré l'importance de la **composante verticale** sur la **réponse photophysologique** du phytoplancton dans le cas des **systèmes** de type **tourbillon subtropical oligotrophe** et du **picophytoplancton**. Dans ces environnements où la biomasse algale est très faible et l'éclairement de surface généralement très fort, la variabilité verticale prend le pas sur la variabilité horizontale, liée au statut trophique et/ou à la composition taxinomique. En d'autres termes, dans ces systèmes, peu importe la biomasse algale et les taxa présents, le régime lumineux contrôle la réponse photophysologique du phytoplancton.

### VIII.2. Applicabilité des approches trophique et taxinomique dans les modèles de production primaire

Les **approches trophique** et **taxinomique** laissent entrevoir une **alternative possible** à la **paramétrisation**, à l'échelle **globale**, des **propriétés photophysologiques** du phytoplancton, généralement basées sur des facteurs abiotiques aux influences difficilement paramétrisables. Selon ces approches, les paramètres photophysologiques pourront être estimés à l'aide du statut trophique du milieu, ou de la composition de l'assemblage phytoplanctonique, accessible à de grandes échelles grâce à l'imagerie satellitale. Notre étude constitue une première tentative dans cette direction. De plus, elle propose un **jeu préliminaire de paramètres photophysologiques**, *a priori* représentatif de l'**océan mondial**.

#### Approche trophique vs approche taxinomique

L'**approche trophique** présente l'avantage de prendre en compte la **variabilité verticale** de la réponse photophysologique du phytoplancton quel que soit le système considéré. En parallèle, l'**approche taxinomique** présente l'avantage incontestable de fournir des **paramètres photophysologiques spécifiques** de chacun des trois groupes phytoplanctoniques et de tenir compte de la **variabilité verticale de la réponse photophysologique du picophytoplancton**, critique dans le cas de systèmes stratifiés

oligotrophes. Intégrée à un modèle de production primaire, et combinée aux outils développés dans le chapitre I, cette approche permettra de proposer de premières estimations des taux de production primaire spécifique des différents groupes de phytoplancton.

### **VIII.3. Perspectives à l'aide d'une base de données enrichie**

Un certain nombre de régions océaniques sont absentes des jeux de données utilisés dans notre étude, en particulier les zones polaires. Il serait indispensable de les prendre en compte afin d'évaluer l'applicabilité de nos résultats à l'ensemble de l'océan mondial. D'autre part, la grande variabilité des paramètres photophysologiques (en particulier de  $P_{\max}^B$ ) a été évoquée dans ce chapitre. Il serait intéressant d'enrichir la base de données PvsE à l'aide de mesures collectées dans des régions parfois considérées comme atypiques, telles que la Mer d'Arabie, qui présenterait des conditions environnementales (Bouman *et al.*, 2005) et une productivité phytoplanctonique (Barber *et al.*, 2001) singulières, ou la Mer de Ross (voir chapitre I).

Enrichir la bdd PvsE permettrait également d'améliorer l'approche trophique comme l'approche taxinomique. Le nombre de classes trophiques utilisées dans la première approche mérite incontestablement d'être augmenté. Cela permettrait (i) de confirmer (ou d'infirmier) l'évolution régulière des paramètres photophysologiques en fonction du statut trophique ; (ii) d'étendre la gamme de valeurs des paramètres et (iii) d'améliorer la paramétrisation proposée pour les eaux mélangées. Concernant l'approche taxinomique, il serait intéressant d'appliquer l'analyse en régression multiple aux différents niveaux de profondeur (*e.g.* 0–1.5  $Z_{eu}$ , avec un pas de 0.1), et pour les trois groupes phytoplanctoniques étudiés. Cette analyse n'a pas pu être effectuée dans le cadre de ce travail car le nombre d'échantillons disponibles à chaque niveau de profondeur n'était pas suffisant pour assurer des résultats robustes.

## *Chapitre III*

---

**Exemple d'application à la couleur de l'océan :  
Production primaire totale et spécifique de trois groupes  
phytoplanctoniques dans l'océan mondial**

## *Sommaire du chapitre*

---

|             |  |            |
|-------------|--|------------|
| <b>I.</b>   | <b>Introduction .....</b>  | <b>115</b> |
| <b>II.</b>  | <b>Méthode et données .....</b>  | <b>118</b> |
| II.1.       | Modélisation de la production primaire .....   | 118        |
| II.2.       | Choix des paramètres photophysologiques .....  | 121        |
| II.2.1.     | Fonction $f(x)$ .....  | 121        |
| II.2.2.     | Paramètres photophysologiques standard .....   | 122        |
| II.2.3.     | Paramètres photophysologiques dérivés des approches trophique et taxinomique ..  | 122        |
| II.3.       | Modélisation de l'éclairement à la surface et dans la colonne d'eau.....   | 123        |
| II.4.       | Etapas de calcul de la production primaire .....   | 124        |
| <b>III.</b> | <b>Etude de cas tests .....</b>  | <b>127</b> |
| III.1.      | Situation oligotrophe tropicale .....  | 127        |
| III.2.      | Situation eutrophe de hautes latitudes .....   | 131        |
| III.3.      | Conclusion de l'étude des cas tests.....   | 134        |
| <b>IV.</b>  | <b>Résultats de l'application à l'océan mondial.....</b>   | <b>135</b> |
| IV.1.       | Production primaire associée à la biomasse phytoplanctonique totale.....   | 135        |
| IV.2.       | Production primaire spécifique des trois groupes phytoplanctoniques.....   | 140        |
| <b>V.</b>   | <b>Discussion.....</b>   | <b>145</b> |
| V.1.        | Contrôle de la production primaire et de la section efficace de photosynthèse : comparaison des résultats issus des différents modèles ..... | 145        |
| V.2.        | Valeurs de la section efficace de photosynthèse dans l'océan mondial.....  | 148        |
| V.2.1.      | Section efficace de photosynthèse associée à la biomasse algale totale .....   | 148        |
| V.2.2.      | Section efficace de photosynthèse spécifique des trois groupes de phytoplancton ...  | 149        |
| V.3.        | Bilans annuels de production primaire .....  | 151        |
| V.3.1.      | Production primaire associée à la biomasse algale totale .....   | 151        |
| V.3.2.      | Production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton .....  | 152        |
| <b>VI.</b>  | <b>Conclusion et perspectives.....</b>   | <b>157</b> |

## I. INTRODUCTION

Les modèles bio-optiques de production primaire, développés en vue d'estimer la production primaire marine,  $P$  ( $\text{g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ), sont de la forme générique suivante :

$$P = \text{PAR} [\text{Chl}a] a^* 12 \Phi_C \quad \text{Eq. (III.1)}$$

où PAR ( $\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) représente l'éclairement disponible pour la photosynthèse,  $[\text{Chl}a]$  ( $\text{mg m}^{-3}$ ) la concentration en Chl $a$ ,  $a^*$  [ $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ ] le coefficient d'absorption spécifique du phytoplancton et  $\Phi_C$  [ $\text{mol C} (\text{mol quanta})^{-1}$ ] le rendement quantique de fixation de carbone (le facteur 12 permet la conversion des moles en grammes de carbone).

Les paramètres photophysologiques  $a^*$  et  $\Phi_C$ , représentés dans l'Eq. (III.1), décrivent la façon dont l'éclairement disponible dans le milieu est utilisé par le phytoplancton pour réaliser la production primaire. Certains de ces paramètres photophysologiques sont souvent estimés par l'intermédiaire de relations basées sur la connaissance d'un (ou plusieurs) facteur environnemental accessible par télédétection, tel que la température (Antoine *et al.*, 1996 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997b). Dans le chapitre précédent, nous avons proposé deux approches alternatives à ces relations prédictives, qui nous ont permis de sélectionner deux jeux de paramètres photophysologiques, *a priori* représentatifs de l'océan mondial. Dans le présent chapitre, nous allons évaluer l'applicabilité des paramètres précédemment proposés. Pour ce faire, nous allons réaliser une **analyse de sensibilité** du modèle de production primaire de Morel (1991), vis-à-vis du jeu de **paramètres photophysologiques** choisi. Dans la mesure où la production primaire marine globale "vraie" n'est pas connue (mais simplement estimée), les résultats des différentes simulations seront comparés aux résultats obtenus à l'aide du jeu de **paramètres photophysologiques standard** du modèle ; ces résultats nous serviront ainsi de **référence**, nous permettant d'**évaluer** et de **discuter nos propres résultats**.

### *Production primaire et structure des communautés phytoplanctoniques*

Les modèles de production primaire actuels permettent d'estimer la production réalisée par la biomasse algale totale, mais ne tiennent pas compte de la structure de cette biomasse. Les outils développés dans ce travail permettent, d'une part, d'évaluer la contribution (et la distribution verticale) de trois groupes phytoplanctoniques à la biomasse algale totale, à partir de données de couleur de l'océan (cf. chapitre I) et, d'autre part, de

sélectionner des paramètres photophysologiques spécifiques de chacun de ces groupes (cf. chapitre II). Aussi, l'utilisation combinée de ces résultats dans le modèle de production primaire de Morel (1991) nous a permis de proposer, dans ce chapitre, de **premières estimations** de la **production primaire spécifique** de chacun des groupes de phytoplancton étudiés.

**Efficacité photosynthétique du phytoplancton**

L'Eq. (III.1), appliquée à la couche productive de la colonne d'eau, peut être réécrite sous la forme compacte suivante (Morel, 1978 ; Morel, 1991) :

$$\langle P \rangle = \text{PAR}(0^+) \langle \text{Chla} \rangle \Psi^* / J_C \quad \text{Eq. (III.2)}$$

D'après cette équation, la production primaire réalisée dans la couche productive (comprise entre la surface et  $1.5 Z_{\text{eu}}$ ),  $\langle P \rangle$  ( $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), est proportionnelle à l'éclairement incident disponible pour la photosynthèse juste au dessus de la surface de l'océan,  $\text{PAR}(0^+)$ , à la biomasse algale présente,  $\langle \text{Chla} \rangle$  ( $\text{mg m}^{-2}$ ), et au facteur  $\Psi^*$  [ $\text{m}^2 (\text{g Chla})^{-1}$ ]. Ce facteur représente la **section efficace de photosynthèse**, par unité de Chla, et pour la colonne d'eau considérée ;  $J_C$  est l'équivalent énergétique du carbone fixé par photosynthèse [ $39 \text{ kJ} (\text{g C})^{-1}$ ].

Par analogie avec l'Eq. (III.1), il apparaît que  $\Psi^*$  **combine les deux paramètres photophysologiques  $a^*$  et  $\Phi_C$** , prenant ainsi en compte les deux processus de base de la photosynthèse : (i) l'absorption de l'énergie lumineuse par le phytoplancton et (ii) la conversion de cette énergie collectée en énergie chimique, stockée sous forme de carbone organique par la biomasse algale.  $\Psi^*$  est en fait une autre formulation de l'index d'utilisation de la lumière proposé par Falkowski (1981),  $\Psi$  [ $\text{g C} (\text{g Chla})^{-1} \text{ mol quanta m}^{-2}$ ], qui correspond, à un facteur près, au coefficient d'efficacité photosynthétique  $\alpha$ , pour l'ensemble de la colonne d'eau et pour une journée donnée (Platt, 1986). Ainsi,  $\Psi^*$  fournit une **information synthétique** de l'efficacité de conversion de l'énergie lumineuse disponible, en énergie chimique par la biomasse algale. Nous utiliserons donc cet indice pour étudier **l'efficacité photosynthétique** du phytoplancton, à l'échelle globale, qu'il s'agisse de la **biomasse algale totale**, ou des **différents groupes** qui la composent.

En résumé, les objectifs que nous nous sommes fixés dans le cadre de ce chapitre sont les suivants :

- ✓ Effectuer une analyse de sensibilité du modèle de production primaire de Morel (1991), en comparant les résultats obtenus à l'aide des paramètres photophysologiques proposés dans le chapitre II, avec ceux obtenus à l'aide des paramètres standard du modèle de Morel (1991).

✓ Proposer de premières estimations de la production primaire spécifique de chacun des groupes phytoplanctoniques dans l'océan mondial et comparer leurs efficacités photosynthétiques respectives ( $\Psi^*$ ).

## II. METHODE ET DONNEES

### II.1. Modélisation de la production primaire

Le taux de fixation de carbone est calculé ici à l'aide du modèle de production primaire de Morel (1991). Ce dernier est basé sur l'équation du taux de croissance instantanée (Bannister, 1974 ; Kiefer et Mitchell, 1983), exprimé pour un éclairement monochromatique de longueur d'onde  $\lambda$  :

$$P = \text{PAR}(z,t,\lambda) \text{ Chl}a(z,t) a^*(z,t,\lambda) 12 \Phi_c(z,t,\lambda) \quad \text{Eq. (III.3)}$$

Notons que cette équation n'est autre qu'une formulation détaillée de l'Eq. (III.1). La production primaire journalière réalisée dans la colonne d'eau (exprimée en  $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) peut être calculée en intégrant l'Eq. (III.3) selon la longueur d'onde, la profondeur et le temps. Pour ce faire, certaines hypothèses simplificatrices doivent être posées :

- ✓ La dépendance temporelle de Chl*a*,  $a^*$  et  $\Phi_c$  est abandonnée.
- ✓ A une profondeur donnée, le spectre d'absorption  $a^*(\lambda)$  peut être exprimé selon le produit  $a^*_{\text{max}} A^*(\lambda)$ , où  $A^*(\lambda)$  est une fonction sans dimension, caractérisant la forme du spectre d'absorption du phytoplancton, tandis que  $a^*_{\text{max}}$  contrôle son amplitude. Cette expression de l'absorption a permis l'introduction du concept de PUR<sup>1</sup> (Morel, 1991), qui correspond à l'éclairement utilisable pour la photosynthèse :

$$\text{PUR}(z, t) = \int_{400}^{700} \text{PAR}(z, t, \lambda) A^*(z) d\lambda \quad \text{Eq. (III.4)}$$

L'éclairement réellement absorbé par le phytoplancton pour la photosynthèse, à une profondeur donnée, pourra alors être représenté par le produit :  $a^*_{\text{max}} \text{PUR}(z) \text{ Chl}a(z)$ .

- ✓ Le spectre d'action de la photosynthèse est considéré identique à celui de l'absorption phytoplanctonique, si bien que la dépendance spectrale de  $\Phi_c$  est abandonnée. Il peut alors être exprimé en fonction de sa valeur maximale,  $\Phi_{c\text{max}}$ , atteinte aux très faibles éclaircements, selon le produit :

$$\Phi_c = \Phi_{c\text{max}} f(x) \quad \text{Eq. (III.5)}$$

où la fonction  $f(x)$  décrit les variations du rendement quantique de croissance en fonction de l'éclairement sans dimension  $x$  :

<sup>1</sup> PUR : Photosynthetically Usable Radiation en anglais

$$x = \text{PUR} / \text{KPUR} \quad \text{Eq. (III.6)}$$

Le paramètre KPUR correspond en fait au paramètre de photosaturation  $E_k$  de la courbe P vs E, lorsque le taux de fixation de carbone est exprimé en fonction du PUR et non plus en fonction du PAR, comme c'est le cas habituellement (Figure III-1 ; Morel *et al.*, 1996). Ainsi, la courbe P vs E est décrite par la fonction  $f(x)$  dans l'intervalle  $[0 ; 1]$  ;  $f(x)$  atteint sa valeur maximale lorsque l'éclairement  $x$  tend vers 0, décroît de façon monotone lorsque  $x$  augmente, puis tend vers 0 lorsque  $x$  tend vers l'infini.  $f(x)$  peut être décrite selon différentes formulations, dont celle de Platt *et al.* (1980), qui a été choisie dans cette étude :

$$f(x) = x^{-1} (1 - e^{-x}) e^{-\beta} \quad \text{Eq. (III.7)}$$

Dans cette équation, le paramètre  $\beta$  prend en compte l'inhibition de la fixation de carbone aux forts éclaircements (photoinhibition).

L'évolution du taux de fixation de carbone normalisé par la biomasse algale,  $P^B$ , en fonction du PUR est gouvernée par le produit<sup>2</sup> sans dimension  $[x f(x)]$ , tandis que son amplitude est contrôlée par les paramètres photophysologiques  $a^*_{\text{max}}$ ,  $\Phi_{\text{cmax}}$  et KPUR :

$$P^B = \text{KPUR } a^*_{\text{max}} \Phi_{\text{cmax}} [x f(x)] = \text{KPUR } \alpha^B [x f(x)] \quad \text{Eq. (III.8)}$$

où  $\alpha^B$  est la pente de la courbe P vs E lorsque celle-ci est exprimée en fonction du PUR (et non du PAR ; Figure III-1). D'après cette équation, le taux maximal de fixation de carbone de la courbe P vs E,  $P^B_{\text{max}}$ , peut s'écrire de la manière suivante :

$$P^B_{\text{max}} = \text{KPUR } a^*_{\text{max}} \Phi_{\text{cmax}} [x f(x)]_{\text{max}} \quad \text{Eq. (III.9)}$$

<sup>2</sup> Le produit  $[x f(x)]$  présente un maximum lorsque  $x$  varie de 0 à  $\infty$ . En utilisant la formulation de Platt (1980), ce maximum est de 0.945 (à  $x = 4.615$ ) si  $\beta = 0.001$  et de 1 (à  $x = \infty$ ) si  $\beta = 0$ .

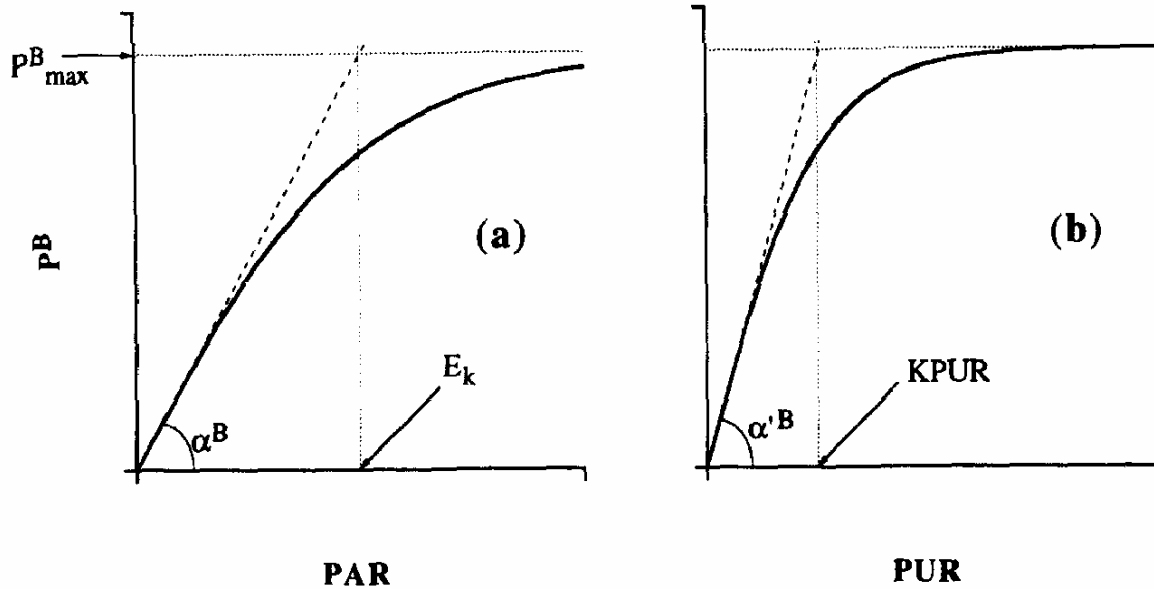


Figure III-1 : Courbe idéalisée du taux de fixation de carbone en fonction de l'éclairement disponible, PAR (a) et de l'éclairement utilisable, PUR (b) pour la photosynthèse et paramètres associés. Extrait de Morel *et al.* (1996).

Calcul des paramètres photophysologiques du modèle

Grâce à l'introduction du concept de PUR, des paramètres photophysologiques indépendants de l'éclairement disponible pour la photosynthèse,  $KPUR$  et  $\alpha'^B$ , peuvent être calculés à partir des paramètres expérimentaux d'après les relations suivantes (Morel *et al.*, 1996) :

$$KPUR = E_k \frac{\bar{a}^*}{a^*_{max}} \quad \text{Eq. (III.10)}$$

$$\alpha'^B = a^*_{max} 12 \Phi_{cmax} \quad \text{Eq. (III.11)}$$

où  $\bar{a}^*$  est le coefficient d'absorption moyen spécifique du phytoplancton, explicité dans le chapitre précédent ;  $a^*$  est requis en plus des paramètres de courbes  $P$  vs  $E$ .

En résumé, le calcul de la production primaire à l'aide du modèle de Morel (1991) nécessite la sélection de fonctions et de paramètres caractérisant la réponse photophysologique du phytoplancton. Il s'agit des fonctions  $f(x)$  (et le paramètre  $\beta$ ) et  $A^*(\lambda)$ , ainsi que des paramètres  $KPUR$  et  $\alpha'^B$  ( $P^B_{max}$  étant dérivé des deux paramètres précédents).

**Equation finale du calcul de production primaire**

D'après l'Eq. (III.3), les termes décrits ci-dessus peuvent être rassemblés pour calculer le taux de fixation de carbone réalisée au cours d'une journée dans la colonne d'eau [ $\langle P \rangle$ , g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>], comme suit :

$$\langle P \rangle = \alpha^B \int_0^D \int_0^L \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PUR}(\lambda, z, t) \text{Chl}a(z) f[x(z, t)] d\lambda dz dt \quad \text{Eq. (III.12)}$$

Dans cette équation, D représente la limite inférieure de la couche productive (*i.e.* 1.5 Z<sub>eu</sub>), L représente la durée du jour, et  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont les limites du domaine spectral de la photosynthèse (en général 400 et 700 nm). A une profondeur et un instant donnés, l'éclairement adimensionnel x peut s'écrire :

$$x(z, t) = K \text{PUR}^{-1} \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PUR}(\lambda, z, t) d\lambda \quad \text{Eq. (III.13)}$$

**Calcul de la section efficace de photosynthèse de la couche productive**

D'après l'Eq. (III.2), la section efficace de photosynthèse de la couche productive,  $\Psi^*$ , peut être calculée de la manière suivante :

$$\Psi^* = \langle P \rangle J_C / \text{PAR}(0^+) \langle \text{Chl}a \rangle \quad \text{Eq. (III.14)}$$

où la production primaire journalière réalisée dans la colonne d'eau,  $\langle P \rangle$ , est déterminée selon l'Eq. (III.12). Ainsi,  $\Psi^*$  est un **produit dérivé** du modèle de Morel (1991).

**II.2. Choix des paramètres photophysologiques**

Les paramètres photophysologiques requis pour le calcul de la production primaire ont été sélectionnés parmi les paramètres standard du modèle (voir ci-dessous), ou déterminés à l'aide des Eq. (III.9), Eq. (III.10) et Eq. (III.11), à partir des paramètres photophysologiques proposés dans le chapitre II (*i.e.* paramètres découlant des approches trophique et taxinomique).

**II.2.1. Fonction f(x)**

Comme mentionné plus haut, nous avons utilisé la formulation de Platt *et al.* (1980 [*i.e.* Eq. (III.7)], assortie d'une valeur  $\beta$  de 0.01, pour toutes les simulations effectuées dans cette étude. Ce choix a été motivé par deux raisons principales : (i) cette formulation est cohérente avec celle utilisée pour déterminer les paramètres de courbes P vs E dans le chapitre II ; (ii) cette combinaison (*i.e.* formulation et valeur de  $\beta$ ) a été sélectionnée comme la plus plausible par Morel (1991) et Antoine et Morel (1996), pour la version standard du modèle.

Notons toutefois que le choix de  $f(x)$  et de  $\beta$  n'a pas d'incidence majeure sur les estimations de production primaire globale (cf. Antoine et Morel, 1996).

### II.2.2. Paramètres photophysologiques standard

Les paramètres standard sont ceux définis par Morel *et al.* (1996), puis évalués par Antoine et Morel (1996) (*i.e.* paramètres modifiés par rapport à ceux utilisés dans Morel, 1991). Ils sont récapitulés dans la Table III-1.

**Table III-1 : Paramètres standard affectant la réponse photophysologique du phytoplancton dans le modèle de production primaire, d'après Morel *et al.* (1996).**

| Paramètres                                 | Valeurs   |
|--|---|
| $\alpha'^B$                                | 16 g C (g Chl $a$ ) <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> (mol quanta m <sup>-2</sup> ) <sup>-1</sup> |
| $\Phi_{cmax}$                              | 0.07 mol C (mol quanta) <sup>-1</sup>   |
| $A^*(\lambda)$                             | Voir Annexe 4 (Figure 4.1)  |
| KPUR(20°)                                  | 80 $\mu$ mol quanta m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>   |
| $P_{max}^B$ (dérivé des autres paramètres) | 4.35 g C (g Chl $a$ ) <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>   |

KPUR varie en fonction de la température, selon un  $Q_{10}^3$  de 1.88, tel que l'a suggéré Eppley (1972) :

$$KPUR(T) = KPUR(20^\circ) 1.065^{(T-20^\circ)} \quad \text{Eq. (III.15)}$$

Notons que dans cette version standard,  $\alpha'^B$  (soit le produit  $a^*_{max} \Phi_{cmax}$ ) est constant. En conséquence, le taux maximal de fixation de carbone,  $P_{max}^B$ , est contrôlé uniquement par KPUR [cf. Eq. (III.9)] et par ses variations en fonction de la température.

### II.2.3. Paramètres photophysologiques dérivés des approches trophique et taxinomique

#### Approche trophique

Les profils verticaux de  $a^*_{max}$ ,  $\bar{a}^*$ ,  $E_k$ ,  $\alpha^B$  et  $\Phi_{cmax}$ , émergeant de l'approche trophique (cf. chapitre II), sont utilisés dans les Eq. (III.9), Eq. (III.10) et Eq. (III.11) pour générer des profils verticaux de KPUR,  $\alpha'^B$  et  $P_{max}^B$  (voir Annexe 4, Figure 4.2). Ainsi, à chacune des trois classes trophiques définies pour le régime stratifié (cf. chapitre II) correspond un profil vertical unique pour chacun des paramètres photophysologiques. Afin d'obtenir une

<sup>3</sup> Le  $Q_{10}$  est selon la loi de Van't Hoff défini en écologie comme le rapport des valeurs d'un paramètre physiologique mesuré à deux températures présentant un écart de 10°C (Barbault, 1992).

évolution continue de ces paramètres en fonction du statut trophique, une interpolation linéaire est réalisée entre les profils des différentes classes trophiques, à chaque niveau de profondeur  $z/Z_{eu}$  ( $0-1.5 Z_{eu}$ , avec un pas de 0.1). Dans cette approche, nous avons utilisé la fonction  $A^*(\lambda)$  standard (Morel, 1991).

### Approche taxinomique

De la même manière que pour l'approche trophique, les paramètres émergents de l'approche taxinomique (cf. chapitre II) ont été utilisés pour dériver des paramètres KPUR,  $\alpha^B$  et  $P_{max}^B$ , spécifiques du micro-, du nano- et du picophytoplancton (Annexe 4, Figure 4.2). Des fonctions  $A^*(\lambda)$  spécifiques des différents groupes ont aussi été calculées à partir des spectres spécifiques  $a^*_{sp}(\lambda)$  et des coefficients d'absorption maximum  $a^*_{sp,max}$  proposés dans le chapitre précédent (Annexe 4, Figure 4.1). Dans le cas particulier du picophytoplancton, deux types de paramètres ont été calculés :

- ✓ Des paramètres dérivés des paramètres spécifiques du picophytoplancton moyens pour la colonne d'eau.
- ✓ Des paramètres calculés à partir des paramètres associés à la couche de surface (*i.e.* paramètres spécifiques du picophytoplancton HL) et des paramètres associés à la couche de subsurface (*i.e.* paramètres spécifiques du picophytoplancton LL).

Par la suite, le jeu de paramètres comprenant les paramètres spécifiques du micro-, du nano- et du picophytoplancton "total" sera désigné jeu de paramètres taxinomique v1 (version 1). De même, le jeu de paramètres comprenant les paramètres spécifiques du micro-, du nano-, du picophytoplancton HL et du picophytoplancton LL sera désigné jeu de paramètres taxinomiques v2 (version 2).

### **II.3. Modélisation de l'éclairement à la surface et dans la colonne d'eau**

Le calcul de la production primaire requiert la modélisation de l'éclairement disponible pour la photosynthèse : le PAR. Cette modélisation est réalisée grâce au segment bio-optique du modèle de Morel (1991) qui comprend, en résumé, les étapes suivantes :

- ✓ L'éclairement juste au dessus de la surface de l'eau,  $PAR(0^+)$ , est modélisé en fonction de la latitude, du jour et des conditions atmosphériques donnés (aérosols, vapeur d'eau, etc.). Le  $PAR(0^+)$  peut aussi être fourni comme paramètre d'entrée du modèle, comme cela était le cas dans cette étude [ $PAR(0^+)$  mesuré par le capteur SeaWiFS].

✓ La transmission du PAR(0<sup>+</sup>) à travers l'interface air-eau est modélisée en tenant compte notamment de la vitesse du vent, dont dépend la pente des vagues, afin de calculer le PAR juste sous la surface de l'eau.

✓ La propagation du PAR dans la colonne d'eau est finalement modélisée en fonction du coefficient spectral d'atténuation diffuse, influencé par les propriétés optiques de l'eau elle-même et de la biomasse chlorophyllienne présente (*i.e.* profil de Chla donné en entrée du modèle) et des produits associés.

#### II.4. Etapes de calcul de la production primaire

Les calculs de production primaire à partir de données de couleur de l'océan se sont déroulés de la manière suivante (voir aussi Figure III-2 pour un organigramme récapitulant les différentes étapes) :

✓ Nous avons utilisé des composites mensuels SeaWiFS de niveau 3 (*i.e.* concentration en Chla, [Chla]<sub>sat</sub>), pour l'année 2000. Afin de limiter le temps de calcul de la production primaire, la taille de ces composites a été réduite. Pour chaque carré de 10 pixels x 10 pixels (ou "macro-pixel"), la valeur moyenne de [Chla]<sub>sat</sub> a été calculée, en ne tenant pas compte des "pixels-nuages" dans le cas où le macro-pixel considéré n'en n'était pas entièrement constitué. A partir de composites de dimensions initiales 4096 pixels x 2048 pixels, nous avons donc obtenu des composites de dimensions 410 x 205 macro-pixels. Les composites mensuels SeaWiFS de PAR(0<sup>+</sup>), utilisés comme paramètre d'entrée du modèle, ont été réduits de la même manière.

✓ Pour chaque macro-pixel, une valeur de [Chla]<sub>sat</sub> est disponible et peut être utilisée comme valeur d'entrée de la paramétrisation proposée dans le chapitre I, permettant ainsi de générer des profils verticaux de [Chla], micro-[Chla], nano-[Chla], pico-[Chla], [Zea] et [TChlb].

✓ A partir des profils verticaux de [Zea] et de [TChlb], des profils verticaux de fraction de picophytoplancton HL et LL sont calculés (cf. chapitre II), puis les profils verticaux de biomasse associée au picophytoplancton HL et au picophytoplancton LL correspondant sont dérivés :

$$\text{picoHL-[Chla]} = f_{\text{picoHL}} \times \text{pico-[Chla]} \quad \text{Eq. (III.16)}$$

$$\text{picoLL-[Chla]} = f_{\text{picoLL}} \times \text{pico-[Chla]} \quad \text{Eq. (III.17)}$$

où  $f_{\text{picoHL}}$  et  $f_{\text{picoLL}}$  sont, respectivement, les fractions de picophytoplancton HL et de picophytoplancton LL, par rapport à la biomasse totale du picophytoplancton ;  $\text{picoHL-[Chl}a\text{]}$  et  $\text{picoLL-[Chl}a\text{]}$  sont les concentrations en Chl*a* associées au picophytoplancton HL et au picophytoplancton LL, respectivement.

✓ Les paramètres photophysologiques sont sélectionnés parmi les jeux de paramètres standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2. Bien que le modèle utilisé soit celui de Morel (1991) pour toutes les simulations effectuées, les termes de modèle standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2 désigneront, respectivement, le modèle de Morel (1991) auquel est appliqué le jeu de paramètres photophysologiques standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2. Afin de simplifier d'avantage l'écriture, les quantités issues de ces simulations porteront également le nom du jeu de paramètres photophysologiques qui aura été sélectionné (*e.g.* le terme "production trophique" désignera la production calculée à l'aide du jeu de paramètres issus de l'approche trophique).

✓ Les champs de  $\text{PAR}(0^+)$  et les profils de  $[\text{Chl}a]$  précédemment générés, ainsi que les paramètres photophysologiques adéquats, sont "injectés" dans le modèle de production primaire. Le segment du modèle qui calcule la propagation du PAR dans la colonne d'eau nécessite certains paramètres physiques. Quelque soit la simulation, nous avons utilisé les paramètres choisis par Antoine et Morel (1996).

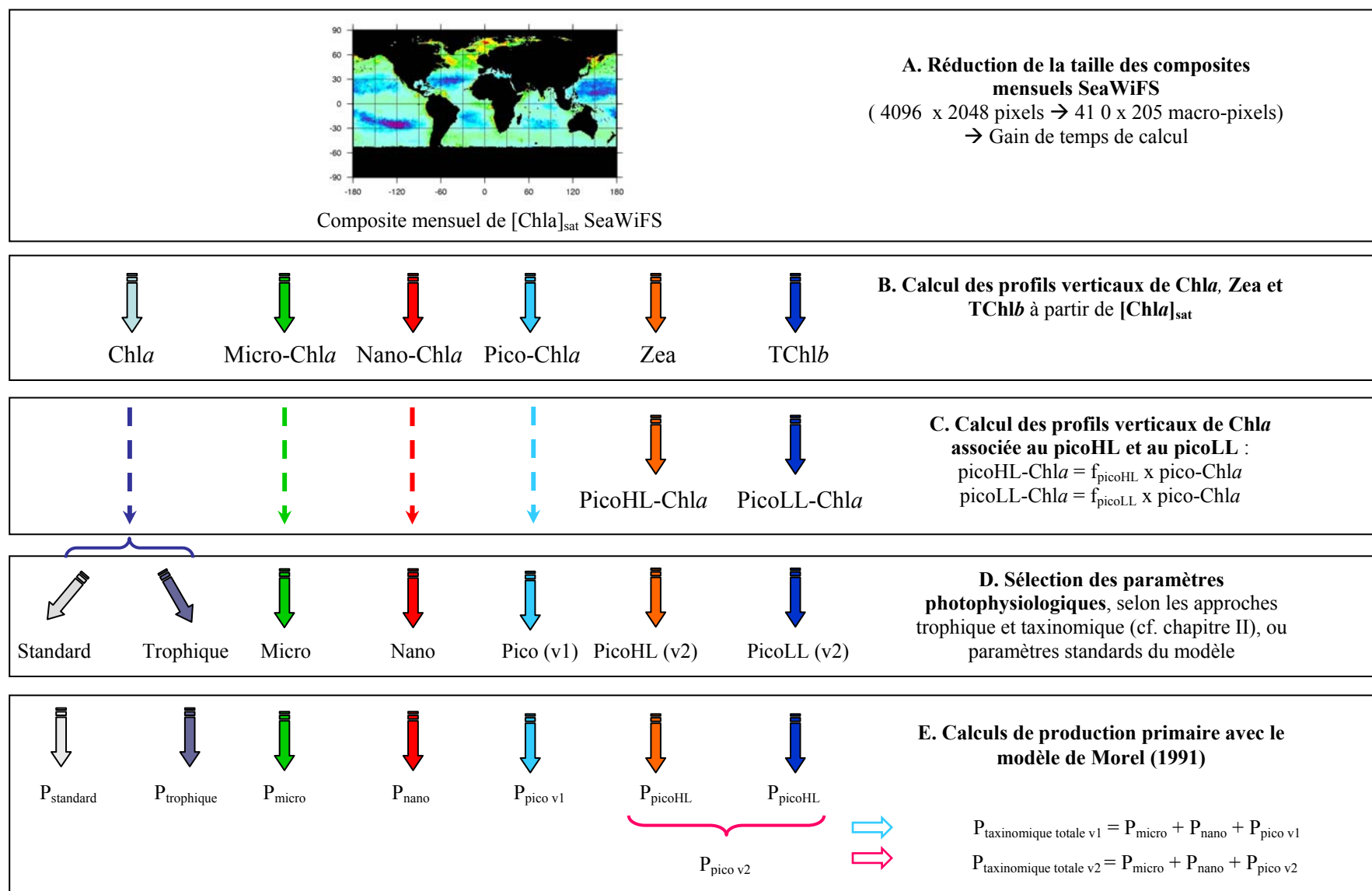


Figure III-2 : Organigramme présentant les différentes étapes du calcul de la production primaire à partir de données de couleur de l'océan.

A l'issue de ces calculs, les taux de fixation de carbone spécifique des différents groupes phytoplanctoniques ( $P_{sp}$ ) peuvent être sommés pour estimer la production primaire totale, ainsi comparable aux productions primaires “standard” et “trophique” également calculées. Les productions primaires totales taxinomique v1 et taxinomique v2 sont calculées comme suit :

$$P_{\text{totale taxinomique v1}} = P_{\text{micro}} + P_{\text{nano}} + P_{\text{pico}} \quad \text{Eq. (III.18)}$$

$$P_{\text{totale taxinomique v2}} = P_{\text{micro}} + P_{\text{nano}} + P_{\text{picoHL}} + P_{\text{picoLL}} \quad \text{Eq. (III.19)}$$

Dans la mesure où les relations proposées dans ce travail ne sont applicables qu'aux eaux du Cas 1, nous avons éliminé, pour toutes les simulations, les pixels correspondant aux eaux côtières (*i.e.* dont la bathymétrie était inférieure à 200 m), aux grands lacs et aux mers intérieures. Nous avons ainsi effectué un “nettoyage” systématique, qui n'aurait pas été suffisamment rigoureux si nous avions utilisé un test discriminant les eaux du cas 1 des eaux du cas 2, peu efficace pour des composites mensuels (D. Antoine, comm. pers.).

### III. ETUDE DE CAS TESTS

Avant d'utiliser le modèle de production primaire à l'échelle de l'océan mondial, nous l'avons appliqué à deux cas tests afin de comparer les performances des différents jeux de paramètres photophysologiques disponibles. Pour cette analyse, nous avons procédé de la façon décrite dans la section II.4, à l'exception des valeurs de  $[Chla]_{sat}$ , remplacées ici par des valeurs arbitrairement choisies de  $[Chla]_{surf}$ .

#### III.1. Situation oligotrophe tropicale

Le premier cas test considéré correspond à un système stratifié oligotrophe, situé au niveau du Tropique du Cancer (latitude =  $23^{\circ}27' N$ ), caractérisé par une  $[Chla]_{surf}$  de  $0.032 \text{ mg m}^{-3}$  et une température de surface de  $24^{\circ}C$ . La date choisie est le 21 juin.

##### *Production primaire réalisée par la biomasse algale totale*

Les Figures III-3 a–c présentent le profil vertical de chlorophylle *a* (totale) ainsi que les profils de  $P_{max}^B$  et de production primaire journalière, correspondant aux modèles standard, trophique et taxinomiques v1 et v2. Les valeurs de  $P_{max}^B$  taxinomiques v1 et v2 représentées ici sont des valeurs “totales”, reconstruites à partir des valeurs spécifiques de chacun des groupes phytoplanctoniques ( $P_{max,sp}^B$ ) et de la contribution relative de ces groupes à la biomasse algale ( $f_{sp}$ ), comme suit :

$$P_{max,taxinomique\ v1}^B = P_{max,micro}^B f_{micro} + P_{max,nano}^B f_{nano} + P_{max,pico}^B f_{pico} \quad \text{Eq. (III.20)}$$

$$P_{max,taxinomique\ v2}^B = P_{max,micro}^B f_{micro} + P_{max,nano}^B f_{nano} + P_{max,picoHL}^B f_{picoHL} + P_{max,picoLL}^B f_{picoLL} \quad \text{Eq. (III.21)}$$

Notons que ces paramètres reconstruits sont donnés à titre indicatif et ne sont en aucun cas utilisés comme paramètres d'entrée du modèle de production primaire. Les taux de fixation de carbone taxinomiques v1 et v2 sont calculés en sommant les taux de fixation de carbone spécifique de chacun des groupes phytoplanctoniques comme expliqué précédemment [cf. Eq. (III.18) et Eq. (III.19)].

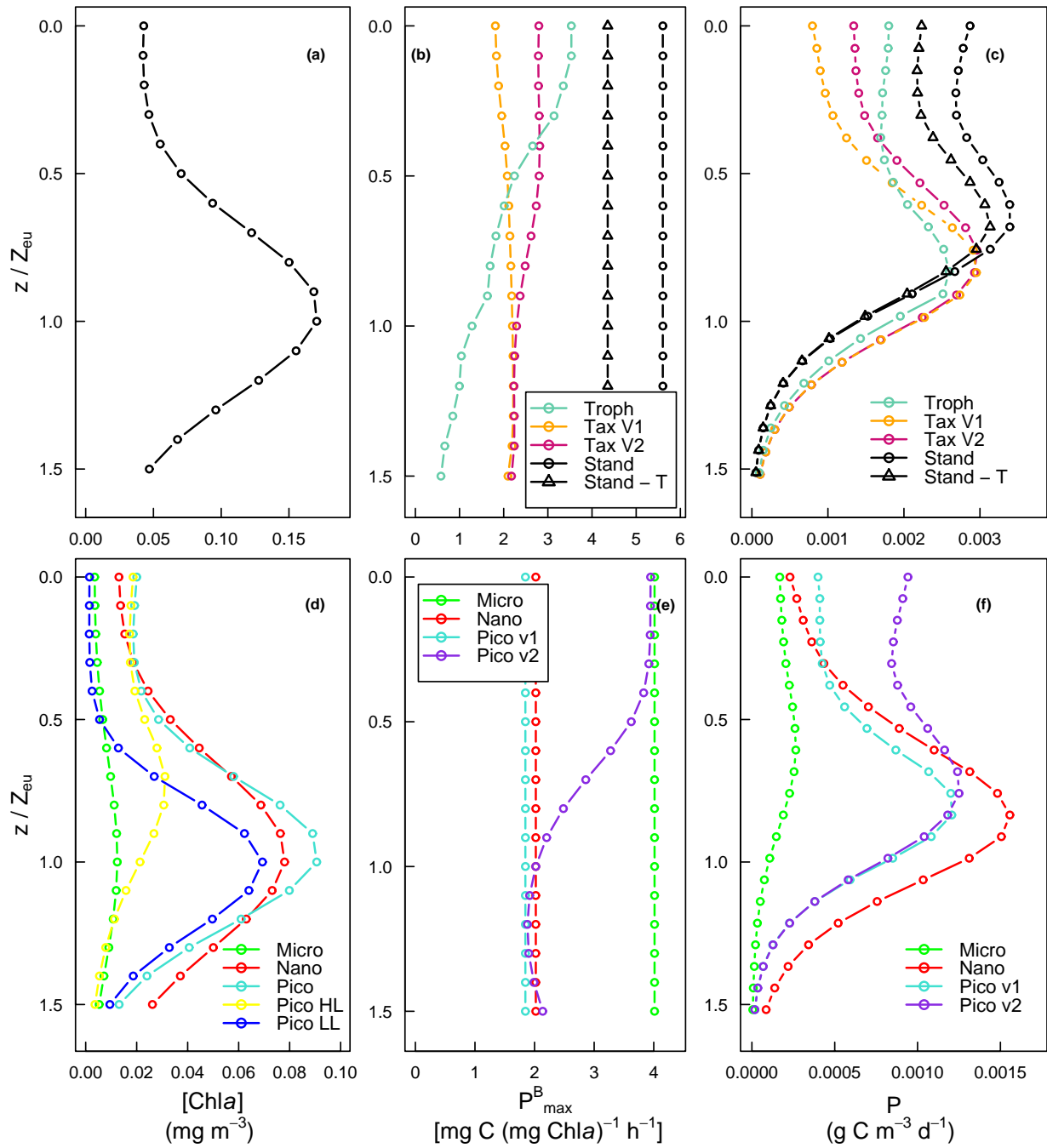


Figure III-3 : Production primaire dans un système oligotrophe tropical (21 juin,  $[Chla]_{surf} = 0.03\ mg\ m^{-3}$ ,  $T = 24^{\circ}C$ , latitude =  $23^{\circ}27\ N$ ). Profils verticaux de  $Chla$ , de  $P_{max}^B$  et de production primaire journalière associés à la biomasse algale totale (a–c) et à chacun des trois groupes phytoplanctoniques (d–f). L’indication “Stand” signifie modèle standard, “Stand - T” signifie modèle standard sans effet de température sur  $KPUR$ , “Troph” signifie trophique et “Tax” signifie taxinomique.

Dans la couche superficielle, l'éclairement utilisable pour la photosynthèse est généralement saturant (*i.e.*  $PUR > KPUR$ ), si bien que la **production primaire est limitée par la valeur de  $P_{max}^B$** . Les taux de fixation de carbone sont donc ordonnés de la même manière que les valeurs de  $P_{max}^B$  (Figures III-3 b et c). La production primaire la plus faible est obtenue avec le modèle taxinomique v1, tandis que la production primaire la plus élevée est obtenue avec le modèle standard. La production primaire taxinomique v2 est supérieure à la production primaire taxinomique v1, du fait de la valeur élevée de  $P_{max}^B$  dans le modèle taxinomique v2 en surface.

Notons que la couche dans laquelle  $PUR$  est supérieur à  $KPUR$  (en moyenne au cours de la journée) varie en fonction du modèle considéré. Dans le cas du modèle standard, la valeur de  $KPUR$  est très supérieure à celle des modèles trophique et taxinomiques v1 et v2. Il faut donc une valeur de  $PUR$  plus élevée pour franchir le seuil de  $KPUR$ . En conséquence, la valeur de  $P_{max}^B$  contrôle la valeur de la production primaire dans une couche plus superficielle dans le cas du modèle standard ( $\approx 0-0.5 Z_{eu}$ ), que dans celui des modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 ( $\approx 0-Z_{eu}$ ). En d'autres termes, plus la valeur de  $KPUR$  est faible, plus elle a d'incidence en profondeur. Si  $KPUR$  est faible,  $P_{max}^B$  l'est aussi. Dans une telle situation (*e.g.* modèle taxinomique v1), le faible seuil de photosaturation  $KPUR$  est rapidement atteint et la valeur de la production devient alors limitée par la valeur de  $P_{max}^B$ , donnant ainsi lieu à de faibles taux de fixation de carbone.

Au delà de la couche superficielle, l'éclairement utilisable pour la photosynthèse est, en moyenne au cours de la journée, inférieur à  $KPUR$ . Dans ce cas, la photosynthèse dépend essentiellement de  $\alpha^B$  (*i.e.* la partie ascendante de la courbe  $P$  vs  $E$ , lorsque cette dernière est exprimée en fonction du  $PUR$ ). Les valeurs de production primaire trophique et taxinomiques v1 et v2 sont supérieures aux valeurs de production standard, en raison des valeurs de  $\alpha^B$  plus élevées pour ces deux premiers modèles.

Dans cette situation oligotrophe tropicale, les valeurs de production primaire journalière réalisée dans la couche euphotique, données par les modèles trophique, taxinomiques v1 et v2 sont inférieures à celles données par le modèle standard, de 28%, 35% et 25%, respectivement (Table III-2). Si l'on considère la couche productive, ces écarts s'amenuisent puisque, au delà de  $0.7 Z_{eu}$ , les valeurs de production données par les modèles trophique, taxinomiques v1 et v2 deviennent supérieures à celles données par le modèle standard ; les valeurs de production primaire calculées à l'aide des modèles trophique et

taxinomiques v1 et v2 sont alors inférieures de 22%, 27 et 18% respectivement, par rapport à celle donnée par le modèle standard.

**Table III-2 : Production primaire journalière ( $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) dans un système oligotrophe tropical. Les valeurs de production totale (standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2) et spécifique des trois groupes phytoplanctoniques (micro-, nano, picophytoplancton v1 et picophytoplancton v2) ont été calculées à l'aide du modèle de Morel (1991) en utilisant les différents jeux de paramètres photophysologiques sélectionnés dans la section II.2. Ces valeurs de production ont été intégrées dans la couche euphotique ( $\langle P \rangle_{0-Z_{eu}}$ ) et dans la couche productive ( $\langle P \rangle_{0-1.5 Z_{eu}}$ ).**

|   | $\langle P \rangle_{0-Z_{eu}} (\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1})$ | $\langle P \rangle_{0-1.5 Z_{eu}} (\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1})$ |
|---|---|---|
| <b><i>Production primaire totale</i></b>  |   |   |
| Standard  | 0.332   | 0.357   |
| Trophique   | 0.238   | 0.276   |
| Taxinomique v1  | 0.215   | 0.260   |
| Taxinomique v2  | 0.248   | 0.293   |
| <b><i>Production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton</i></b> |   |   |
| Microphytoplancton  | 0.024   | 0.026   |
| Nanophytoplancton   | 0.104   | 0.133   |
| Picophytoplancton v1  | 0.087   | 0.101   |
| Picophytoplancton v2  | 0.120   | 0.134   |

**Production primaire spécifique de chacun des trois groupes phytoplanctoniques**

De façon attendue, les taux de fixation de carbone spécifiques des différents groupes phytoplanctoniques dépendent non seulement de la valeur de  $P_{\max}^B$  du groupe considéré, mais aussi de la proportion de ce groupe par rapport à la biomasse totale (Figures III-3 d-f).

Dans la couche superficielle, le microphytoplancton présente, malgré sa forte valeur de  $P_{\max}^B$ , le taux de fixation de carbone le plus faible en raison de sa contribution mineure à la biomasse algale dans l'environnement considéré. Au contraire, le picophytoplancton v2 présente la production primaire la plus forte grâce à la contribution très importante du picophytoplancton HL en surface, ainsi qu'à la valeur élevée du  $P_{\max}^B$  spécifique de ce groupe. Au delà du niveau  $0.6 Z_{eu}$ , la production primaire spécifique du nanophytoplancton devient très supérieure à celle des deux autres groupes, en raison de sa contribution importante à la biomasse, ainsi qu'à sa valeur de  $\alpha^B$ , nettement supérieure à celles des deux autres groupes.

Le microphytoplancton réalise, dans la colonne d'eau, la production primaire journalière la plus faible des trois groupes (cf. Table III-2). La production primaire réalisée par le picophytoplancton v2 est supérieure à celle réalisée par le picophytoplancton v1, de 33% à 38% selon la couche considérée (couche productive ou couche euphotique, respectivement). Aussi, la production primaire spécifique du picophytoplancton v2 est presque quelque peu supérieure à celle du nanophytoplancton dans la couche euphotique ( $0.120 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  et  $0.104 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  pour le pico- v2 et pour le nanophytoplancton, respectivement). En revanche, si la couche productive est considérée, le nanophytoplancton réalise la production la plus élevée des trois groupes (Table III-2).

### III.2. Situation eutrophe de hautes latitudes

Le second cas test correspond à un système stratifié eutrophe, situé à une latitude de  $60^\circ\text{N}$ , caractérisé par une  $[\text{Chl}a]_{\text{surf}}$  de  $1 \text{ mg m}^{-3}$  et une température de surface de  $5^\circ\text{C}$ . La date est identique à celle de la simulation précédente (*i.e.* 21 juin).

#### Production primaire réalisée par la biomasse algale totale

Dans la couche superficielle, les profils de production primaire sont ordonnés de la même manière que le sont les valeurs de  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  (Figures III-4 b–c), comme dans le cas test précédent. En revanche, la valeur de production primaire du modèle standard est nettement inférieure à celles estimées à l'aide des autres modèles, du fait de la valeur de  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  très réduite sous l'effet de la température. Lorsque l'effet de température n'est pas pris en compte dans le modèle standard, la valeur de  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  est identique à celle du modèle trophique. Les taux de production primaire donnés par ces deux modèles sont alors très proches et présentent les valeurs maximales. On trouve, en situation intermédiaire, les profils associés aux productions primaires taxinomiques v1 et v2.

Au delà de la couche superficielle, la production décroît rapidement puisque la biomasse et l'éclairement diminuent de façon concomitante. A ces profondeurs (où  $\text{PUR} < \text{KPUR}$  en moyenne au cours de la journée), la production primaire est principalement contrôlée par  $\alpha^{\text{B}}$ . Les valeurs de production primaire données par les modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 sont supérieures à celles données par le modèle standard, en raison de leur valeur élevée de  $\alpha^{\text{B}}$ .

La production primaire journalière réalisée dans la colonne d'eau est pratiquement équivalente, que l'on considère la couche euphotique ou la couche productive (écart de 3 à 4%, Table III-3). En revanche, les écarts entre les valeurs données par les différents modèles

sont très importants : les modèles taxinomiques v1 et v2 donnent une production primaire supérieure à celle du modèle standard d'environ 60%, tandis que le modèle trophique prévoit une production quasiment deux fois plus forte que celle donnée par le modèle standard (1.570 vs 0.795 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, pour la couche euphotique, respectivement).

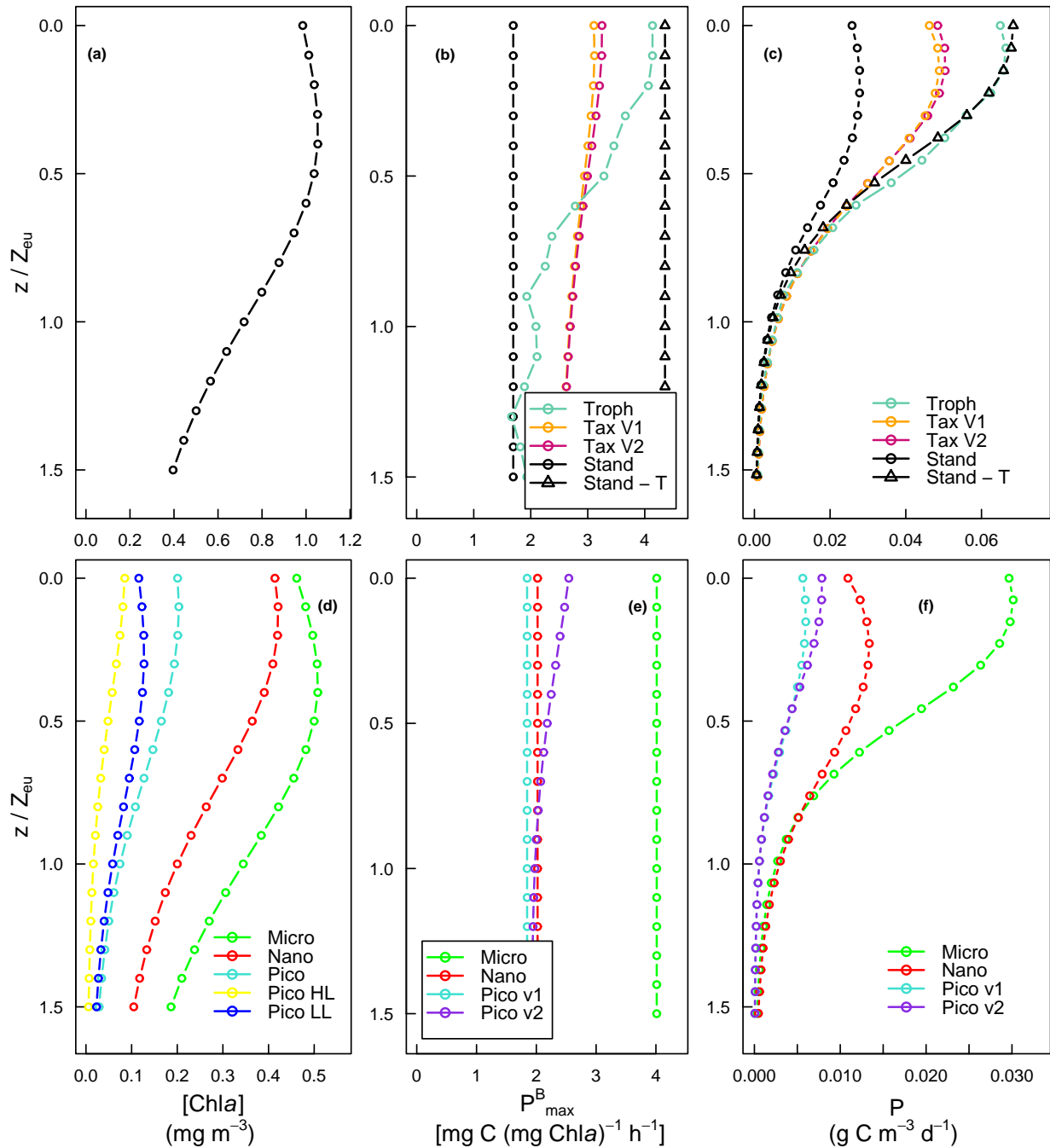
**Table III-3 : Production primaire journalière (g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) pour le second cas test (i.e. situation eutrophe de haute latitude). Les valeurs de production totale (standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2) et spécifique des trois groupes de phytoplancton (micro-, nano, picophytoplancton v1 et picophytoplancton v2) ont été calculées à l'aide du modèle de Morel (1991) en utilisant les différents jeux de paramètres photophysologiques sélectionnés dans la section II.2. Ces valeurs de production ont été intégrées dans la couche euphotique (<P><sub>0-Z<sub>eu</sub></sub>) et dans la couche productive (<P><sub>0-1.5 Z<sub>eu</sub></sub>).**

|   | <P> <sub>0-Z<sub>eu</sub></sub> (g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) | <P> <sub>0-1.5 Z<sub>eu</sub></sub> (g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ) |
|---|--|--|
| <b><i>Production primaire totale</i></b>  |  |  |
| Standard  | 0.795  | 0.831  |
| Trophique   | 1.570  | 1.620  |
| Taxinomique v1  | 1.271  | 1.324  |
| Taxinomique v2  | 1.291  | 1.343  |
| <b><i>Production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton</i></b> |  |  |
| Microphytoplancton  | 0.716  | 0.738  |
| Nanophytoplancton   | 0.403  | 0.429  |
| Picophytoplancton v1  | 0.153  | 0.157  |
| Picophytoplancton v2  | 0.172  | 0.176  |

**Production primaire spécifique des groupes phytoplanctoniques**

Dans la couche 0–0.5 Z<sub>eu</sub>, la production primaire est essentiellement réalisée par le microphytoplancton, grâce à de fortes valeurs de biomasse et de P<sup>B</sup><sub>max</sub> (Figures III-4 d–f). Au delà de 0.5 Z<sub>eu</sub>, la production primaire est essentiellement réalisée par le nanophytoplancton grâce à sa forte valeur de α<sup>B</sup>.

Dans cette situation eutrophe, la production primaire journalière réalisée par le microphytoplancton dans la couche productive, de 0.738 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Table III-3), est nettement supérieure à celle des autres groupes : 44% supérieure à celle du nanophytoplancton, 79% supérieure à celle du picophytoplancton v1 et 76% supérieure à celle du picophytoplancton v2.



**Figure III-4: Production primaire dans un système eutrophe de haute latitude (21 juin,  $[Chla]_{surf} = 1\ mg\ m^{-3}$ ,  $T = 5^\circ C$ , latitude =  $60^\circ N$ ). Profils verticaux de  $Chla$ , de  $P_{max}^B$  et de production primaire journalière associés à la biomasse algale totale (a–c) et à chacun des trois groupes phytoplanctoniques (d–f). L’indication “Stand” signifie modèle standard, “Stand - T” signifie modèle standard sans effet de température sur KPUR, “Troph” signifie trophique et “Tax” signifie taxinomique.**

### III.3. Conclusion de l'étude des cas tests

L'étude des deux cas tests a notamment mis en évidence deux résultats contrastés. En situation oligotrophe, les modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 génèrent des valeurs de production primaire inférieures à celles données par le modèle standard. En régime eutrophe, la situation est inversée. Ces résultats sont principalement liés à l'incidence de l'**effet de température** intégré au modèle standard, qui stimule la production primaire aux latitudes intertropicales et l'inhibe aux hautes latitudes. Au contraire, la production primaire estimée par les modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 n'est pas régulée par cet effet de température, et est, en conséquence, beaucoup plus **sensible** à la **biomasse algale** présente. L'étude des cas tests a également montré que le **modèle taxinomique v2** donne des estimations de **production primaire plus proches** de celles données par les **modèles standard et trophique** que le modèle taxinomique v1. Cette caractéristique provient d'une sous-estimation de la production spécifique du picophytoplancton par le modèle taxinomique v1 par rapport à celle estimée par le modèle taxinomique v2, dans la couche de surface en situation oligotrophe. En situation eutrophe en revanche, les modifications apportées au modèle taxinomique v2 ont très peu d'influence sur les valeurs de production primaire totale et spécifique du picophytoplancton, en raison de la contribution réduite de ce groupe dans ce type de situation.

## IV. RESULTATS DE L'APPLICATION A L'OCEAN MONDIAL

Dans cette section, nous avons choisi de présenter les résultats obtenus à l'aide des différents modèles, pour les mois de juin et décembre 2000, correspondant à des situations contrastées. Nous présenterons également des estimations annuelles de la production primaire totale et spécifique des trois groupes phytoplanctoniques étudiés, basées sur les résultats obtenus pour chacun des mois de l'année 2000.

### IV.1. Production primaire associée à la biomasse phytoplanctonique totale

Les cartes de production primaire (Figure III-5) ainsi que les médianes<sup>4</sup> zonales (Figures III-6 a et b) mettent en évidence des distributions spatiales comparables pour les trois modèles (*i.e.* standard, trophique et taxinomiques v1 et v2). Les fortes valeurs de production primaire sont observées aux hautes latitudes de l'hémisphère nord (50–80°N) au mois de juin, et de l'hémisphère sud au mois de décembre, ainsi que dans les zones d'upwelling côtier. De manière générale, cette distribution évoque celle de la biomasse, et plus particulièrement celle des diatomées (cf. chapitre I).

---

<sup>4</sup> Nous avons choisi de calculer la médiane plutôt que la moyenne zonale car la médiane permet de réduire l'effet d'un petit nombre de pixels caractérisés par des valeurs de production très faibles ou très fortes (*i.e.* points déviants).

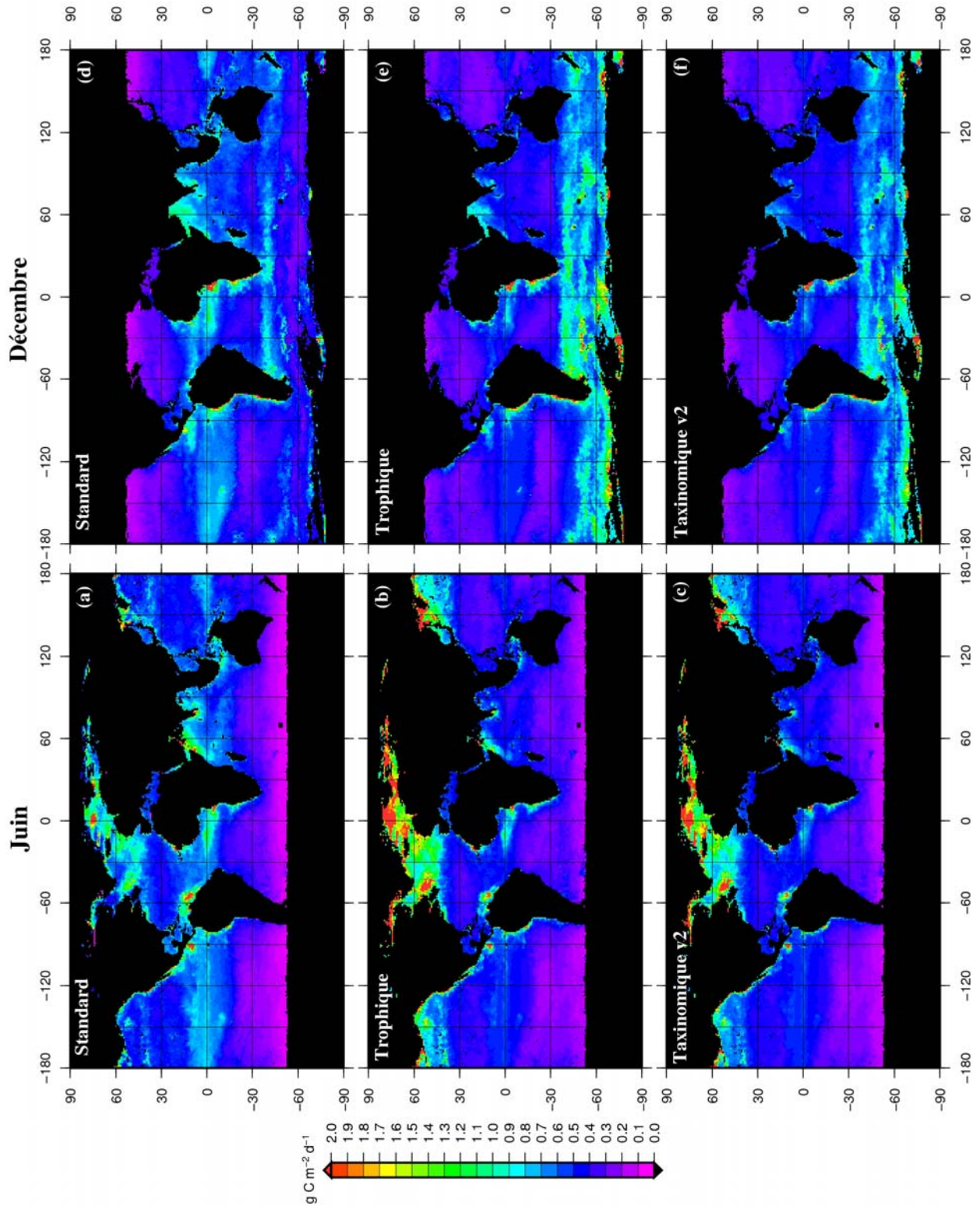
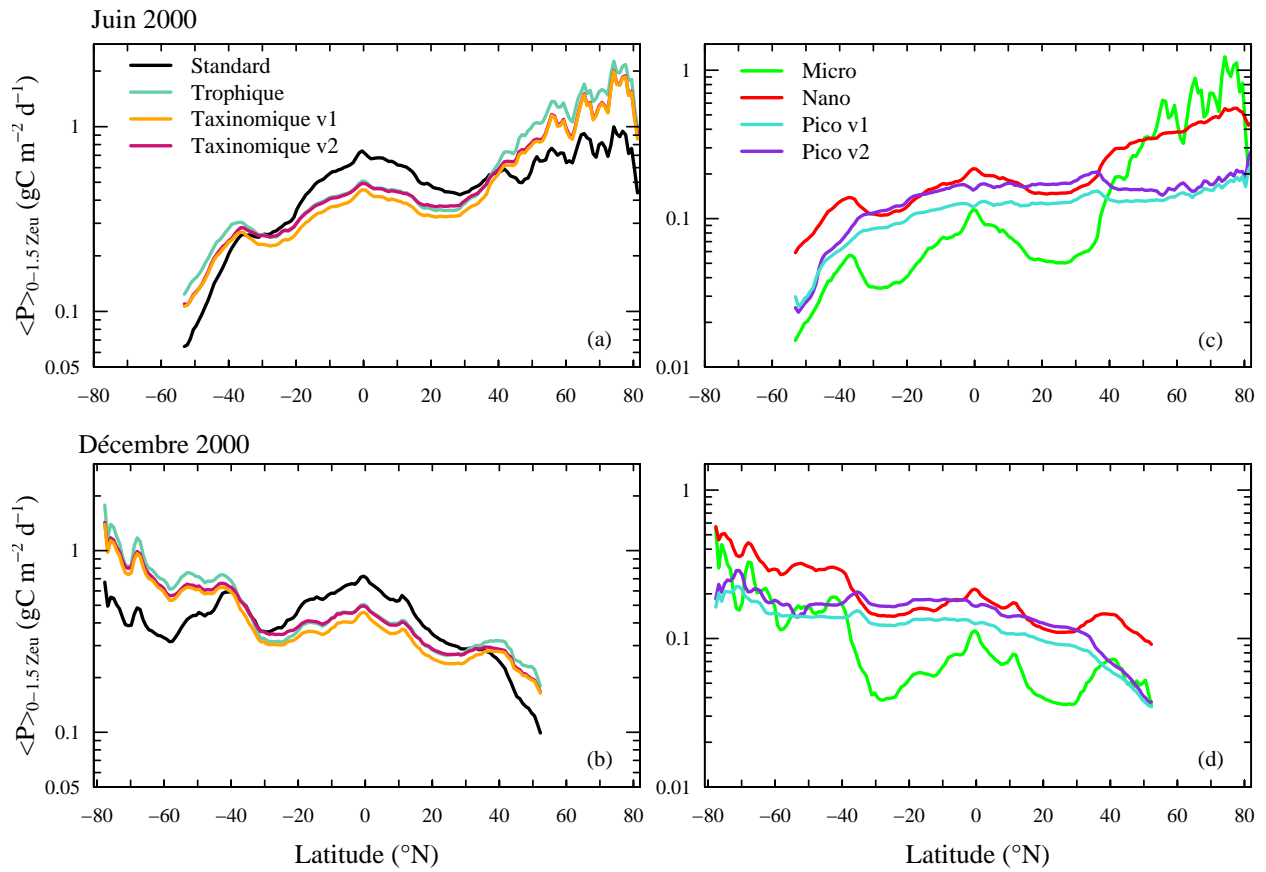


Figure III-5 : Cartes de production primaire journalière réalisée dans la couche productive pour juin 2000 (a–c) et décembre 2000 (d–f). Les jeux de paramètres photophysiolgiques (*i.e.* standard, trophique et taxinomique v2) utilisés pour les calculs de productions primaires sont indiqués en blanc sur chacune des cartes.

Néanmoins, des différences apparaissent entre les estimations données par les modèles utilisés. Dans les régions de productivité élevée, les modèles trophique et taxinomique v2 donnent des valeurs de production primaire beaucoup plus élevées que celles données par le modèle standard. Au mois de juin, la médiane zonale prend, à 70°N, une valeur de 1.90 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> dans le cas du modèle trophique, de 1.65 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> dans le cas du modèle taxinomique v2, et de 0.80 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> dans celui du modèle standard (Figure III-6 a). Les modèles trophique et taxinomique v2 laissent ainsi apparaître des contrastes saisonniers (juin vs décembre) et spatiaux (équateur vs bande latitudinale 50–80°N en juin et 50–80°S en décembre) plus marqués que ceux résultant du modèle standard. A l'inverse, dans la zone équatoriale, ces deux modèles donnent des valeurs inférieures (médiane zonale de 0.49 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) à celles données par le modèle standard (médiane zonale de 0.71 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Notons également que dans les régions 30°N–35°N et 30°S–35°S, au mois de juin, comme au mois de décembre, les estimations données par les différents modèles sont pratiquement identiques. Dans ces conditions (*i.e.* régime mésotrophe, T ≈ 18–20°C), les paramètres photophysologiques coïncident.

Dans la zone équatoriale, les modèles trophique et taxinomique v2 donnent des estimations de production primaire quasi-équivalentes (cf. Figure III-7, ΔP maximum de 5%), tandis que le modèle taxinomique v1 donne des valeurs plus faibles (10–20 % inférieures à celles données par le modèle taxinomique v2). En revanche, au delà de 40°N et S, les valeurs données par les modèles taxinomiques v1 et v2 sont pratiquement similaires (ΔP proche de 0%, Figure III-7), alors que le modèle trophique prédit une production primaire un peu plus élevée (≈ 20%).



**Figure III-6 : Médianes zonales de la production primaire journalière réalisée dans la couche productive, dans l'océan mondial. Production primaire totale pour les mois de juin 2000 (a) et décembre 2000 (b), obtenue avec les jeux de paramètres photophysologiques standard, trophique, taxinomique v1 et taxinomique v2. Production primaire spécifique du micro-, nano-, picophytoplancton v1 et picophytoplancton v2 pour le mois de juin 2000 (c) et décembre 2000 (d). Les médianes sont calculées à partir des champs de production primaire tels que ceux présentés sur la Figure III-5, pour chaque bande latitudinale d'une largeur d'un macro-pixel (soit  $0.9^\circ$ ).**

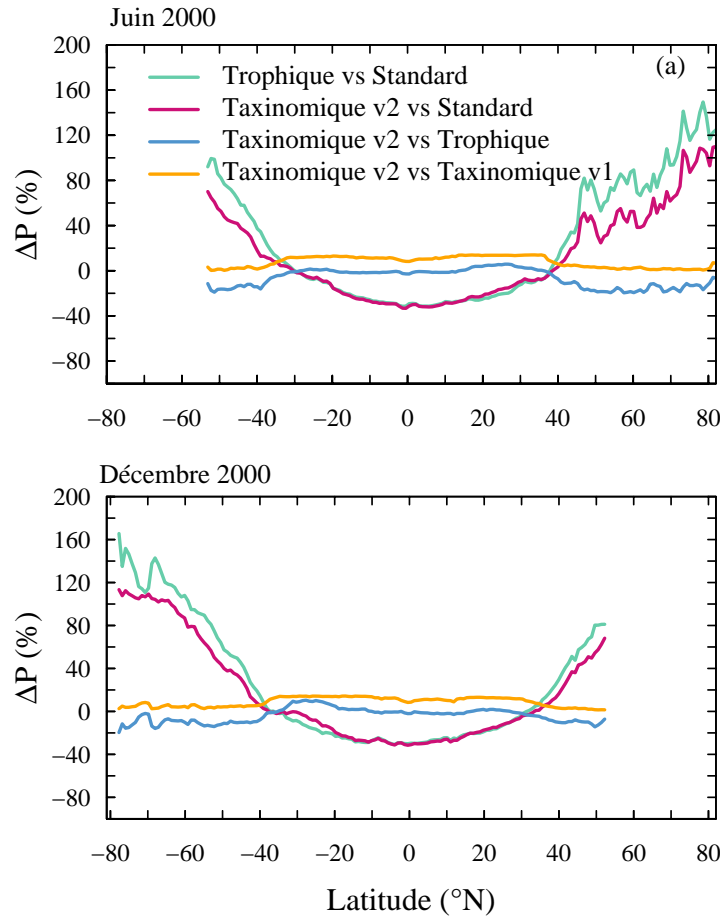
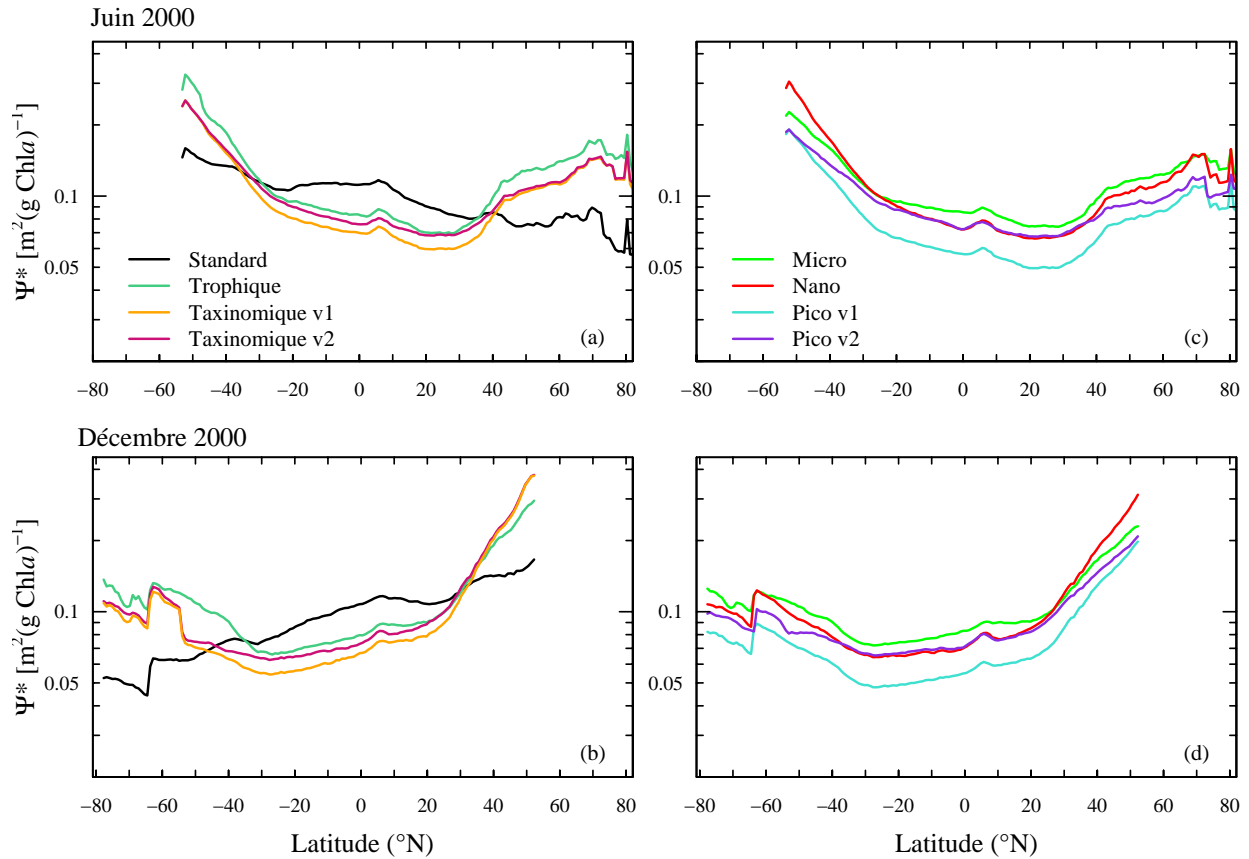


Figure III-7 : Ecarts relatifs (%) entre les médianes zonales des productions primaires estimées par les différents modèles pour juin 2000 (a) et décembre 2000 (b). Sur la légende de la figure, “Modèle i vs Modèle j” indique que l’écart a été calculé de la façon suivante :  $\Delta P = (P_{\text{modèle i}} - P_{\text{modèle j}}) / P_{\text{modèle j}} \times 100$ .

### Section efficace de photosynthèse

La médiane zonale de la section efficace de photosynthèse  $\Psi^*$ , déterminée pour la couche productive, est présentée sur les Figures III-8 a et b. La distribution de la médiane zonale de  $\Psi^*$  reflète la distribution zonale de la production primaire évaluée à l’aide des différents modèles. En effet les valeurs de  $\Psi^*$  associées aux modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 sont inférieures à celles correspondant au modèle standard au niveau de l’équateur et supérieures aux hautes latitudes. D’autre part, les médianes zonales de  $\Psi^*$  correspondant au modèle standard sont relativement stables : elles varient entre  $0.037$  et  $0.133 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ , tandis que celles correspondant aux modèles trophique [ $0.052$ – $0.233 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ ] et taxinomiques v1 et v2 [ $0.046$ – $0.184 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ ] sont plus variables.



**Figure III-8 : Médianes zonales de la section efficace de photosynthèse  $\Psi^*$  pour les mois de juin 2000 (a–b) et décembre 2000 (c–d). Figures (a) et (c) :  $\Psi^*$  associés à la biomasse algale totale. Figures (b) et (d) :  $\Psi^*$  spécifiques du micro-, nano-, picophytoplancton v1 et picophytoplancton v2.**

### Production primaire annuelle

Les productions primaires annuelles estimées à l'aide des différents modèles s'élèvent à  $52.9 \text{ Gt C a}^{-1}$  pour le modèle standard,  $51.9 \text{ Gt C a}^{-1}$  pour le modèle trophique,  $44.6 \text{ Gt C a}^{-1}$  pour le modèle taxinomique v1 et  $48.1 \text{ Gt C a}^{-1}$  pour le modèle taxinomique v2.

### **IV.2. Production primaire spécifique des trois groupes phytoplanctoniques**

La Figure III-9 présente la distribution de la production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton : micro-, nano- et picophytoplancton v2 (c'est-à-dire en considérant le picophytoplancton HL et le picophytoplancton LL).

La production primaire spécifique du microphytoplancton est élevée dans la bande latitudinale  $50\text{--}80^{\circ}\text{N}$  durant l'été boréal et dans la bande latitudinale  $50\text{--}80^{\circ}\text{S}$  durant l'été austral, ainsi que dans les zones d'upwelling côtier. La valeur maximale (de  $4.82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) est observée au mois de juin vers  $70^{\circ}\text{N}$ , de même que la médiane maximale (de  $1.20 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , Figure III-6 c). Dans ces régions, la production spécifique du microphytoplancton

représente 50–80 % de la production primaire totale (Figures III-10 a et d). À l'inverse dans les tourbillons subtropicaux, la production du microphytoplancton est très réduite (médiane de  $0.03 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  dans l'hémisphère sud pendant l'été austral, Figure III-6 d).

La production associée au nanophytoplancton représente une part importante de la production totale quelque soit la latitude considérée, avec des médianes zonales de  $0.50 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  à  $70^\circ\text{N}$  en juin et  $70^\circ\text{S}$  en décembre, et de  $0.15 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  dans les tourbillons subtropicaux. La contribution de ce groupe est de 40% dans les tourbillons subtropicaux et de 30–60 % aux hautes latitudes (Figures III-10 b et e).

Le picophytoplancton réalise les taux de fixation de carbone les plus stables des trois groupes (Figures III-9 c et f). La production spécifique du picophytoplancton varie de  $0.10$  à  $0.25 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  depuis  $30^\circ \text{ N}$  ou  $\text{S}$ , jusqu'aux hautes latitudes de l'hémisphère sud ou nord, pendant l'été (Figures III-6 c et d). Au delà de  $50^\circ\text{N}$  en décembre et de  $50^\circ\text{S}$  en été, la production spécifique du picophytoplancton est limitée à des niveaux inférieurs à  $0.03 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . En revanche, la contribution du picophytoplancton à la production primaire totale est très variable (Figures III-10 c et f) : de 0–10% dans les bandes latitudinales  $50$ – $80^\circ\text{N}$  et  $\text{S}$  ainsi que dans les régions d'upwelling côtier, et de 60% dans les tourbillons subtropicaux oligotrophes. Notons que, lorsque la version 1 du modèle taxinomique est utilisée, la contribution du picophytoplancton est significativement réduite, dans les tourbillons oligotrophes en particulier (elle devient inférieure à celle du nanophytoplancton, cf. Figures III-6 c et d).

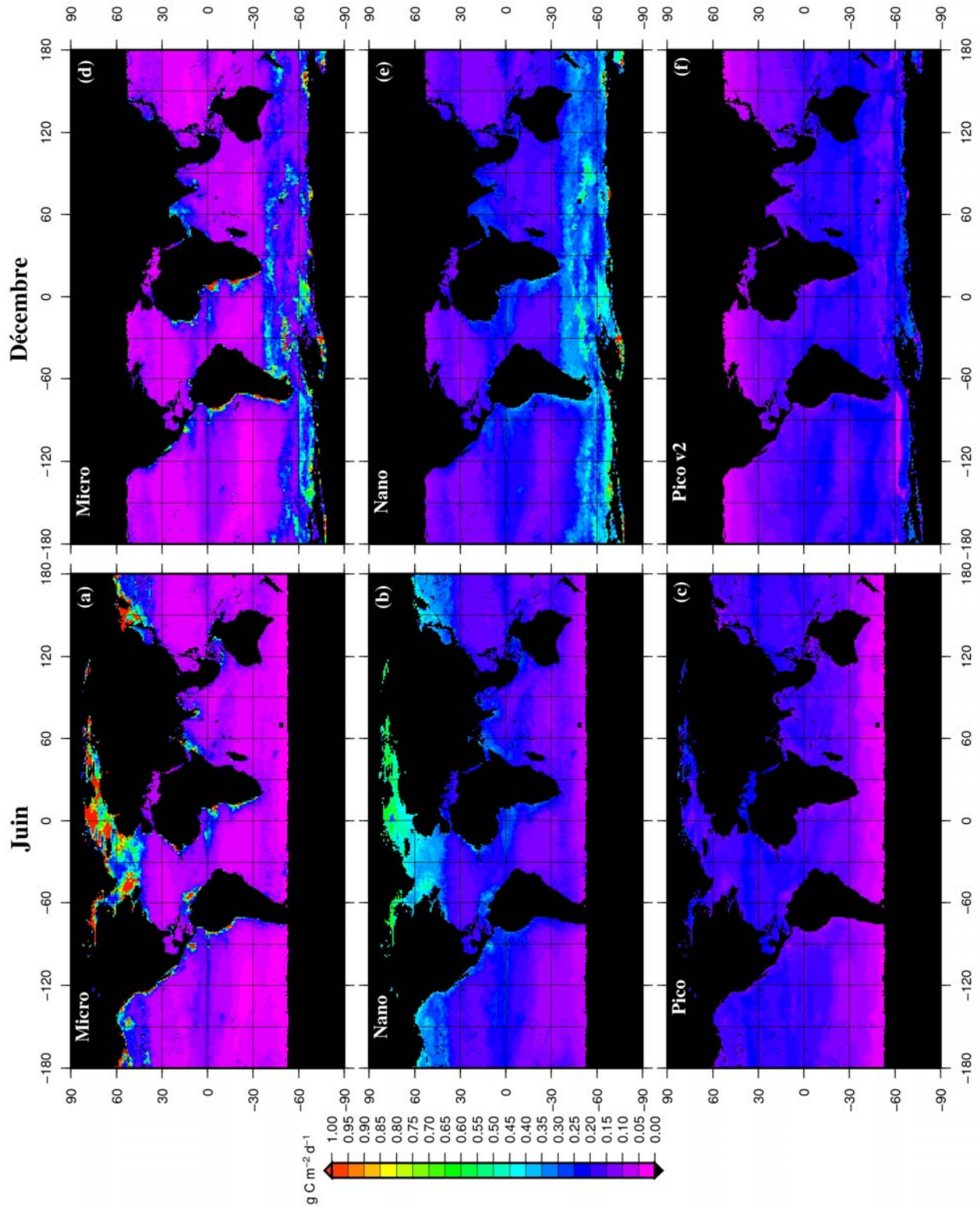


Figure III-9 : Cartes de production primaire journalière, calculée dans la couche productive, spécifique des trois groupes phytoplanctoniques pour les mois de juin 2000 (a-c) et décembre 2000 (d-f). Les estimations de production primaire spécifique du picophytoplancton ont été calculées avec les jeux de paramètres photophysologiques taxinomique v2.

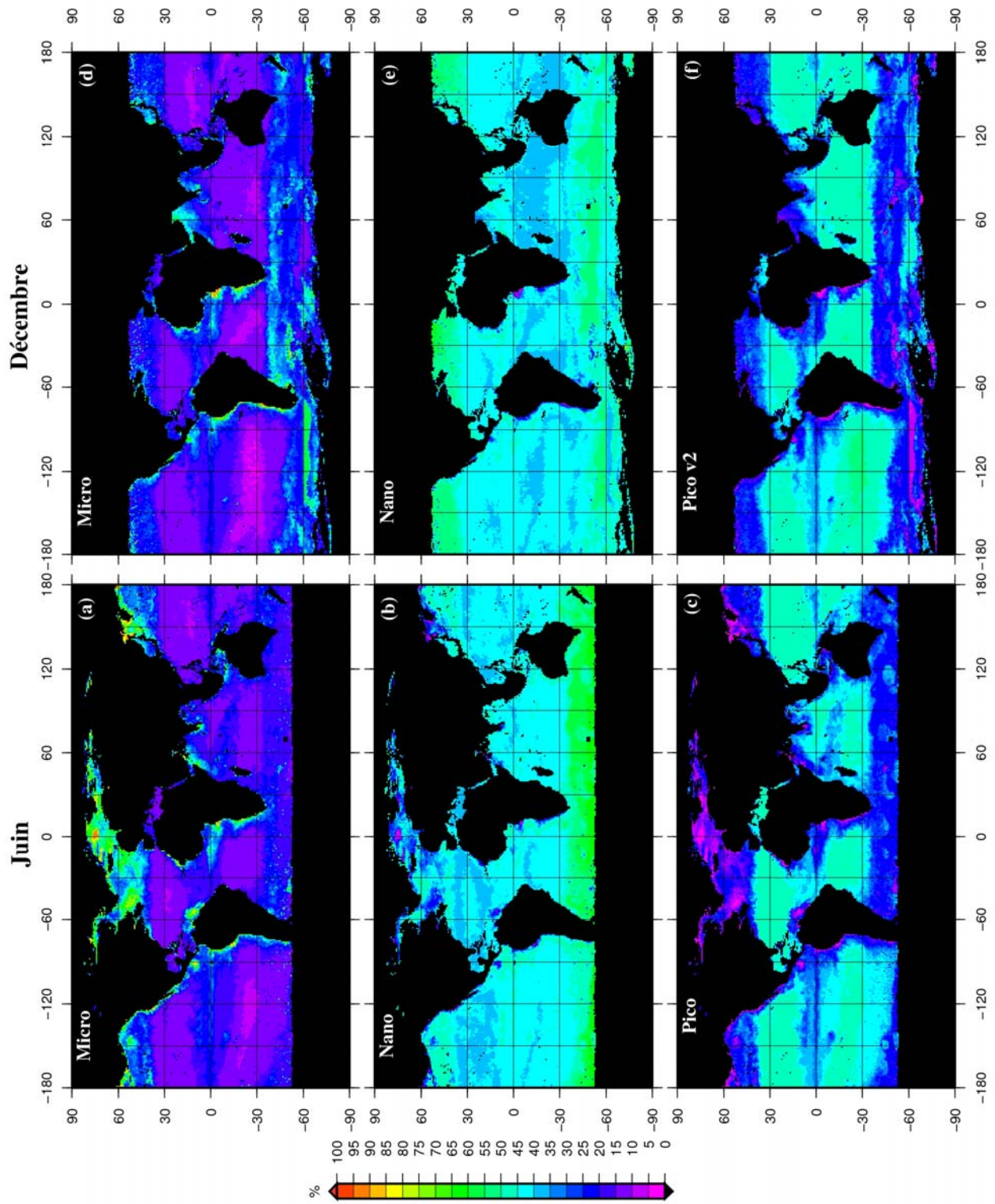


Figure III-10 : Carte de fraction (%) de la production primaire journalière calculée dans la couche productive, par chacun des trois groupes phytoplanctoniques pour les mois de juin 2000 (a-c) et décembre 2000 (d-f). Les estimations de production primaire spécifique du picophytoplancton ont été calculées avec les jeux de paramètres photophysologiques taxinomique v2.

**Section efficace de photosynthèse spécifique des trois groupes phytoplanctoniques**

La section efficace de photosynthèse spécifique des trois groupes phytoplanctoniques, déterminée pour la couche productive, suit globalement la distribution de la section efficace de photosynthèse correspondant à la biomasse algale totale, obtenue avec les modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 (Figures III-8 c et d). La valeur de  $\Psi^*$  spécifique du microphytoplancton est, globalement, supérieure à celle des deux autres groupes phytoplanctoniques, dans la bande latitudinale 60°N–30°S au mois de juin, et 30°N–60°S au mois de décembre. Au delà de ces régions, le  $\Psi^*$  spécifique du nanophytoplancton devient supérieur aux  $\Psi^*$  spécifiques du micro- et du picophytoplancton. Quelque soit la latitude considérée, le  $\Psi^*$  spécifique du picophytoplancton est nettement inférieur à celui des deux autres groupes.

Dans le cas du microphytoplancton, la médiane zonale de  $\Psi^*$  varie de 0.059 à 0.179  $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ , dans le cas du nanophytoplancton de 0.052 à 0.243  $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ , et dans le cas du picophytoplancton de 0.051 à 0.169  $\text{m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$ . Notons aussi que les valeurs de  $\Psi^*$  spécifique du picophytoplancton sont très différentes selon le modèle taxinomique utilisé (version 1 ou 2). Les valeurs obtenues avec la version 2 sont jusqu'à 35% supérieures à celles obtenues avec la version 1.

**Production primaire annuelle**

Le modèle taxinomique v2 donne des estimations de la production annuelle spécifique de chacun des groupes phytoplanctoniques de 11.8 Gt C  $\text{a}^{-1}$  pour le micro-, 20.3 Gt C  $\text{a}^{-1}$  pour le nano- et 16.0 Gt C  $\text{a}^{-1}$  pour le picophytoplancton, soit une contribution respective de 25%, 42% et 33% pour chacun des groupes.

Dans le cas où le modèle taxinomique v1 est utilisé, la production primaire spécifique du picophytoplancton s'élève à 12.5 Gt C  $\text{a}^{-1}$ . Les contributions de chacun des groupes phytoplanctoniques à la production primaire totale, découlant de cette estimation, sont de 26%, 46% et 28% pour le micro-, le nano- et le picophytoplancton, respectivement. Avec cette version du modèle taxinomique, la contribution du picophytoplancton à la production primaire est donc considérablement réduite, au profit du micro- et surtout du nanophytoplancton.

## V. DISCUSSION

### V.1. Contrôle de la production primaire et de la section efficace de photosynthèse : comparaison des résultats issus des différents modèles

Nos résultats montrent que, selon le modèle utilisé (standard, trophique ou taxinomique v1 ou v2), les estimations de production primaire et de  $\Psi^*$  sont très variables, en particulier dans les bandes latitudinales 50–80°N et 50–80°S, ainsi qu'au niveau de l'équateur. Dans la mesure où l'éclairement et la biomasse mis en jeu dans les différentes simulations sont identiques, les écarts observés proviennent du **choix des paramètres photophysologiques** et de la **réponse du modèle** vis-à-vis des **changements des facteurs environnementaux**. Dans notre étude, ces changements concernent (i) l'**éclairement** disponible pour la photosynthèse qui peut varier selon la verticale (*i.e.* dans la colonne d'eau) et selon la latitude, ainsi que (ii) la **température** (qui affecte les résultats du modèle standard). Ainsi, les écarts observés entre les résultats des différents modèles sont maximaux dans trois situations contrastées, qui peuvent être décrites de la manière suivante :

✓ Au niveau de l'équateur, l'éclairement incident et la température sont élevés. Comme l'a mis en évidence le premier cas test, la production primaire estimée par le modèle standard dépend principalement de  $P_{\max}^B$  en surface (*i.e.*  $PUR > KPUR$ ), puis devient très rapidement dépendante de  $\alpha^B$  (*i.e.*  $PUR < KPUR$  du fait de la valeur très élevée de  $KPUR$ , en raison de l'effet de température). Dans le cas des modèles trophique et taxinomiques v1 et v2, l'essentiel de la production primaire est réalisé à des niveaux de  $PUR$  supérieurs au  $KPUR$ , du fait de sa faible valeur, et dépend donc essentiellement de  $P_{\max}^B$  dans la colonne d'eau. Les **faibles valeurs de  $P_{\max}^B$  des modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 limitent la production primaire** et conduisent à des  **$\Psi^*$  plus faibles** que celles qui découlent du modèle standard, stimulé par l'effet de la température élevée à cette latitude.

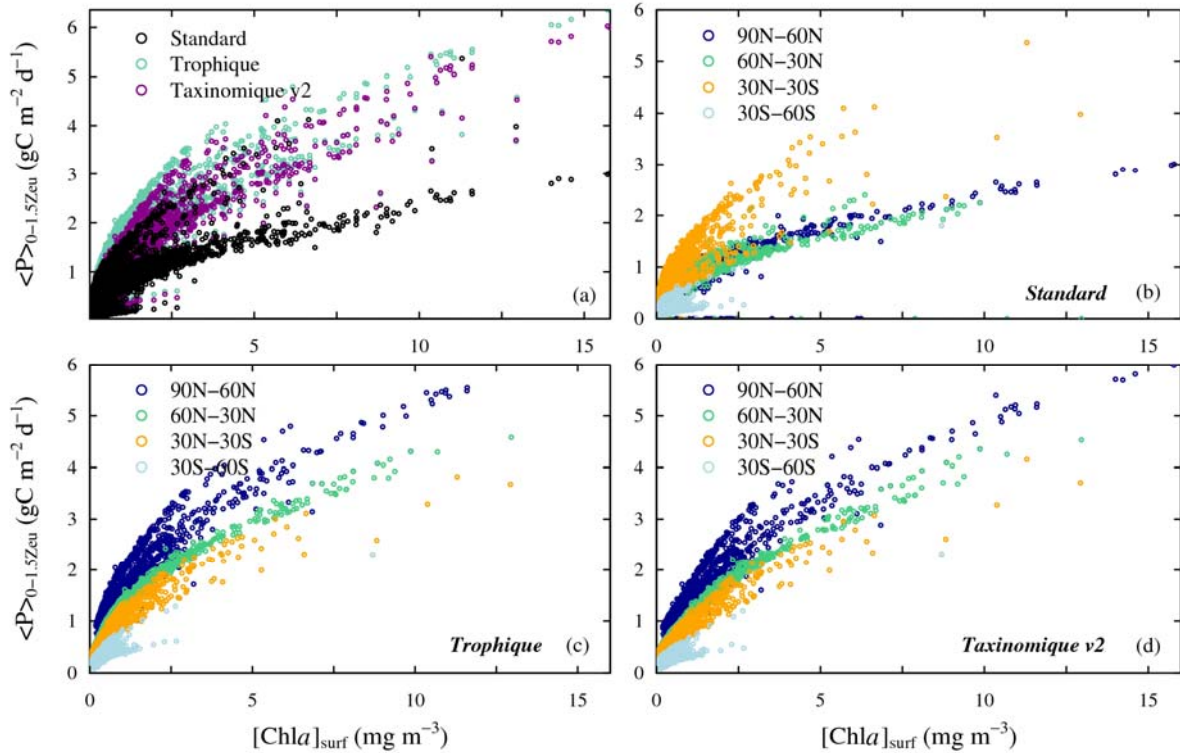
✓ Au delà de 50°N durant l'été boréal, quelque soit le modèle choisi, la production dépend principalement de  $P_{\max}^B$  dans la couche de surface ( $PUR > KPUR$ ), puis de  $\alpha^B$  lorsque la profondeur augmente ( $PUR < KPUR$ ). Ces deux situations (surface et profondeur) sont profitables aux modèles trophique et taxinomiques v1 et v2, caractérisés par des  $P_{\max}^B$  et  $\alpha^B$  plus élevés que ceux du modèle standard, la valeur de  $P_{\max}^B$  standard étant très inhibée par l'effet de température à ces latitudes. Cette conjoncture conduit à des valeurs de production primaire plus fortes dans le cas des modèles trophique et taxinomiques v1 et v2 que dans celui du modèle standard. En d'autres termes, dans le cas du **modèle standard**, la **production est**

**régulée par les basses températures.** Dans le cas des **modèles trophique et taxinomiques v1 et v2** au contraire, les faibles températures n'ont aucune incidence sur les paramètres photophysologiques, si bien que la **forte biomasse algale** conduit à une augmentation importante des valeurs de production primaire.

Dans cet environnement, plus la latitude augmente, plus les conditions deviennent favorables à la photosynthèse : l'énergie lumineuse devient de plus en plus faible, tandis que le temps d'exposition s'allonge. La photosynthèse est alors "réalisée sur la partie ascendante de la courbe P vs E" et non sur le plateau. Ainsi, l'efficacité photosynthétique  $\Psi^*$ , non inhibée par les faibles températures dans le cas des modèles trophique et taxinomiques, peut atteindre de fortes valeurs.

✓ A la même saison, au delà de 50°S, l'éclairement incident est très limité. De ce fait, la production primaire est principalement réalisée à des niveaux de PUR inférieurs à KPUR. Elle dépend donc essentiellement de  $\alpha^B$ , beaucoup **plus élevé** dans le cas des **modèles trophique et taxinomiques** que dans celui du modèle standard. Ces caractéristiques entraînent des valeurs de production primaire et de  $\Psi^*$  plus fortes pour ces deux modèles. Notons que, quelque soit le modèle considéré,  $\Psi^*$  prend sa valeur maximale dans cette situation. C'est en effet pendant les jours les plus courts et aux éclaircissements les plus faibles que la biomasse algale est la plus efficace, conduisant néanmoins à des taux de productions faibles (Morel, 1991).

"**L'effet de température**" sur les résultats du modèle standard et "**l'effet de biomasse**" sur les résultats des modèles trophique et taxinomique v2 sont illustrés par la Figure III-11. Lorsque la  $[Chla]_{surf}$  augmente, l'écart entre la production estimée par les modèles trophique et taxinomique v2 et par le modèle standard s'accroît (Figure III-11 a). Dans le cas du modèle standard, les valeurs maximales de production primaire sont observées dans la zone intertropicale, grâce à une efficacité photosynthétique accrue par les fortes températures (Figure III-11 b). Dans le cas des modèles trophiques et taxinomique v2, les productions maximales sont réalisées au delà de 60°N, où les biomasses sont les plus fortes (Figures III-11 c et d).



**Figure III-11 : Production primaire journalière dans la couche productive ( $\langle P \rangle$ ,  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) en fonction de la concentration en Chl a dans la couche de surface ( $[\text{Chl} a]_{\text{surf}}$ ,  $\text{mg m}^{-3}$ ) au mois de juin 2000. Production primaire totale estimée à l'aide des modèles standard, trophique et taxinomique v2 (a) ; production primaire totale calculée pour différentes bandes latitudinales, à l'aide des modèles standard (b) trophique (c) et taxinomique v2 (d).**

Ces régions contrastées, qui présentent les écarts les plus importants entre les résultats issus des différents modèles, ont également été décrites comme les régions dans lesquelles les modèles globaux de production primaire sont les moins robustes (Campbell *et al.*, 2002 ; Carr *et al.*, 2005). Ces différences mettent à nouveau en évidence l'importance de la paramétrisation de  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  (ou  $P_{\text{opt}}^{\text{B}}$ ), premier régulateur de la production primaire (*e.g.* Behrenfeld et Falkowski, 1997a ; Behrenfeld *et al.*, 2002a). Dans la bande latitudinale 60–80°N notamment, Behrenfeld *et al.* (2002b) ont identifié une forte variabilité de la production primaire, selon la relation utilisée pour prédire  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ . Dans le cas où la relation choisie était celle de Behrenfeld et Falkowski (1997b) (*i.e.* polynôme en fonction de la température), ou celle de Behrenfeld *et al.* (2002a) (*i.e.* modèle PhotoAcc prédisant  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  en fonction des nutriments et de l'éclairement), les valeurs de production primaire étaient supérieures à celles obtenues lorsque les variations de  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  étaient décrites par la relation d'Eppeley (1972) (*i.e.* celle du modèle standard).

**Modèle taxinomique v2 vs modèle taxinomique v1**

Concernant les modèles taxinomiques v1 et v2, les différences sont relativement nettes dans la zone équatoriale, mais pratiquement nulles au niveau des bandes latitudinales 50–80°N en juin et 50–80°S en décembre. Ces différences sont logiquement plus marquées dans les systèmes où le picophytoplancton domine, puisque les modifications apportées au modèle taxinomique concernaient exclusivement ce groupe. La version 2 du modèle taxinomique donne, pour la zone intertropicale, des estimations plus proches de celles données par les modèles trophique et standard. Si l'on considère les résultats du **modèle standard** comme une **référence**, ce résultat est encourageant et permet de croire que le **modèle taxinomique v2** est **plus performant** que le modèle taxinomique v1.

**V.2. Valeurs de la section efficace de photosynthèse dans l'océan mondial**

**V.2.1. Section efficace de photosynthèse associée à la biomasse algale totale**

Comme mentionné plus haut, la production primaire et la section efficace de photosynthèse sont, dans le cas du modèle standard, régulées par les effets compensateurs de la température et de l'éclairement. Dans le cas des modèles trophique et taxinomique, la température n'a pas d'incidence, si bien que les valeurs de production primaire et de section efficace de photosynthèse sont beaucoup plus sensibles à la biomasse algale présente et à l'éclairement. De ce fait, la section efficace de photosynthèse estimée à l'aide du modèle standard, pour la couche productive, présente une relative stabilité, similaire à celle mise en évidence dans les travaux de Morel (1991) et Antoine et Morel (1996). A l'opposé, les valeurs de  $\Psi^*$  issues des **modèles trophique et taxinomiques v1 et v2** varient dans une **gamme de valeurs beaucoup plus large** que celle proposée par Morel (1991) [*i.e.* 0.035–0.105 m<sup>2</sup> (g Chl $a$ )<sup>-1</sup>]. Toutefois, ces valeurs sont compatibles avec celles<sup>5</sup> rapportées par Balch et Byrne (1994) pour une base de données globale [*i.e.* moyenne = 0.155 m<sup>2</sup> (g Chl $a$ )<sup>-1</sup> ; intervalle de valeurs = 0.032–0.875 m<sup>2</sup> (g Chl $a$ )<sup>-1</sup>], ainsi qu'avec celles obtenues par Claustre *et al.* (1997), au niveau de la péninsule antarctique [*i.e.* moyenne = 0.109 m<sup>2</sup> (g Chl $a$ )<sup>-1</sup> ; intervalle de valeurs = 0.009–0.488 m<sup>2</sup> (g Chl $a$ )<sup>-1</sup>].

Morel (1991) avait décrit  $\Psi^*$  comme une “constante biogéochimique”, dont la relative stabilité constituait un avantage considérable en vue d'applications à la couleur de l'océan. Cette stabilité devait notamment faciliter la prédiction de  $\Psi^*$  à l'échelle de l'océan mondial et

---

<sup>5</sup> Balch *et al.* (1994) ont, en réalité, mesuré l'indice d'utilisation de la lumière,  $\Psi$ , proposé par Falkowski (1981), qui diffère de  $\Psi^*$  par ses unités. La conversion des valeurs de  $\Psi$  en valeurs de  $\Psi^*$  a été réalisée à l'aide du facteur 1/6.174, donné par Morel (1991).

permettre de réduire l'incertitude sur les estimations de la production primaire. Nos résultats suggèrent que cette **stabilité** est **limitée à la zone intertropicale**, tandis qu'aux **hautes latitudes**,  $\Psi^*$  peut prendre des valeurs beaucoup plus **élevées** que celles précédemment proposées : par exemple  $0.100 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  dans le cas du modèle trophique vs  $0.040 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  dans le cas du modèle standard, à  $60^\circ\text{S}$  au mois de décembre. D'un point de vue écologique, ces résultats indiquent que pour la même biomasse algale de  $1 \text{ g Chl}a \text{ m}^{-2}$  dans la couche productive de la colonne d'eau, 4% de l'énergie incidente peuvent être stockés par photosynthèse d'après le modèle standard, contre 10% d'après le modèle trophique. Cet écart provient essentiellement de l'effet des basses températures rencontrées à ces latitudes, sur les résultats du modèle standard. Les valeurs élevées que nous proposons apparaissent néanmoins plausibles puisque les **organismes phytoplanctoniques** sont *a priori* **adaptés** de façon optimale à la **température** du milieu dans lequel ils se trouvent (Falkowski, 1981). Aussi, les espèces d'eaux froides peuvent présenter une **efficacité photosynthétique équivalente** ou même **supérieure** à celles rencontrées dans les eaux chaudes [e.g. étude de Claustre *et al.* (1997) dans la région de la péninsule antarctique ; étude de Hashimoto et Shiomoto (2002) dans l'Océan Pacifique subarctique].

Bien que nos estimations de  $\Psi^*$  varient dans une gamme de valeurs plus large que celle proposée par Morel (1991), leur compatibilité avec d'autres valeurs rencontrées dans la littérature renforce la validité de nos résultats. Nos résultats suggèrent aussi que, malgré la **stabilité réduite de  $\Psi^*$** , il est **possible de prédire les variations de  $\Psi^*$**  pour des applications à l'échelle de l'**océan mondial**.

### V.2.2. Section efficace de photosynthèse spécifique des trois groupes de phytoplancton

Nos estimations de  $\Psi^*$  spécifiques des différents groupes phytoplanctoniques sont globalement cohérentes avec les valeurs rencontrées dans la littérature. Par exemple, Claustre *et al.* (1997) ont obtenu un  $\Psi^*$  moyen d'environ  $0.11 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  pour les diatomées. Hashimoto et Shiomoto (2002) ont estimé les  $\Psi^*$  correspondant à différentes classes de taille de phytoplancton<sup>6</sup> ( $< 2 \mu\text{m}$ ,  $2\text{--}10 \mu\text{m}$  et  $> 10 \mu\text{m}$ ) dans l'océan Pacifique subarctique. Ils ont obtenu des  $\Psi^*$  de  $0.045\text{--}0.060 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  pour le pico-,  $0.102\text{--}0.157 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  pour le nano- et  $0.081\text{--}1.193 \text{ m}^2 (\text{g Chl}a)^{-1}$  pour le microphytoplancton. Cette cohérence entre nos estimations et celles publiées antérieurement est encourageante et sert de validation indirecte de nos résultats.

---

<sup>6</sup> Hashimoto et Shiomoto (2002) ont en fait mesuré  $\Psi$ , que nous avons ensuite converti en  $\Psi^*$ .

De même que la section efficace de photosynthèse associée à la biomasse totale (dans le cas des modèles trophique et taxinomiques), le  $\Psi^*$  spécifique des trois groupes phytoplanctoniques est contrôlé par les **propriétés photophysologiques intrinsèques** de chacun des groupes, mais aussi par l'**éclairage** incident et par son "**mode de distribution**" aux algues. Ainsi, **un même groupe phytoplanctonique est plus ou moins efficace** pour la photosynthèse selon l'**environnement** dans lequel il se trouve. Les algues sont, en effet, plus efficaces pour la photosynthèse dans un environnement où l'éclairage incident est faible, mais "distribué" en continu au cours de la journée (*e.g.* aux latitudes polaires pendant l'été), plutôt que dans un environnement où l'éclairage incident est très intense (*e.g.* aux latitudes équatoriales). A titre d'exemple, nos résultats (Figure III-8 c) montrent qu'une diatomée (en fait un organisme microphytoplanctonique) est capable d'utiliser efficacement plus de 10% de l'énergie lumineuse incidente pour la fixation de carbone à 70°N au mois de juin, tandis qu'à biomasse équivalente (*i.e.* 1 g Chl<sub>a</sub> m<sup>-2</sup> dans la couche productive de la colonne d'eau), elle n'utilisera efficacement qu'environ 6% de cette énergie à 30°N, à la même période. Cette caractéristique explique également que les médianes de  $\Psi^*$  spécifique de chacun des groupes de phytoplancton présentent une distribution zonale similaire, avec des valeurs plus élevées aux pôles qu'à l'équateur.

Nos résultats montrent également que l'index  **$\Psi^*$  spécifique du microphytoplancton** est **supérieur** à celui des deux autres groupes, dans la bande latitudinale **60°N–30°S** au mois de **juin**, et **30°N–60°S** au mois de **décembre**. Dans ces systèmes, la production primaire dépend en grande partie de  $P_{\max}^B$ , dont la valeur est nettement plus élevée dans le cas du microphytoplancton que dans celui des deux autres groupes. Au delà de ces latitudes, la photosynthèse est principalement réalisée à des niveaux de **PUR inférieurs au KPUR** et à ce titre est essentiellement contrôlé par  $\alpha^B$ . La forte valeur de  $\alpha_{\text{nano}}^B$  permet au nanophytoplancton d'être plus efficace dans ce type de systèmes et explique les valeurs de  **$\Psi^*$  spécifique du nanophytoplancton** supérieures à celles des deux autres groupes. Ces tendances sont en accord avec les travaux de Hashimoto et Shiomoto (2002) et de Claustre *et al.* (2005) qui ont mis en évidence des valeurs de  $\Psi^*$  plus élevées dans le cas du microphytoplancton que dans celui du nano- et du picophytoplancton. Nos résultats corroborent également ceux de Claustre *et al.* (1997) qui ont obtenu des valeurs de  $\Psi^*$  supérieures pour les diatomées, au niveau de la péninsule antarctique, pendant l'été austral.

### V.3. Bilans annuels de production primaire

#### V.3.1. Production primaire associée à la biomasse algale totale

Les valeurs de production primaire annuelle totale, estimées à l'aide des modèles trophique et taxinomique v2 (de 51.9 et 48.1 Gt C a<sup>-1</sup>, respectivement) sont cohérentes avec celles issues du modèle standard (52.9 Gt C a<sup>-1</sup>) ainsi qu'avec les estimations proposées par différents auteurs [e.g. 45–50 Gt C a<sup>-1</sup>, Longhurst *et al.*, 1995 ; 36.5–45.6 Gt C a<sup>-1</sup>, Antoine *et al.*, 1996 ; 43.5 Gt C a<sup>-1</sup>, Behrenfeld et Falkowski, 1997b ; 41–56 Gt C a<sup>-1</sup>, Behrenfeld *et al.*, 2002b ; 46.4 Gt C a<sup>-1</sup> Moore *et al.*, 2002b ; 42.6 Gt C a<sup>-1</sup>, Aumont *et al.*, 2003 ; 67 Gt C a<sup>-1</sup>, Behrenfeld *et al.*, 2005], basées sur des méthodes variées (modèles bio-optiques et biogéochimiques).

Nos estimations se situent plutôt parmi les valeurs élevées de cette gamme. Bien que les pixels appartenant à la zone côtière soient éliminés de façon systématique, nos calculs concernent l'ensemble de la couche productive et prennent en compte les régions de hautes latitudes (*i.e.* pas toujours accessibles au satellite). Les principales sources de divergences entre les estimations de production primaire par les différents modèles sont les suivantes : l'année choisie pour les champs de Chla de couleur de l'océan ainsi que le capteur qui les a acquis (*e.g.* SeaWiFS vs CZCS<sup>7</sup>), la zone géographique sélectionnée (*e.g.* bande 50°N–50°S dans le cas de Antoine *et al.*, 1996), la couche considérée de la colonne d'eau (*e.g.* couche de mélange, couche euphotique, ou couche productive), et la distinction ou non entre Chla active et Chla non active (*i.e.* produits de dégradation de la Chla – phaeopigments – qui influencent la propagation de la lumière dans l'eau, mais ne participent pas à la photosynthèse). Malgré cela, toutes ces estimations annuelles appartiennent à une gamme de valeurs relativement restreinte (mise à part celle de Behrenfeld *et al.*, 2005), ce qui est particulièrement encourageant quant à la validité de nos résultats.

---

<sup>7</sup> CZCS : Coastal Zone Color Scanner

### V.3.2. Production primaire spécifique des trois groupes de phytoplancton

#### Validité des estimations proposées

La comparaison de nos estimations de production primaire spécifique des différents groupes phytoplanctoniques à la littérature s'avère délicate du fait du nombre limité, à notre connaissance, de travaux proposant des estimations à l'échelle de l'océan global. Par ailleurs, les groupes phytoplanctoniques étudiés ici ne coïncident pas nécessairement avec ceux étudiés par d'autres auteurs. Néanmoins, notre estimation de la production primaire annuelle réalisée par le microphytoplancton (de 11.8 Gt C a<sup>-1</sup>) est en accord avec les résultats d'études antérieures. Moore *et al.* (2002b) ont proposé une estimation de la production spécifique des diatomées de 11.14 Gt C a<sup>-1</sup>, soit 24 % de la production primaire totale. Par ailleurs, Aumont *et al.* (2003) ont obtenu une valeur de production primaire de 8.5 Gt C a<sup>-1</sup> pour les diatomées, soit 20% de la production totale. En revanche, les travaux de Nelson *et al.* (1995) suggèrent que la contribution des diatomées à la production primaire totale pourrait atteindre jusqu'à 40%. Notons cependant que cette estimation est basée sur l'hypothèse que les diatomées contribuent pour 30 % à la biomasse totale dans les tourbillons oligotrophes subtropicaux, ce qui est contraire aux résultats mis en évidence dans le chapitre I (*i.e.*  $f_{\text{micro}} = 5\text{--}10\%$  dans ces régions).

Les résultats satisfaisants obtenus pour la production primaire totale et pour la production primaire spécifique du microphytoplancton permettent de penser que les productions primaires spécifiques du nano- et du picophytoplancton (ou du moins leur somme) sont, elles aussi, réalistes. Toutefois, dans l'Océan Austral, la production spécifique du nanophytoplancton est probablement surestimée au détriment de celle réalisée par le microphytoplancton ; de fortes productivités associées aux diatomées ont été en effet rapportées dans cette région (*e.g.* Lancelot *et al.*, 2000 ; Froneman *et al.*, 2004 ; Savoye *et al.*, 2004). La paramétrisation proposée dans le chapitre I est probablement responsable de cette caractéristique puisqu'elle fait systématiquement augmenter la biomasse associée au nanophytoplancton avec le statut trophique, dans les eaux mélangées au delà de 60°S. Cette paramétrisation n'est peut être pas adaptée et mériterait peut être d'être limitée à des régions plus restreintes de l'Océan Austral, telle que la Mer de Ross (*e.g.* Arrigo *et al.*, 2003). Il est également possible que cette paramétrisation soit appropriée, mais que le critère établi pour discriminer les eaux mélangées des eaux stratifiées ( $Z_{\text{eu}}/Z_{\text{m}}$ ) ne soit pas efficace, notamment pour les conditions hydrologiques particulières rencontrées à ces latitudes. Notons également que les climatologies de couche de mélange, telles que celles que nous avons utilisées pour

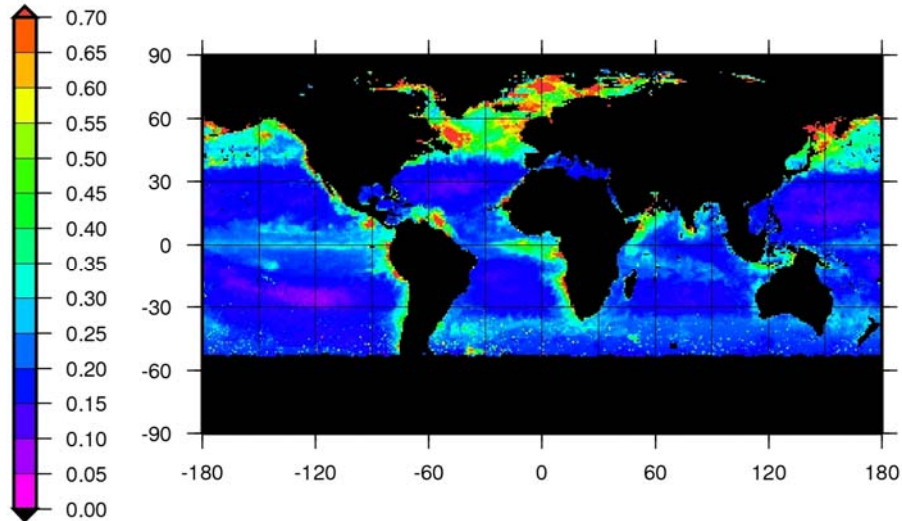
déterminer  $Z_m$ , sont généralement peu robustes dans cette région (*e.g.* Kara *et al.*, 2003). Il sera nécessaire de remédier à ce problème dans le futur, compte tenu de l'importance de l'Océan Austral dans les cycles biogéochimiques marins (Tréguer *et al.*, 1995).

**Production primaire spécifique du microphytoplancton et production primaire nouvelle**

Le microphytoplancton, et plus particulièrement, les diatomées sont généralement reconnues comme les contributeurs principaux à la production primaire nouvelle (Dugdale et Wilkerson, 1992 ; Goldman, 1993). Sur la base de cette hypothèse, Claustre (1994) a proposé l'index pigmentaire  $F_p$ -ratio, défini comme la fraction de la biomasse spécifique du microphytoplancton par rapport à la biomasse algale totale (c'est-à-dire la fraction  $f_{\text{micro}}$  étudiée dans le premier chapitre). Selon les résultats de Claustre (1994), le  $F_p$ -ratio peut être considéré tel un indicateur du  $f$ -ratio, défini par Eppley et Peterson (1979) comme la fraction de la production primaire nouvelle (Dugdale et Goering, 1967 ; Eppley et Peterson, 1979) par rapport à la production primaire totale (*i.e.* nouvelle + régénérée). A titre indicatif, un  $f$ -ratio de 0.5 ou plus signifie que la production primaire est principalement nouvelle, donc basée sur les nitrates et que l'export de carbone hors du système considéré est potentiellement élevé. Grâce aux outils développés dans ce travail, nous proposons une version quelque peu améliorée du  $F_p$ -ratio, défini comme la fraction de **production primaire spécifique du microphytoplancton**, par rapport à la production primaire totale. Par la suite, ce nouvel indice sera noté  **$F_{\text{prod}}$ -ratio**.

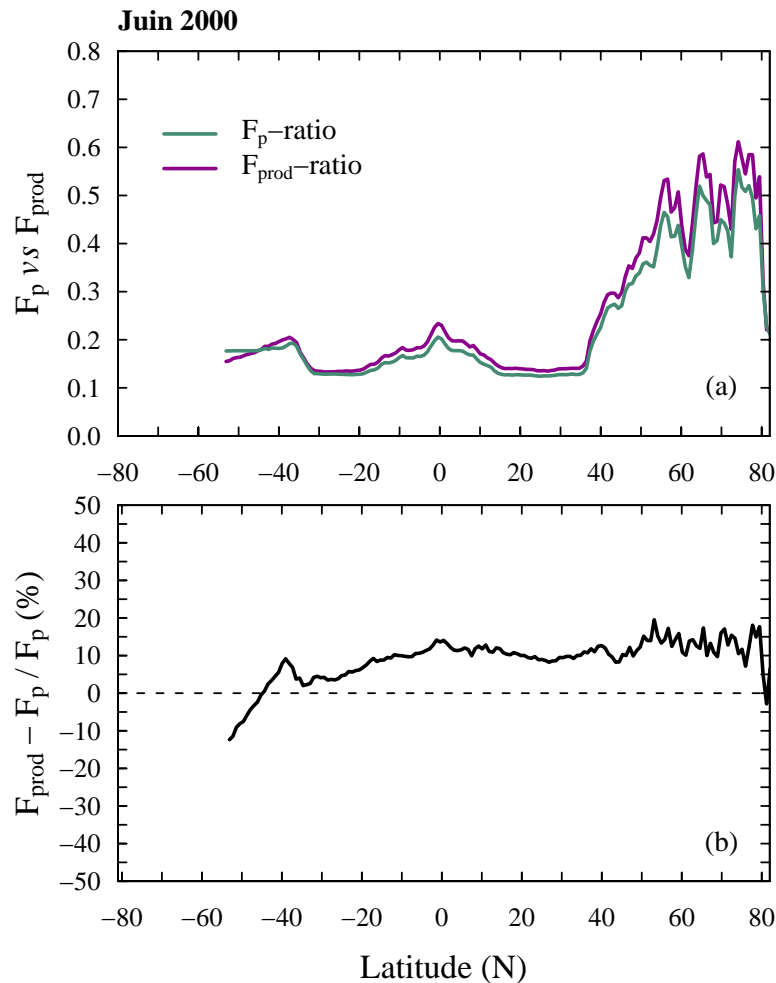
Comme le montre la Figure III-12, le  $F_{\text{prod}}$ -ratio atteint des valeurs maximales de 0.7–0.8 dans les zones d'upwelling côtier et au niveau du bloom de l'hémisphère nord dans les zones de production maximale. Au niveau des tourbillons subtropicaux oligotrophes, les valeurs sont minimales : de 0.05–0.15. Enfin, des valeurs intermédiaires, de 0.30–0.40, sont observées dans l'hémisphère nord, au niveau des zones mésotrophes à eutrophes. La médiane zonale du  $F_{\text{prod}}$ -ratio varie de 0.6 aux hautes latitudes, à 0.15 au niveau des tropiques (Figure III-13 a). Ces estimations sont cohérentes avec les valeurs rencontrées dans la littérature pour différents régimes trophiques. Dans les systèmes de type tourbillons subtropicaux, le  $f$ -ratio est habituellement de 0.05–0.15 (*e.g.* Eppley et Peterson, 1979 ; Dugdale et Wilkerson, 1992 ; Laws *et al.*, 2000). Bury *et al.* (2001) ont mesuré des valeurs de 0.5 dans un bloom de diatomées, dans l'Atlantique Nord, cohérentes avec les valeurs rapportées par Eppley et Peterson (1979) pour une situation de fin de bloom. Les systèmes d'upwelling sont généralement caractérisés par des valeurs du  $f$ -ratio  $> 0.5$  (Eppley et Peterson, 1979 ; Kudela

et Dugdale, 2000), pouvant atteindre 0.8 (Eppley et Peterson, 1979 ; Dugdale et Wilkerson, 1992). Néanmoins, nos valeurs de  $F_{\text{prod-ratio}}$  pour le Pacifique équatorial (0.2–0.3) sont un peu faibles par rapport à la valeur de 0.4 observée par Chavez et Barber (1987).



**Figure III-12 : Cartes du  $F_{\text{prod-ratio}}$  au mois de juin 2000. Le  $F_{\text{prod-ratio}}$  correspond à la fraction de production primaire spécifique du microphytoplancton par rapport à la production primaire totale, réalisée dans la couche productive de la colonne d'eau.**

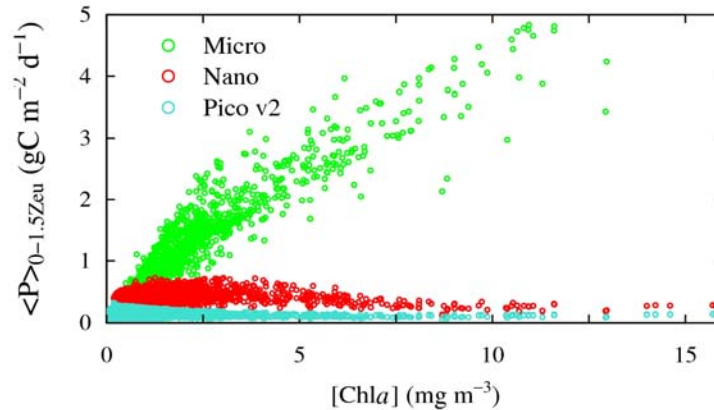
Le  $F_{\text{prod-ratio}}$  et le  $F_{\text{p-ratio}}$  suivent des distributions spatiales similaires et présentent des valeurs relativement proches (écart de 5–20% seulement, Figure III-13), à l'échelle de l'océan mondial.



**Figure III-13 : Comparaison des médianes zonales du  $F_{prod}$ -ratio et du  $F_p$ -ratio pour le mois de juin 2000. Distribution zonale de la médiane du  $F_p$ -ratio et du  $F_{prod}$ -ratio (a) ; distribution zonale de l'écart relatif entre le  $F_p$ -ratio et le  $F_{prod}$ -ratio, exprimé en % (b). Le  $F_p$ -ratio représente la fraction de la biomasse spécifique du microphytoplancton par rapport à la biomasse totale ; le  $F_{prod}$ -ratio représente la fraction de la production primaire spécifique du microphytoplancton par rapport à la production primaire totale.**

Ces similitudes sont essentiellement liées au fait que nos estimations de production primaire sont sensibles à la biomasse présente (cf. Figure III-11), puisque doublement indexée sur cette biomasse (*i.e.* la biomasse intégrée dans la couche productive est indexée sur la  $[Chla]_{sat}$  ; les paramètres photophysologiques sont ensuite choisis en fonction de cette biomasse). Néanmoins, le  $F_{prod}$ -ratio est supérieur au  $F_p$ -ratio de 10 à 20% dans la bande latitudinale 20°S–80°N et de 0–10% dans la région 20°S–40°S. Cette caractéristique est liée à l'efficacité photosynthétique du microphytoplancton, supérieure à celle des deux autres groupes phytoplanctoniques. Plus la biomasse augmente, plus la fraction de microphytoplancton augmente (cf. chapitre I), et plus la production primaire spécifique du microphytoplancton s'accroît (cf. Figure III-14). De ce fait, plus la biomasse augmente

(comme c'est le cas au niveau du bloom de l'hémisphère nord au mois de juin) et plus l'écart entre le  $F_p$ -ratio et le  $F_{\text{prod}}$ -ratio s'accroît. En revanche, au sud de  $40^\circ\text{S}$ , le  $F_{\text{prod}}$ -ratio devient inférieur au  $F_p$ -ratio, du fait de l'efficacité photosynthétique du nanophytoplancton qui devient supérieure à celle des deux autres groupes dans cet environnement (cf. Figure III-8 b).



**Figure III-14 : Production primaire journalière spécifique du micro-, du nano- et du picophytoplancton dans la couche productive ( $\langle P \rangle$ ,  $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) en fonction de la concentration en  $\text{Chl } a$  dans la couche de surface ( $[\text{Chl } a]_{\text{surf}}$ ,  $\text{mg m}^{-3}$ ) au mois de juin 2000. La production primaire spécifique du picophytoplancton a été calculée avec le jeu de paramètres photophysiques v2 (*i.e.* spécifiques des groupes picophytoplanctoniques HL et LL).**

Ces résultats mettent en avant une **nouvelle possibilité d'application** des outils développés dans ce travail. Sur la base de l'hypothèse que les diatomées sont les contributeurs essentiels de la production primaire nouvelle, *a priori* valide à l'échelle globale, nos résultats montrent que le  $F_{\text{prod}}$ -ratio constitue un **indicateur** raisonnable de la **fraction de production primaire nouvelle** dans l'océan mondial. Selon la même hypothèse, la **production primaire spécifique du microphytoplancton** est un indicateur de la **production primaire nouvelle**. L'estimation de cette fraction de la production primaire totale ou d'indicateurs biogéochimiques tels que le  $F_{\text{prod}}$ -ratio, à **l'échelle globale**, présente un intérêt notamment pour la **paramétrisation de modèles** visant à prédire l'impact des changements climatiques sur la productivité biologique des océans.

## VI. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La présente étude a non seulement mis en évidence l'**intérêt** des outils développés dans les deux chapitres précédents, mais elle a aussi permis une **validation indirecte** de ces outils. Les **résultats essentiels** émergeant de ce travail peuvent être résumés de la manière suivante :

- ✓ L'utilisation des jeux de **paramètres photophysologiques** sélectionnés dans le chapitre II, comme paramètres d'entrée du modèle de Morel (1991), nous ont permis d'obtenir des estimations de la **production primaire marine globale** tout à fait cohérentes avec les résultats rencontrés dans la littérature.
- ✓ Nous avons également proposé des **estimations** de la **production primaire spécifique** des **trois groupes de phytoplancton** à partir de données de couleur de l'océan, ce qui n'avait encore jamais été réalisé, à notre connaissance. Ces estimations apparaissent réalistes, du moins dans le cas du microphytoplancton pour lequel d'autres estimations globales sont disponibles.
- ✓ Nos résultats laissent entrevoir une **nouvelle possibilité** quant à la prédiction d'indices biogéochimiques tels que la section efficace de photosynthèse  $\Psi^*$  ou le **f-ratio**, à partir de la couleur de l'océan. Ces indices sont actuellement modélisés à partir de facteurs environnementaux [e.g. Antoine et Morel, 1996 dans le cas de  $\Psi^*$  ; Laws *et al.*, 2000 et Gnanadesikan *et al.*, 2002 dans le cas du f-ratio]. Nous proposons ici de les indexer sur la **composition des communautés phytoplanctoniques**, qui constitue, *a priori*, un bon intégrateur de l'ensemble des forçages environnementaux.

Les résultats présentés dans ce travail mériteraient, toutefois, d'être validés de façon plus approfondie, notamment à l'aide de mesures *in situ* (e.g. mesures de production primaire sur des fractions de taille). Bien que cette validation n'ait pas encore été effectuée, nos résultats apparaissent prometteurs quant à leur potentiel dans le cadre d'études à l'échelle de l'océan mondial. Ils constituent notamment les premiers éléments nécessaires à la **paramétrisation** et/ou la **validation** des **modèles biogéochimiques** de "**nouvelle génération**", intégrant explicitement différents groupes fonctionnels de phytoplancton (e.g. Aumont *et al.*, 2003 ; Le Quéré *et al.*, 2005).

## *Conclusions générales*

---

*Sommaire des conclusions générales*

---

|  |            |
|--|------------|
| <b>I. Rappel des objectifs .....</b>                       | <b>160</b> |
| <b>II. Résultats majeurs.....</b>                          | <b>161</b> |
| <b>III. Limites et intérêts de l'approche globale.....</b> | <b>163</b> |
| <b>IV. Travaux futurs et perspectives .....</b>            | <b>164</b> |

## I. RAPPEL DES OBJECTIFS

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à la composition des communautés phytoplanctoniques (décrites en terme de groupes), ainsi qu'à leurs propriétés photophysologiques, à l'échelle de l'océan mondial. Ce travail devait non seulement permettre d'améliorer les estimations actuelles de la production primaire marine globale, mais aussi d'estimer la production primaire spécifique de chacun des groupes de phytoplancton choisis, à partir de champs de chlorophylle de surface "couleur de l'océan". Dans ce contexte, nous nous étions fixés deux objectifs principaux :

- ✓ Exploiter davantage l'information fournie par la couleur de l'océan, en dégagant une relation globale permettant d'inférer la quantité et la qualité (en terme de groupes phytoplanctoniques) de la biomasse algale dans la colonne d'eau, à partir du contenu en chlorophylle de surface ( $[Chl a]_{surf}$ ).
- ✓ Dégager des relations potentielles entre les propriétés photophysologiques du phytoplancton et (i) le statut trophique du milieu et (ii) la composition taxinomique, en vue de leur utilisation dans un modèle de production primaire couplé à des données de couleur de l'océan.

Pour atteindre ces objectifs, notre travail a essentiellement consisté à élaborer, puis analyser, des bases de données aussi représentatives que possibles de l'océan mondial. Tout au long de ce travail, l'information pigmentaire dont nous disposions a été utilisée pour décrire la composition taxinomique des communautés phytoplanctoniques selon les trois groupes suivants : micro-, nano- et picophytoplancton (correspondant globalement à des classes de taille).

## II. RESULTATS MAJEURS

### *Structure des communautés phytoplanctoniques et distribution verticale dans l'océan mondial*

Dans un premier temps, nous avons examiné les relations possibles entre le statut trophique du milieu, indexé sur la  $[Chla]_{surf}$ , et (1) le contenu intégré dans la colonne d'eau, (2) la distribution verticale et (3) la composition taxinomique de la biomasse algale. Cette étude a confirmé les résultats obtenus par Morel et Berthon (1989), concernant les relations entre  $[Chla]_{surf}$  et la biomasse algale totale. Ce résultat nous a encouragé à aller plus loin, en examinant les relations entre  $[Chla]_{surf}$  et la composition taxinomique de la biomasse algale. Les résultats obtenus corroborent les tendances générales connues de la distribution du phytoplancton dans l'océan ouvert (*e.g.*, le microphytoplancton se développe préférentiellement dans les environnements eutrophes, tandis que les petites cellules algales dominent les zones oligotrophes).

Ces résultats nous ont amené à proposer un modèle empirique permettant de dériver le profil vertical de chlorophylle *a* associée à chacun des trois groupes phytoplanctoniques (micro-, nano- et picophytoplancton), à partir de la seule connaissance de  $[Chla]_{surf}$ . Couplée à des données de couleur de l'océan, cette relation permet non seulement de décrire la distribution des trois groupes phytoplanctoniques dans l'océan mondial, mais surtout de **quantifier la biomasse spécifique de chacun de ces groupes**.

Ainsi, grâce à l'outil développé dans ce travail, il devient possible pour la première fois de quantifier **les tendances générales** de la distribution des organismes phytoplanctoniques dans l'**océan mondial**, communément admises depuis plus de vingt ans (Malone, 1980 ; Chisholm, 1992).

### *Propriétés photophysologiques du phytoplancton dans l'océan mondial*

Dans un deuxième temps, nous avons examiné les relations potentielles entre les propriétés photophysologiques du phytoplancton et (1) le **statut trophique** du milieu et (2) la **composition taxinomique** de la biomasse algale. Cette étude a mis en évidence la possibilité d'**indexer les propriétés photophysologiques** du phytoplancton sur chacun de ces deux indicateurs. Elle a également montré que, dans les **systèmes stratifiés oligotrophes**, prendre en compte la variabilité des propriétés photophysologiques selon le statut trophique ou la composition taxinomique n'est pas suffisant, car cette **réponse photophysologique** est très sensible à l'**éclairage** disponible pour les algues à la profondeur considérée. Aussi, pour

affiner notre approche dans ce type de systèmes, il s'est avéré nécessaire de considérer un critère supplémentaire, tel que l'indice d'éclairement relatif dans la colonne d'eau  $z/Z_{eu}$ .

L'approche proposée ici constitue une **alternative aux paramétrisations actuelles**, généralement basées sur la connaissance de certains facteurs environnementaux contrôlant en partie les propriétés photophysologiques. La **composition taxinomique**, comme le **statut trophique**, constitue un **intégrateur** de l'**ensemble des forçages environnementaux**. Nous postulons donc qu'elle représente un meilleur estimateur des propriétés photophysologiques du phytoplancton, à l'échelle de l'océan global.

Cette étude a également permis d'extraire des **paramètres photophysologiques spécifiques de chacun des trois groupes phytoplanctoniques** étudiés. De tels paramètres sont essentiels si l'objectif est d'estimer le taux de fixation de carbone spécifique de chacun de ces groupes. La comparaison de ces paramètres spécifiques a révélé un résultat intéressant d'un point de vue écologique : le **microphytoplancton** (*i.e.* essentiellement les diatomées) est généralement **plus efficace pour la photosynthèse** que les deux autres groupes phytoplanctoniques étudiés. Ce résultat a permis de confirmer à une échelle quasi-globale des résultats mis en évidence à l'échelle d'études ciblées (Claustre *et al.*, 1997 ; Hashimoto et Shiomoto, 2002 ; Cermeño *et al.*, 2005b ; Claustre *et al.*, 2005).

#### **Estimations de la production primaire marine à l'échelle globale**

Dans un troisième temps, les outils développés au cours des deux premières parties de ce travail ont été utilisés en conjonction avec le modèle de Morel (1991), couplé à des champs de couleur de l'océan. Cet **exemple d'application concret** a montré l'intérêt des outils proposés ici. Il a également permis de proposer une estimation de la production primaire marine globale, en accord avec les résultats d'études antérieures, ainsi qu'une **première estimation globale** de la **production primaire spécifique** du micro-, du nano- et du picophytoplancton. La production primaire annuelle proposée pour le microphytoplancton (essentiellement des diatomées) est de  $11.8 \text{ Gt C a}^{-1}$ , soit 25% de la production primaire annuelle totale. Ce résultat est en accord avec ceux de modèles biogéochimiques globaux (Moore *et al.*, 2002b ; Aumont *et al.*, 2003), prenant en compte plusieurs compartiments phytoplanctoniques fonctionnels, dont les diatomées. Par ailleurs, nous avons aussi montré d'autres possibilités d'applications des outils développés dans ce travail, telles que l'estimation du  $F_{\text{prod}}$ -ratio, correspondant à la fraction de production primaire réalisée par le microphytoplancton rapportée à la production primaire totale. D'après nos résultats, cet index

constitue un indicateur satisfaisant de l'index biogéochimique proposé par Eppley et Peterson (1979) : le *f*-ratio.

### III. LIMITES ET INTERETS DE L'APPROCHE GLOBALE

Les outils développés dans ce travail ont permis pour la première fois, à notre connaissance, (1) de **quantifier la biomasse chlorophyllienne associée à trois groupes phytoplanctoniques** et (2) d'estimer la **production primaire spécifique de chacun de ces groupes**, à l'échelle de l'**océan ouvert**. Ce type d'information constitue les premiers éléments requis pour la **paramétrisation** et/ou la **validation** de **modèles biogéochimiques globaux**, intégrant explicitement différents groupes fonctionnels de phytoplancton (*e.g.* Aumont *et al.*, 2003 ; Le Quéré *et al.*, 2005 ; Bopp *et al.*, 2005).

Le **niveau d'intégration globale** auquel nous nous plaçons ici présente "**les défauts de ses qualités**". En d'autres termes, les relations globales proposées décrivent des **tendances générales** dans l'océan mondial, qu'il s'agisse de la distribution des différents groupes phytoplanctoniques ou de leurs propriétés photophysologiques spécifiques. Ces tendances générales représentent, en quelque sorte, la **variabilité au premier ordre** de la composition taxinomique de la biomasse algale et de ses propriétés photophysologiques. En revanche, pour des applications à de petites échelles spatio-temporelles, caractérisées par des réponses locales déviant des tendances générales, les outils développés dans ce travail sont certainement peu adaptés.

Toutefois, cette limite peut être mise à profit pour **détecter la variabilité au second ordre**. Les outils proposés ici peuvent, en effet, servir de référence pour **identifier et quantifier les déviations** par rapport aux tendances générales. Cette approche nous a notamment permis d'identifier l'océan austral comme un cas "particulier", en regard de la composition taxinomique des assemblages phytoplanctoniques rencontrés aux latitudes tempérées. La Méditerranée est également pressentie comme un cas particulier en ce qui concerne la distribution verticale de certains pigments, notamment la zéaxanthine. Compte tenu de la superficie de la Méditerranée par rapport à celle de l'océan mondial (*i.e.* moins de 1%), cet aspect n'a pas été évoqué dans le présent travail. Néanmoins, dans le cas d'**études dédiées à une région spécifique**, il conviendrait de développer une **approche régionale**, rendant compte des éventuelles particularités de la composition des assemblages phytoplanctoniques. Une telle étude pourrait, par exemple, être réalisée dans le cas de la

Méditerranée, pour laquelle la série temporelle de données pigmentaires collectées dans le cadre du programme DYFAMED<sup>1</sup>, est aujourd'hui disponible.

#### IV. TRAVAUX FUTURS ET PERSPECTIVES

Les perspectives émergent de ce travail de thèse concernent notamment l'**amélioration** des outils proposés, ainsi que leur **validation**. Nos résultats sont fondés sur l'analyse de bases de données composées de mesures acquises dans des régions océaniques très variées. Afin de rendre ces **bases de données** aussi représentatives que possible de l'océan mondial, elles doivent être en **évolution permanente**, mises à jour régulièrement grâce aux données collectées lors de nouvelles campagnes en mer. Ce travail apparaît désormais facilité par l'effort collectif de construction de base de données, mises à la disposition de la communauté des océanographes. L'enrichissement de ces bases de données permettra incontestablement de rendre plus **robustes** les **paramétrisations globales** qui en découlent.

Les résultats présentés dans le chapitre II sont des résultats prospectifs qui ont permis de défricher le terrain d'étude à l'aide du jeu de données dont nous disposons. Ce jeu de données comprend des mesures acquises uniquement dans des régions océaniques tempérées (dans une gamme de température de 10–30°C environ). Il sera donc indispensable, dans le futur, de le **compléter** à l'aide de **données collectées** dans des **régions polaires**. De telles données permettront, notamment, d'élucider définitivement la question de la variabilité des propriétés photophysologiques du phytoplancton vis-à-vis de la température.

L'acquisition de données provenant de l'Océan Austral serait également utile dans le cadre de l'étude présentée dans le premier chapitre. Cette étude a montré que dans cette région (dont la limite nord a été fixée à 60°S), les blooms sont dominés par des diatomées en régime eutrophe stratifié et par *Phaeocystis* en régime eutrophe mélangé. Ce résultat provient probablement d'une surreprésentation de la Mer de Ross (connue pour être le siège d'importants blooms de *Phaeocystis*, e.g. Goffart *et al.*, 2000 ; Arrigo *et al.*, 2003) au détriment d'autres régions australes dans la base de données utilisée. Il conviendrait donc d'améliorer la paramétrisation proposée, à l'aide d'un jeu de données dans lequel l'ensemble du bassin austral serait correctement représenté.

---

<sup>1</sup> DYFAMED : Dynamics of Atmospheric Fluxes in the MEDiterranean sea

Enfin, les résultats présentés dans ce travail pourraient être abordés selon une **approche plus mécanistique**. A l'issue de nos travaux (parmi d'autres), la question suivante reste posée : l'efficacité photosynthétique du microphytoplancton (essentiellement des diatomées), supérieure à celle des autres groupes, provient-elle du milieu favorable pour la croissance dans lequel il se développe préférentiellement, ou bien de propriétés intrinsèques de ce groupe ? La seconde hypothèse apparaît peu réaliste en regard des avantages que confèrent *a priori* une petite taille aux organismes planctoniques (*e.g.* Raven, 1998). Toutefois, comme l'a noté Chisholm (1992), "les différences écologiques entre les groupes taxinomiques semblent surpasser l'influence de la taille sur le potentiel de croissance". En d'autres termes, une cyanobactérie n'est pas une diatomée miniature, et réciproquement. De récents travaux visant à identifier les sources potentielles d'une efficacité photosynthétique élevée chez le microphytoplancton (*e.g.* Cermeño *et al.*, 2005b) corroborent cette hypothèse. Néanmoins, très peu de travaux permettent actuellement, à notre connaissance, de répondre au problème posé, laissant en suspens un certain nombre de questions à explorer lors de recherches futures.

## *Bibliographie générale*

---

- Alvain**, S., C. Moulin, Y. Dandonneau et F. M. Bréon (2005). Remote sensing of phytoplankton groups in case I waters from global SeaWiFS imagery. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52: 1989-2004.
- Aguirre-Hernandez**, E., G. Gaxiola-Castro, S. Najera-Martinez, T. Baumgartner, M. Kahru et B. G. Mitchell (2004). Phytoplankton absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: summer and autumn 1998. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 799-816.
- Allali**, K., A. Bricaud, and H. Claustre (1997), Spatial variations in the chlorophyll-specific absorption coefficients of phytoplankton and photosynthetically active pigments in the equatorial Pacific, *J. Geophys. Res.*, 102(C6), 12,413-12,423.
- Antoine**, D. et A. Morel (1996). Oceanic primary production 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 10: 43-55.
- Antoine**, D., J. M. André et A. Morel (1996). Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles*, 10: 57-69.
- Antoine**, D., A. Morel, H. R. Gordon, V. F. Banzon et R. Evans (2005). Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *Journal of Geophysical Research*, 110, doi : 10.1029/2004JC002620.
- Arrigo**, K. R., D. L. Worthen et D. H. Robinson (2003). A coupled ocean-ecosystem model of the Ross Sea: 2. Iron regulation of phytoplankton taxonomic variability and primary production. *Journal of Geophysical Research*, 108, doi : 10.1029/2002JC001739.
- Aumont**, O., E. Maier-Reimer, S. Blain et P. Monfray (2003). An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, doi :10.1029/2001GB001745.
- Babin**, M., A. Morel, H. Claustre, A. Bricaud, Z. S. Kolber et P. G. Falkowski (1996). Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 43: 1241-1272.
- Balch**, W. M. et C. F. Byrne (1994). Factors affecting the estimate of primary production from space. *Journal of Geophysical Research*, 99: 7555-7570.

- Bannister**, T. T. (1974). Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnology and Oceanography*, 19: 1-12.
- Barbault**, R. (1992). Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. Abrégés. Masson (eds): 269 pp.
- Barber**, J., J. Marra, R. R. Bidigare, L. A. Codispoti, D. Halpern, Z. Johnson, M. Latasa, R. Goericke et S. L. Smith (2001). Primary productivity and its regulation in the Arabian Sea during 1995. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48: 1127-1172.
- Behrenfeld**, M. J. et P. G. Falkowski (1997a). A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 42: 1479-1491.
- Behrenfeld**, M. J. et P. G. Falkowski (1997b). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, 42: 1-20.
- Behrenfeld**, M. J., E. Maranon, D. A. Siegel et S. B. Hooker (2002a). Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 228: 103-117.
- Behrenfeld**, M. J., W. E. Esaias et K. R. Turpie (2002b). Assessment of Primary Production at the Global Scale. In: *Phytoplankton Productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, P. J. I. B. Williams, D. N. Thomas et R. A. Reynolds (eds), Blackwell Publishing Company: 156-186.
- Behrenfeld**, M. J., E. Boss, D. A. Siegel et D. M. Shea (2005). Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, doi :10.1029/2004GB002299.
- Berner**, T., A. Dubinsky, K. Wyman et P. G. Falkowski (1989). Photoadaptation and the "package" effect in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 25: 70-78.
- Bidigare**, R. R., O. Schofield et B. B. Prezelin (1989). Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2). *Marine Ecology Progress Series*, 56: 177-188.
- Bidigare**, R. R., M. E. Ondrusek, J. H. Morrow et D. A. Kiefer (1990). In vivo absorption properties of algal pigments. *Ocean Optics X*, SPIE Proceedings, 1302.

- Bidigare**, R. R., B. B. Prézelin et R. C. Smith (1992). Bio-optical models and the problems of scaling. *In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, P. G. Falkowski et A. D. Woodhead (eds), Plenum Press: 175-212.
- Bopp**, L., O. Aumont, P. Cadule, S. Alvain et M. Gehlen (2005). Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophysical Research Letters*, 32, doi :10.1029/2005GL023653.
- Bouman**, H. A., T. Platt, G. W. Kraay, S. Sathyendranath et B. D. Irwin (2000a). Bio-optical properties of the subtropical North Atlantic. 1. Vertical variability. *Marine Ecology Progress Series*, 200: 3-18.
- Bouman**, H. A., T. Platt, S. Sathyendranath, B. D. Irwin, M. R. Wernand et G. W. Kraay (2000b). Bio-optical properties of the subtropical North Atlantic. 2. Relevance to models of primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 200: 19-34.
- Bouman**, H. A., T. Platt, S. Sathyendranath, W. K. W. Li, V. Stuart, C. Fuentes-Yaco, H. Maass, E. P. W. Horne, O. Ulloa, V. A. Lutz et M. Kyewalyanga (2003). Temperature as indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton: implications for remote sensing. *Marine Ecology Progress Series*, 258: 19-30.
- Bouman**, H. A., T. Platt, S. Sathyendranath et V. Stuart (2005). Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52: 1284-1299.
- Bricaud**, A., M. Babin, A. Morel et H. Claustre (1995). Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research*, 100: 13,321-13,332.
- Bricaud**, A., H. Claustre, J. Ras et K. Oubelkheir (2004). Natural variability of phytoplankton absorption in oceanic waters: influence of the size structure of algal populations. *Journal of Geophysical Research*, 109, doi :10.1029/2004JC002419.
- Brown**, C. W. et J. A. Yoder (1994). Coccolithophorid blooms in the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, 99: 7467-7482.
- Bruyant**, F. (2002). Variations circadiennes et spatiales de la photosynthèse : Etude dans différentes conditions hydrologiques et trophiques. *Thèse de Doctorat*, Université Pierre et Marie Curie: 146 pp.

- Bury**, S. J., P. W. Boyd, T. Preston, G. Savidge et N. J. P. Owens (2001). Size-fractionated primary production and nitrogen uptake during a North Atlantic phytoplankton bloom: implications for carbon export estimates. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48.: 689-720.
- Campbell**, J., D. Antoine, R. Armstrong, K. R. Arrigo, W. M. Balch, R. T. Barber, M. J. Behrenfeld, R. R. Bidigare, J. Bishop, M. E. Carr, W. Esaias, P. G. Falkowski, N. Hoepffner, R. Iverson, D. A. Kiefer, S. E. Lohrenz, J. Marra, A. Morel, J. Ryan, V. Vedernikov, K. Waters, C. Yentsch et J. A. Yoder (2002). Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance. *Global Biogeochemical Cycles*, 16, doi :10.1029/2001GB001444.
- Caporale**, T., F. D'Ortenzio, M. Ribera d'Alcalà et F. Bignami (2002). Modeling the vertical distribution of chlorophyll: an attempt to improve existing method. *EGS XXVII General Assembly*, Nice (France).
- Carr**, M. E., M. A. M. Friedrichs, M. Schmeltz, M. N. Aita, D. Antoine, K. R. Arrigo, I. Asanuma, O. Aumont, J. Barber, M. J. Behrenfeld, R. R. Bidigare, E. T. Buitenhuis, J. Campbell, A. M. Ciotti, H. Dierssen, M. Dowell, J. Dunne, W. E. Esaias, B. Gentili, W. W. Gregg, S. Groom, N. Hoepffner, J. Ishizaka, T. Kameda, C. Le Quéré, S. E. Lohrenz, J. Marra, F. Mélin, J. K. Moore, A. Morel, T. E. Reddy, J. Ryan, M. Scardi, T. J. Smyth, K. R. Turpie, G. H. Tilstone, K. Waters et Y. Yamanaka (2005). A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. Sous presse.
- Cermeño**, P., E. Marañon, J. Rodriguez et E. Fernandez (2005a). Size dependence of coastal phytoplankton photosynthesis under vertical mixing conditions. *Journal of Plankton Research*, 27: 473-483.
- Cermeño**, P., P. Estévez-Blanco, E. Marañon et E. Fernandez (2005b). Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by <sup>14</sup>C uptake and fast repetition rate fluorometry. *Limnology and Oceanography*, 50: 1438-1446.
- Chavez**, F. P. et R. T. Barber (1987). An estimate of new production in the Equatorial Pacific. *Deep Sea Research*, 34: 1229-1243.
- Chisholm**, S. W. (1992). Phytoplankton size. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, P. G. Falkowski et A. D. Woodhead (eds), Plenum Press: 213-237.

- Ciotti**, A. M., J. J. Cullen et M. R. Lewis (1999). A semi-analytical model of the influence of phytoplankton community structure on the relationship between light attenuation and ocean color. *Journal of Geophysical Research*, 104: 1559-1578.
- Ciotti**, A. M., M. R. Lewis et J. J. Cullen (2002). Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient. *Limnology and Oceanography*, 47: 404-417.
- Claustre**, H. (1994). The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures. *Limnology and Oceanography*, 39: 1206-1210.
- Claustre**, H. et J. C. Marty (1995). Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the Tropical North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42: 1475-1493.
- Claustre**, H., M. A. Moline et B. B. Prezelin (1997). Sources of variability in the column photosynthetic cross section for Antarctic coastal waters. *Journal of Geophysical Research*, 102: 047-25.
- Claustre**, H., M. Babin, D. Merien, J. Ras, L. Prieur, S. Dallot, O. Prasil, H. Dousova et T. Moutin (2005). Towards a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: a case study in the North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 110, doi :10.1029/2004JC002634.
- Cleveland**, J. S., M. J. Perry, D. A. Kiefer et M. C. Talbot (1989). Maximal quantum yield of photosynthesis in the northwestern Sargasso Sea. *Journal of Marine Research*, 47: 869-886.
- Cullen**, J. J. et R. W. Eppley (1981). Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica Acta*, 4: 23-32.
- Cullen**, J.J. et M. R. Lewis, 1988. The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing, *Journal of Plankton Research*, 10: 1039-1063.
- Cullen**, J. J., P. J. S. Franks, D. M. Karl et A. R. Longhurst (2002). Physical influences on marine ecosystem dynamics. In: The Sea, A. R. Robinson, J. J. McCarthy et B. J. Rothschild (eds), John Wiley & Sons, Inc.: 297-336.

- Cullen**, J. J. (2002). Models of water column primary productivity. *An appreciation of 50 years of the study of primary production in oceans and lakes*, University of Wales, Bangor.
- Dugdale**, R. C. et J. J. Goering (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 12: 196-206.
- Dugdale**, R. C. et F. Wilkerson (1992). Nutrient limitation of new production in the sea. *In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, P. G. Falkowski et A. D. Woodhead (eds), Plenum Press: 107-122.
- Eppley**, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 70: 1063-1084.
- Eppley**, R. W. et B. J. Peterson (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282: 677-680.
- Falkowski**, P. G. (1981). Light-shade adaptation and assimilation numbers. *Journal of Plankton Research*, 3: 203-216.
- Falkowski**, P. G. et J. LaRoche (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology*, 27: 8-14.
- Falkowski**, P. G. et J. A. Raven (1997). Aquatic Photosynthesis in Biogeochemical Cycles. *In: Aquatic Photosynthesis*, P. G. Falkowski et J. A. Raven (eds), Blackwell Science: 300-335.
- Falkowski**, P. G., M. Katz, A. H. Knoll, A. Quigg, J. A. Raven, O. Schofield et F. J. R. Taylor (2004). The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science*, 305: 354-360.
- Finkel**, Z. V. (2001). Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography*, 46: 86-94.
- Frenette**, J. J., S. Demers, L. Legendre et J. Dodson (1993). Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters. *Limnology and Oceanography*, 38: 679-687.

- Froneman**, P. W., E. A. Pakhomov et M. G. Balarin (2004). Size-fractionated phytoplankton biomass, production and biogenic carbon flux in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean in late austral summer 1997-1998. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 2715-2729.
- Geider**, R. J., R. M. Greene, Z. S. Kolber, H. L. MacIntyre et P. G. Falkowski (1993). Fluorescence assessment of the maximum quantum efficiency of photosynthesis in the wester North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40: 1205-1224.
- Geider**, R. J., H. L. MacIntyre et T. M. Kana (1996). A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 41: 1-15.
- Gnanadesikan**, A., R. D. Slater, N. Gruber et J. L. Sarmiento (2002). Oceanic vertical exchange and new production: a comparison between models and observations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 363-401.
- Goffart**, A., G. Catalano et J. H. Hecq (2000). Factors controlling the distribution of diatoms and Phaeocystis in the Ross Sea. *Journal of Marine Systems*, 27: 161-175.
- Goldman**, J. C. (1993). Potential role of large oceanic diatoms in new primary production. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40: 159-168.
- Gordon**, H. R. et W. R. McCluney (1975). Estimation of the Depth of Sunlight Penetration in the Sea for Remote Sensing. *Applied Optics*, 14: 413-416.
- Hashimoto**, S. et A. Shiomoto (2002). Light utilization efficiency of size-fractionated phytoplankton in the subarctic Pacific, spring and summer 1999: high efficiency of large-sized diatom. *Journal of Plankton Research*, 24: 83-87.
- Hidalgo-Gonzalez**, R. M. et S. Alvarez-Borrego (2001). Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 24: 19-28.
- Hoepffner**, N. et S. Sathyendranath (1991). Effect of pigment composition on absorption of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 73: 11-23.
- Jassby**, A. D. et R. Platt (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21.: 540-541.

- Jeffrey, S. W.** et M. Vesk (1997). Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. *In: Phytoplankton pigment in oceanography: Guidelines to modern methods*, S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura et S. W. Wright (eds), UNESCO: 33-84.
- Johnson, Z. et P. Howd** (2000). Marine photosynthetic performance forcing and periodicity for the Bermuda Atlantic Time Series, 1989-1995. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47: 1485-1512.
- Kameda, T.** et J. Ishizaka (2005). Size-Fractionated Primary Production Estimated by a Two-Phytoplankton Community Model Applicable to Ocean Color Remote Sensing. *Journal of Oceanography*, 61: 663-672.
- Kamykowski, D.** et S. J. Zentara (2003). Can phytoplankton community structure be inferred from satellite-derived sea surface temperature anomalies calculated relative to nitrate depletion temperatures? *Remote Sensing of Environment*, 86: 444-457.
- Kana, T. M.** et P. M. Glibert (1987). Effect of irradiances up to 2000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on marine *Synechococcus* WH7803-II. Photosynthetic responses and mechanisms. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34: 497-516.
- Kana, T. M., P. M. Glibert, R. Goericke et N. A. Welschmeyer** (1988). Zeaxanthin and  $\beta$ -carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance. *Limnology and Oceanography*, 33: 1623-1627.
- Kara, A. B., P. A. Rochford et H. E. Hurlburt** (2003). Mixed layer depth variability over the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, 108: 24,1-24,15.
- Kiefer, D. A.** et J. N. Kremer (1981). Origins of Vertical Patterns of Phytoplankton and Nutrients in the Temperate, Open Ocean: A Stratigraphic Hypothesis. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28: 1087-1105.
- Kiefer, D. A.** et B. G. Mitchell (1983). A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. *Limnology and Oceanography*, 28: 770-776.
- Kirk, J. T. O.** (1994). Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. (eds), University Press: 509 pp.
- Kudela, R. M.** et R. C. Dugdale (2000). Nutrient regulation of phytoplankton productivity in Monterey Bay, California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47: 1023-1053.

- Lancelot**, C., E. Hannon, S. Becquevort, C. Veth et H. J. W. De Baar (2000). Modeling phytoplankton blooms and carbon export production in the Southern Ocean: dominant controls by light and iron in the Atlantic sector in Austral spring 1992. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47: 1621-1662.
- Latasa**, M., X. A. G. Moran, R. Scharek et M. Estrada (2005). Estimating the carbon flux through main phytoplankton groups in the northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 50: 1447-1458.
- Laws**, E. A., G. R. DiTullio, and D. G. Redalje (1987), High phytoplankton growth and production rates in the North Pacific subtropical gyre, *Limnol. Oceanogr.*, 32(4), 905-918.
- Laws**, E. A., P. G. Falkowski, W. O. Smith, Jr., H. Ducklow et J. J. McCarthy (2000). Temperature effects on export production in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 14: 1231-1246.
- Le Quéré**, C., S. P. Harrison, I. C. Prentice, E. T. Buitenhuis, O. Aumont, L. Bopp, H. Claustre, L. Cotrim da Cunha, R. J. Geider, X. Giraud, C. Klaas, K. E. Kohfeld, L. Legendre, M. Manizza, T. Platt, R. B. Rivkin, S. Sathyendranath, J. Uitz, A. J. Watson et D. Wolf-Gladrow (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11: 2016-2040.
- Letelier**, R. M., D. M. Karl, M. R. Abbott et 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: 508-519.
- Lewis**, M. R., J. J. Cullen et T. Platt (1983). Phytoplankton and thermal structure in the upper ocean: Consequences of nonuniformity in chlorophyll profile. *Journal of Geophysical Research*, 88: 2565-2570.
- Lewis**, M. R. (1992). Satellite ocean color observations of global biogeochemical cycles. In: Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea, P. G. Falkowski et A. D. Woodhead (eds), Plenum Press: 139-153.
- Lindley**, S. T., R. R. Bidigare et R. T. Barber (1995). Phytoplankton photosynthesis parameters along 140 degree W in the Equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 42: 441-463.

- Longhurst, A. R.** (1995). Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography*, 36: 77-167.
- Longhurst, A. R., S. Sathyendranath, T. Platt et C. M. Caverhill** (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17: 1245-1271.
- Longhurst, A. R.** (1998). *Ecological Geography of the Sea*. (eds), Academic Press: 398 pp.
- Lorenzo, L. M., F. G. Figueiras, G. H. Tilstone, B. Arbones et I. Miron** (2004). Photosynthesis and light regime in the Azores Front region during summer: are light-saturated computations of primary production sufficient? *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51: 1229-1244.
- Lorenzo, L. M., B. Arbones, G. H. Tilstone et F. G. Figueiras** (2005). Across-shelf variability of phytoplankton composition, photosynthetic parameters and primary production in the NW Iberian upwelling system. *Journal of Marine Systems*, 54: 157-173.
- Lutz, V. A., S. Sathyendranath, E. J. H. Head, and W. K. W. Li** (2003), Variability in pigment composition and optical characteristics of phytoplankton in the Labrador Sea and the Central North Atlantic, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 260, 1-18
- MacIntyre, H. L., T. M. Kana, T. Anning et R. J. Geider** (2002). Photoacclimatation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 38: 17-38.
- Malone, T. C.** (1980). Algal size. *In: The Physiological Ecology of Phytoplankton*, I. Morris (eds), University of California: 433-463.
- Marañón, E. et P. M. Holligan** (1999). Photosynthetic parameters of phytoplankton from 50 degree N to 50 degree S in the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 176: 191-203.
- Marañón, E.** (2005). Phytoplankton growth rates in the Atlantic subtropical gyres. *Limnology and Oceanography*, 50: 299-310.
- Margalef, R.** (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1: 493-509.

- Marra**, J., C. C. Trees, R. R. Bidigare et R. T. Barber (2000). Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47: 1279-1299.
- Michaels**, A. F. et M. W. Silver (1988). Primary Production, sinking fluxes and the microbial food web. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 35: 473-490.
- Monterey**, G. et S. Levitus (1997). Seasonal Variability of Mixed Layer Depth for the World Ocean, NOAA Atlas NESDIS. (eds), U.S. Gov. Printing Office: 96 pp.
- Moore**, L. R., R. Goericke et S. W. Chisholm (1995). Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: Influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*, 116: 259-275.
- Moore**, L. R. et S. W. Chisholm (1999). Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnology and Oceanography*, 44: 628-638.
- Moore**, J. K., S. C. Doney, D. M. Glover et I. Y. Fung (2002b). Iron cycling and nutrient-limitation patterns in surface waters of the World Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 463-507.
- Moran**, X. A. G. et M. Estrada (2001). Short-term variability of photosynthetic parameters and particulate and dissolved primary production in the Alboran Sea (SW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 212: 53-67.
- Morel**, A. (1978). Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep Sea Research*, 25: 673-688.
- Morel**, A. et A. Bricaud (1981). Theoretical Results Concerning Light Absorption in a Discrete Medium, and Application to Specific Absorption of Phytoplankton. *Deep Sea Research*, 28: 1375-1393.
- Morel**, A., L. Lazzara et J. Gostan (1987). Growth rate and quantum yield time response for a diatom to changing irradiances (energy and color). *Limnology and Oceanography*, 32: 1066-1084.
- Morel**, A. et 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: 1545-1562.

- Morel, A.** (1991). Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. *Progress in Oceanography*, 26: 263-306.
- Morel, A., Y. H. Ahn, F. Partensky, D. Vaultot et H. Claustre** (1993). Prochlorococcus and Synechococcus: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation. *Journal of Marine Research*, 51: 617-649.
- Morel, A., D. Antoine, M. Babin et Y. Dandonneau** (1996). Measured and modeled primary production in the Northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): The impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 43: 1273-1304.
- Morel, A.** (1997). Consequences of a Synechococcus bloom upon the optical properties of oceanic (case 1) waters. *Limnology and Oceanography*, 42: 1746-1754.
- Morel, A. et S. Maritorena** (2001). Bio-optical properties of oceanic waters: A reappraisal. *Journal of Geophysical Research*, 106: 7163-7180.
- Nelson, D. M., P. Tréguer, M. A. Brzezinski, A. Leynaert et B. Quéguiner** (1995). Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycles*, 9: 359-372.
- O'Reilly, J. E., S. Maritorena, D. A. Siegel, M. C. O'Brien, D. Toole, B. G. Mitchell, M. Kahru, F. P. Chavez, P. Strutton, G. F. Cota, S. B. Hooker, C. McClain, K. L. Carder, F. Muller-Karger, L. Harding, A. Magnuson, D. Phinney, G. F. Moore, J. Aiken, K. R. Arrigo, R. M. Letelier et M. Culver** (2000). Ocean color chlorophyll a algorithms for SeaWiFS OC2 and OC4, Version 4. *In: SeaWiFS postlaunched calibration and validation analyses, Part 3. NASA Technical Memo 2000-206892, V.11, S. B. Hooker et E. R. Firestone (eds), NASA Goddard Space Flight Center: 9-23.*
- Partensky, F., N. Hoepffner, W. K. W. Li, O. Olloa et D. Vaultot** (1993). Photoacclimation of Prochlorococcus sp. (Prochlorophyta) strains isolated from North Atlantic and Mediterranean Sea. *Plant Physiology*, 101: 285-296.
- Partensky, F., J. Blanchot et D. Vaultot** (1999a). Differential distribution and ecology of Prochlorococcus and Synechococcus in oceanic waters: a review. *In: Marine Cyanobacteria, L. Charpy et A. W. D. Larkum (eds), Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco: 457-475.*

- Partensky, F., W. R. Hess et D. Vaultot (1999b).** Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 63: 107-127.
- Platt, T., C. L. Gallegos et W. G. Harrison (1980).** Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38: 687-701.
- Platt, T. (1986).** Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 33: 149-163.
- Platt, T., S. Sathyendranath, C. Caverhill et M. R. Lewis (1988).** Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 35: 855-879.
- Platt, T., C. Caverhill et S. Sathyendranath (1991).** Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 96: 15,147-159.
- Raven, J. A. (1998).** Small is beautiful. *Functionnal Ecology*, 12: 503-513.
- Richardson, A. J., N. F. Silulwane, B. A. Mitchell-Innes et F. A. Shillington (2003).** A dynamic quantitative approach for predicting the shape of phytoplankton profiles in the ocean. *Progress in Oceanography*, 59: 301-319.
- Saggiomo, V., G. Catalano, O. Mangoni, G. Budillon et G. C. Carrada (2002).** Primary production processes in ice-free waters of the Ross Sea (Antarctica) during the austral summer 1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 1787-1801.
- Sakshaug, E., K. Andresen et D. A. Kiefer (1989).** A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology and Oceanography*, 34: 198-205.
- Sakshaug, E., A. Bricaud, Y. Dandonneau, P. G. Falkowski, D. A. Kiefer, L. Legendre, A. Morel, J. S. Parslow et M. Takahashi (1997).** Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research*, 19: 1637-1670.

- Sarmiento**, J. L., R. Slater, J. Barber, L. Bopp, S. C. Doney, A. C. Hirst, J. A. Kleypas, R. Matear, U. Mikolajewicz et P. Monfray (2004). Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochemical Cycles*, 18: GB3003.
- Sarthou**, G., K. R. Timmermans, S. Blain et P. Tréguer (2005). Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53: 25-42.
- Sathyendranath**, S., L. Lazzara et L. Prieur (1987). Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 32: 403-415.
- Sathyendranath**, S., T. Platt, C. M. Caverhill, R. E. Warnock et M. R. Lewis (1989). Remote sensing of oceanic primary production: computation using a spectral model. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 36: 431-453.
- Sathyendranath**, S., A. R. Longhurst, C. M. Caverhill et T. Platt (1995). Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42: 1773-1802.
- Sathyendranath**, S., L. Watts, E. Devred, T. Platt, C. M. Caverhill et H. Maass (2004). Discrimination of diatom from other phytoplankton using ocean-colour data. *Marine Ecology Progress Series*, 272: 59-68.
- Savoie**, N., F. Dehairs, M. Elskens, D. Cardinal, E. Kopcynska, T. W. Trull, S. W. Wright, W. Baeyens et F. B. Griffiths (2004). Regional variation of spring N-uptake and new production in the Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, doi : 10.1029/2003GL018946.
- Schoemann**, V., S. Becquevort, J. Stefels, V. Rousseau et C. Lancelot (2005). Phaeocystis blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. *Journal of Sea Research*, 53: 43-66.
- Sieburth**, J. M., V. Smetacek et J. Lenz (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23: 1256-1263.
- Siegel**, D. A., A. F. Michaels, J. C. Sorensen, M. C. O'Brien et M. A. Hammer (1995). Seasonal variability of light availability and utilization in the Sargasso Sea. *Journal of Geophysical Research*, 100: 8695-8714.

- Six, C.**, J. C. Thomas, B. Brahamsha, Y. Lemoine et F. Partensky (2004). Photophysiology of the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH8102, a new model organism. *Aquatic Microbial Ecology*, 35: 17-29.
- SooHoo, J. B.**, A. C. Palmisano, S. T. Kottmeier, M. P. Lizotte, S. L. SooHoo et C. W. Sullivan (1987). Spectral light absorption and quantum yield of photosynthesis in sea ice microalgae and a bloom of *Phaeocystis pouchetii* from McMurdo Sound, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, 39: 175-189.
- Sorensen, J. C.** et D. A. Siegel (2001). Variability of the effective quantum yield for carbon assimilation in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48: 2005-2035.
- Sosik, H. M.** (1996). Bio-optical modeling of primary production: Consequences of variability in quantum yield and specific absorption. *Marine Ecology Progress Series*, 143: 225-238.
- Sosik, H. M.** et B. G. Mitchell (1995). Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current System. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42: 1717-1748.
- Stramski, D.**, A. Sciandra et H. Claustre (2002). Effects of temperature, nitrogen, and light limitation on the optical properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnology and Oceanography*, 47: 392-403.
- Sukenik, A.**, J. Bennett et P. G. Falkowski (1987). Light-saturated photosynthesis - limitation by electron transport or carbon fixation ? *Biochimica et Biophysica acta*, 891: 205-215.
- Tilstone, G. H.**, F. G. Figueiras, L. M. Lorenzo et B. Arbones (2003). Phytoplankton composition, photosynthesis and primary production during different hydrographic conditions at the Northwest Iberian upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 89-104.
- Tréguer, P.**, D. M. Nelson, A. J. Van Bennekom, D. J. DeMaster, A. Leynaert et B. Quéguiner (1995). The Silica Balance in the World Ocean: A Reestimate. *Science*, 268: 375-379.

- Vidussi, F., H. Claustre, B. B. Manca, A. Luchetta et J. C. Marty (2001).** Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *Journal of Geophysical Research*, 106: 19,939-19,956.
- Vaulot, D., F. Partensky, J. Neveux, R. F. C. Mantoura, and C. A. Llewellyn(1990),** Winter presence of prochlorophytes in surface waters of the northwestern Mediterranean Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 35(5), 1156-1164.
- Westberry, T. K., D. A. Siegel et A. Subramaniam (2005).** An improved bio-optical model for the remote sensing of *Trichodesmium* spp. blooms. *Journal of Geophysical Research*, 110, doi : 10.1029/2004JC002517.
- Wozniak, B. et M. Ostrowska (1990).** Composition and resources of photosynthetic pigments of the sea phytoplankton. *Oceanologia*, 29: 91-115.
- Wozniak, B., J. Dera et O. Koblentz-Mischke (1992).** Modeling the relationship between primary production, optical properties and nutrients in the sea (as a basis for indirectly estimating primary production). *Ocean Optics II*, Proceeding of SPIE, 1750.
- Wozniak, B., J. Dera, D. Ficek, R. Majchrowski, M. Ostrowska et S. Kaczmarek (2003).** Modelling light and photosynthesis in the marine environment. *Oceanologia*, 45: 171-245.

## *Annexes*

---

## **ANNEXE 1**

### **Matériel auxiliaire de l'article**

“Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean:  
an assessment based on surface chlorophyll”

Julia Uitz, Hervé Claustre, André Morel et Stanford B. Hooker

*Publié dans JGR-Oceans en Août 2006*

## Auxiliary Material for Paper 2005JC003207

### *Vertical Distribution of Phytoplankton Communities in Open Ocean: an Assessment Based on Surface Chlorophyll*

Julia Uitz<sup>1</sup>, Hervé Claustre<sup>1</sup>, André Morel<sup>1</sup>, and Stanford B. Hooker<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Observatoire Océanologique de Villefranche, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, UMR 7093, B.P. 08, 06 238 Villefranche-sur-Mer cedex, France.

<sup>2</sup> NASA / Goddard Space Flight Center, Laboratory for Hydrospheric Processes, Greenbelt, MD, USA.

#### **Introduction**

The current study proposes a global parameterization which allows the retrieval, from the surface chlorophyll a concentration ([Chl<sub>a</sub>]surf), of (1) the column-integrated phytoplankton biomass, (2) its vertical distribution, and (3) the community composition described by three phytoplanktonic classes (i.e. micro-, nano-, and picophytoplankton). It is based on two independent datasets comprising High Performance Liquid Chromatography (HPLC) pigment measurements, collected in Case-1 waters of various trophic states (ranging from oligotrophic to eutrophic conditions) and hydrological regimes (stratified and well-mixed conditions), during the last two decades. The database #1 includes vertical profiles collected at 2419 stations, while database #2 comprises 4238 pigment measurements restricted to the surface layer. The former is submitted to a statistical analysis from which emerged the global parameterization; the latter is dedicated to the validation of the parameterization. A summary of the data collection activities for both databases are provided in “Appendix A”. The vertical distribution (average profiles with their standard deviations) of the chlorophyll a associated to the total phytoplankton biomass, and to the three phytoplankton classes, as a function of [Chl<sub>a</sub>]surf, is shown in “Appendix B”. Chlorophyll a vertical profiles computed with the present parameterization and with that of Morel and Berthon (1989) are quantitatively compared in “Appendix C”. The integrated content of chlorophyll a related to the three classes within the euphotic zone, as a function of [Chl<sub>a</sub>]surf, is tabulated in “Appendix D”. The proposed parameterization is then submitted to a validation exercise. Its capability to predict the community composition is tested and detailed in the paper. Supplementary graphic representations are given in “Appendix E”.

1. Appendix A: Summary of the data collection activities for both databases used in the present study.

1.1. Table S1: Origin of the data included in database #1.

- 1.1.1. Column “Project and Cruise”, Name of the project and cruise where the HPLC data were collected.
- 1.1.2. Column “Year”, Year when the HPLC data were collected.
- 1.1.3. Column “Location”, Geographical location where the HPLC data were collected.
- 1.1.4. Column “Source”, Name of researchers, or web sites, from whom, or from where, the HPLC data were obtained.
- 1.1.5. Column “Ref”, Number which refers to Appendix A3 “Note infra-table”, indicating the reference of the article (if any) where the HPLC data used in the present study were previously published.
- 1.1.6. Column “n”, Number of vertical profiles per cruise represented in database #1.

## 1.2. Table S2: Origin of the data included in database #2.

- 1.2.1. Column “Project and Cruise”, Name of the project and cruise where the HPLC data were collected.
- 1.2.2. Column “Year”, Year when the HPLC data were collected.
- 1.2.3. Column “Location”, Geographical location where the HPLC data were collected.
- 1.2.4. Column “Source”, Name of researchers, or web sites, from whom, or from where, the HPLC data were obtained.
- 1.2.5. Column “Ref”, Number which refers to Appendix A3 “Note infra-table”, indicating the reference of the article (if any) where the HPLC data used in the present study were previously published.
- 1.2.6. Column “n”, Number of surface samples per cruise represented in database #2.

## 1.3. Note infra-table.

References of the articles where the HPLC data used in the present study were published. Numbers between parentheses refer to column “Ref” of Appendix A, Tables S1 and S2.

## 2. Appendix B: Average dimensionless profiles of *Chla*, micro-*Chla*, nano-*Chla* and pico-*Chla*, and their standard deviations.

- 2.1. Figure S1: Average dimensionless *Chla* profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.2. Figure S2: Average dimensionless *Chla* profiles for each trophic category (M1 to M5) of mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.3. Figure S3: Average dimensionless micro-*Chla* profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.4. Figure S4: Average dimensionless nano-*Chla* profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.5. Figure S5: Average dimensionless pico-*Chla* profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.6. Figure S6: Average dimensionless micro-*Chla* profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a–e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f–j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.7. Figure S7: Average dimensionless nano-*Chla* profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a–e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f–j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.
- 2.8. Figure S8: Average dimensionless pico-*Chla* profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a–e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f–j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

3. Appendix C: Predicting the chlorophyll *a* vertical profiles: Comparison of the present parameterization and of the parameterization proposed by MB89.

A synthetic set of [Chl*a*]<sub>surf</sub> values is used to compare the chlorophyll *a* vertical profiles predicted by the present parameterization, and by that of Morel and Berthon (1989). Results are described in the short text section and displayed in the Postscript file 2005JC003207-FaC01.eps.

3.1. Figure S9: (a) The integrated content within the euphotic layer  $\langle \text{Chl}a \rangle_{Z_{eu}}$ , (b) the maximal concentration  $[\text{Chl}a]_{\text{max}}$  and (c) the depth of the maximal concentration  $Z_{\text{max}}$ , according to the present parameterization and to the MB89 parameterization.

4. Appendix D: Respective contributions of the three phytoplankton groups within the euphotic layer.

4.1. Table S3: The average proportions (in %) of micro-Chl*a*, nano-Chl*a*, and pico-Chl*a* within the 0– $Z_{eu}$  layer, for each trophic category, for stratified (S1 to S9), and mixed waters (M1 to M5). This table is similar to Table 6 in the paper, which gives the average proportions of micro-Chl*a*, nano-Chl*a*, and pico-Chl*a* within the 0–1.5  $Z_{eu}$  layer, for the same trophic categories.

4.1.1. Column “Trophic class”, Name of the trophic classes defined by successive intervals of chlorophyll *a* concentration, [Chl*a*]<sub>surf</sub> (mg m<sup>-3</sup>), for stratified and well-mixed waters.

4.1.2. Column “Average [Chl*a*]<sub>surf</sub> (mg m<sup>-3</sup>)”, Average concentration of surface chlorophyll *a* for each trophic class.

4.1.3. Column “f<sub>micro</sub> (%)”, Average proportion of chlorophyll *a* related to microphytoplankton within the euphotic layer for each trophic class.

4.1.4. Column “f<sub>nano</sub> (%)”, Average proportion of chlorophyll *a* related to nanophytoplankton within the euphotic layer for each trophic class.

4.1.5. Column “f<sub>pico</sub> (%)”, Average proportion of chlorophyll *a* related to picophytoplankton within the euphotic layer for each trophic class.

5. Appendix E: Validating the predicted chlorophyll *a* related to micro-, nano-, and picoplankton populations. The two figures displayed in Appendix E complete respectively Figures 11 and 12 in the paper.

5.1. Figure S10: Predictions vs observations of the vertically integrated content for stratified and well-mixed waters all together (a–c), of the maximal concentration for stratified waters (d–f), and of the depth of the maximal concentration for stratified waters (g). The solid line is the 1:1 line. The dashed lines represent the 1:2 and the 2:1 lines.

5.2. Figure S11: The predicted and observed micro-[Chl*a*] (a), nano-[Chl*a*] (b), and pico-[Chl*a*] (c) for surface waters only. The solid line is the 1:1 line. The dashed lines represent the 1:2 and the 2:1 lines.

## Auxiliary material

### Appendix A: Summary of the data collection activities for both databases used in the present study

**Table S1:** Origin of the data included in database #1

| Project and Cruise  | Year      | Location                            | Source  | Ref | n  |
|---------------------|-----------|-------------------------------------|---|-----|----|
| ACSOE DI234         | 1998      | NE Atlantic                         | <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   | 8   |    |
| AESOPS Kiwi 6       | 1997      | Ross Sea                            | <a href="http://usjgofs.who.edu/jg/dir/jgofs/">http://usjgofs.who.edu/jg/dir/jgofs/</a>   | 4   |    |
| AESOPS Kiwi 7       | 1997-1998 | Ross Sea                            | -   | 11  |    |
| AESOPS Kiwi 8       | 1998      | Ross Sea                            | -   | 5   |    |
| AESOPS Kiwi 9       | 1998      | Ross Sea                            | -   | 8   |    |
| AESOPS NBP 96-4A    | 1996      | Ross Sea                            | -   | 1   |    |
| AESOPS NBP 97-1     | 1997      | Ross Sea                            | -   | 17  |    |
| AESOPS NBP 97-8     | 1997      | Ross Sea                            | -   | 24  |    |
| ALMOFRONT 1         | 1991      | Alboran Sea, Mediterranean Sea      | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a>   | 1   | 22 |
| ALMOFRONT 2         | 1998      | Alboran Sea, Mediterranean Sea      | -   | -   | 39 |
| AMT-1               | 1995      | Trans Atlantic                      | S. Hooker, J. Aiken, and G. Westbrook   |     | 14 |
| AMT-2               | 1996      | Trans Atlantic                      | G. Moore, S. Hooker, G. Westbrook   | 2   | 14 |
| AMT-3               | 1996      | Trans Atlantic                      | S. Hooker, J. Aiken, and R. Barlow  | 3   | 25 |
| AMT-4               | 1997      | Trans Atlantic                      | S. Hooker, J. Aiken, and L. Van Heukelem  | 2   | 27 |
| AMT-5               | 1997      | Trans Atlantic                      | S. Hooker, J. Aiken, and R. Barlow  | -   | 26 |
| AMT-6               | 1998      | Trans Atlantic                      | -   | 3   | 22 |
| AMT-7               | 1998      | Trans Atlantic                      | S. Hooker, J. Aiken, and L. Dransfield  |     | 25 |
| AMT-8               | 1999      | Trans Atlantic                      | -   |     | 23 |
| AMT-11              | 2000      | Trans Atlantic                      | J. Aiken, C. Omachi, and M. Zapata  |     | 4  |
| ANTARES 2           | 1994      | Indian Sector of the Southern Ocean | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a>   | 4   | 14 |
| ARABESQUE DI210     | 1994      | Arabian Sea                         | C. Trees and R. Barlow / <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>  | 5   | 29 |
| ARABESQUE DI212     | 1994      | Arabian Sea                         | R. Barlow / <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   | -   | 26 |
| Arabian Sea TTN-043 | 1995      | Arabian Sea                         | <a href="http://usjgofs.who.edu/jg/dir/jgofs/arabian/">http://usjgofs.who.edu/jg/dir/jgofs/arabian/</a>   |     | 63 |
| Arabian Sea TTN-045 | 1995      | Arabian Sea                         | -   |     | 45 |
| Arabian Sea TTN-049 | 1995      | Arabian Sea                         | -   |     | 63 |
| Arabian Sea TTN-050 | 1995      | Arabian Sea                         | -   |     | 44 |
| Arabian Sea TTN-053 | 1995      | Arabian Sea                         | -   |     | 45 |
| Arabian Sea TTN-054 | 1995      | Arabian Sea                         | -   |     | 56 |
| BAF 89/3            | 1989      | N Atlantic                          | <a href="http://www.pangaea.de/PangaVista?header=ProjectPageHeader&amp;headeparam=JGOFs@Data&amp;query=@Ref23423">http://www.pangaea.de/PangaVista?header=ProjectPageHeader&amp;headeparam=JGOFs@Data&amp;query=@Ref23423</a> |     | 5  |

|                     |           |                         |   |    |           |
|---------------------|-----------|-------------------------|---|----|-----------|
| BATS Time-series    | 1989-1998 | N Atlantic              | <a href="http://www.bbsr.edu/cintoo/bats/bats.html">http://www.bbsr.edu/cintoo/bats/bats.html</a>                                       |    | 94        |
| BENCAL              | 2002      | Benguela Upwelling      | J. Ras  |    | 11        |
| BOFS DI183          | 1989      | NE Atlantic             | <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   |    | 2         |
| BOFS CD46           | 1990      | NE Atlantic             | R. Barlow / <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   | 6  | 1         |
| BOFS DI191          | 1990      | NE Atlantic             | -   |    | 2         |
| BOFS STERNA JCR2    | 1992      | Bellingshausen Sea      | R. Barlow / <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   | 7  | 5         |
| CalCOFI 9308        | 1993      | Off California Coast    | <a href="http://seabass.gsfc.nasa.gov/">http://seabass.gsfc.nasa.gov/</a>   |    | 31        |
| CalCOFI 9310        | 1993      | Off California Coast    | -   |    | 20        |
| CalCOFI 9410        | 1994      | Off California Coast    | -   |    | 20        |
| CalCOFI 9507        | 1995      | Off California Coast    | -   |    | 19        |
| CalCOFI 9602        | 1996      | Off California Coast    | -   |    | 2         |
| CATCH               | 1997      | N Atlantic              | K. Oubelkheir   |    | 27        |
| COQFEB99            | 1999      | Off Chile coast         | V. Stuart and E. Head   |    | 1         |
| DCM                 | 1996      | N Atlantic              | G. Kraay and M. Veldhuis  | 8  | 3         |
| DYFAMED Time-series | 1991-1997 | Mediterranean Sea       | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a>       |    | 66        |
| DYNAPROC            | 1993      | Mediterranean Sea       | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a>       | 9  | 63        |
| EqPac TT-007        | 1992      | Equatorial Pacific      | <a href="http://usjgofs.whoi.edu/jg/dir/jgofs/eqpac">http://usjgofs.whoi.edu/jg/dir/jgofs/eqpac</a>                                     | 10 | 39        |
| EqPac TT-008        | 1992      | Equatorial Pacific      | -   | -  | 32        |
| EqPac TT-011        | 1992      | Equatorial Pacific      | -   | -  | 39        |
| EqPac TT-012        | 1992      | Equatorial Pacific      | -   | -  | 33        |
| EUMELI 3            | 1991      | NE Subtropical Atlantic | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a>       | 11 | 16        |
| EUMELI 4            | 1992      | NE Subtropical Atlantic | -   | -  | 25        |
| FR 08/90            | 1990      | W Equatorial Pacific    | <a href="http://www.marine.csiro.au/datacentre/JGOFSweb/cmr_jgofs.htm">http://www.marine.csiro.au/datacentre/JGOFSweb/cmr_jgofs.htm</a> | 12 | 4         |
| FR 05/92            | 1992      | W Equatorial Pacific    | -   |    | 13,<br>14 |
| HOT Time-series     | 1988-1999 | N Pacific               | <a href="http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot_jgofs.html">http://hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot_jgofs.html</a>                       |    | 93        |
| ICECOLORS 90        | 1990      | Bellingshausen Sea      | R. Bidigare   | 15 | 54        |
| IRONEX I 93         | 1993      | S Pacific               | -   | 15 | 6         |
| JG96MAY             | 1996      | Labrador Sea            | V. Stuart and E. Head   | 16 | 3         |
| JG97MAY             | 1997      | Labrador Sea            | -   |    | 1         |
| JGOFS-Canada        | 1996      | N Pacific               | S. Roy and D. Thibault  |    | 9         |
| LABSEA2000          | 2000      | Labrador Sea            | -   |    | 3         |
| MARE I              | 2000      | South Atlantic          | G. Kraay and M. Veldhuis  |    | 1         |
| METEOR              | 1995      | Mediterranean Sea       | F. Vidussi  | 17 | 70        |
| MINOS               | 1996      | Mediterranean Sea       | -   |    | 69        |
| MIRC98OCT           | 1998      | Off Chile coast         | V. Stuart and E. Head   | 18 | 8         |

|                            |      |                                    |   |       |
|----------------------------|------|------------------------------------|---|-------|
| MLML 91                    | 1991 | Off Iceland coast                  | R. Bidigare   | 14    |
| MOCE-1                     | 1992 | N Pacific                          | C. Trees  | 1     |
| MOCE-2                     | 1993 | N Pacific                          | -   | 6     |
| MOCE-3                     | 1994 | N Pacific                          | -   | 7     |
| NAPP Leg 3                 | 1990 | N Atlantic                         | G. Kraay and M. Veldhuis  | 2     |
| NIOP-JGOFS B1              | 1992 | Somali Basin, Gulf of Aden         | -   | 19 2  |
| NIOP-JGOFS B2              | 1993 | Somali Basin, Gulf of Aden         | -   | - 3   |
| OCT1999BRIAN               | 1999 | Scotian Shelf                      | V. Stuart and E. Head   | 2     |
| OLIPAC                     | 1994 | Equatorial Pacific                 | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a> | 20 44 |
| OMEX I VLD137              | 1993 | NE Atlantic                        | <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>   | 7     |
| OMEX I BG93-22 A           | 1993 | NE Atlantic                        | -   | 1     |
| OMEX I CD85                | 1994 | NE Atlantic                        | -   | 4     |
| OMEX I CD94                | 1995 | NE Atlantic                        | -   | 2     |
| OMEX I VLD154              | 1995 | NE Atlantic                        | -   | 16    |
| OMEX I DI216               | 1995 | NE Atlantic                        | -   | 3     |
| OMEX I DI217               | 1995 | NE Atlantic                        | -   | 7     |
| OMEX II CD105 B            | 1997 | NE Atlantic                        | -   | 36    |
| OMEX II CD110 B            | 1998 | NE Atlantic                        | -   | 2     |
| OMEX II PS237-1            | 1998 | NE Atlantic                        | -   | 13    |
| OMEX II CD114 A-B          | 1998 | NE Atlantic                        | -   | 14    |
| OMEX II BG9919 B-C         | 1998 | NE Atlantic                        | -   | 15    |
| POMME1                     | 2001 | N Atlantic                         | <a href="http://www.lodyc.jussieu.fr/POMME/">http://www.lodyc.jussieu.fr/POMME/</a>   | 79    |
| POMME2                     | 2001 | N Atlantic                         | -   | 85    |
| POMME3                     | 2001 | N Atlantic                         | -   | 81    |
| PROMOLEC                   | 2000 | Red Sea                            | J. Ras  | 10    |
| PROSOPE                    | 1999 | NE Atlantic, Mediterranean Sea     | <a href="http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm">http://www.obs-vlfr.fr/cd_rom_dmtt/start_france_jgofs.htm</a> | 62    |
| ROAVERRS NBP 96-6          | 1997 | Ross Sea                           | K. Arrigo and G.R. DiTullio   | 21 69 |
| ROAVERRS NBP 97-9          | 1997 | Ross Sea                           | -   | - 53  |
| ROAVERRS NBP 98-7          | 1998 | Ross Sea                           | -   | - 66  |
| SAZ AU9706                 | 1998 | Southern Ocean (Subantarctic Zone) | S. Wright   | 27    |
| SOMARE                     | 2000 | Tropical Atlantic                  | G. Kraay and M. Veldhuis  | 1     |
| Transpacific Leg I (24°N)  | 1985 | Trans N Pacific                    | R. Bidigare   | 22 39 |
| Transpacific Leg II (47°N) | 1985 | Trans N Pacific                    | R. Bidigare   | - 14  |
| Vancouver                  | 1996 | Off Vancouver Island               | V. Stuart and E. Head   | 23 2  |
| WOCE P15S                  | 1996 | Trans S Pacific                    | G. R. DiTullio  | 24 33 |

## Auxiliary material

### Appendix A: Summary of the data collection activities for both databases used in the present study

**Table S2:** Origin of the data included in database #2

| Project and Cruise    | Year | Location                     | Source  | Ref n  |
|-----------------------|------|------------------------------|---|--------|
| ACSOE DI234           | 1998 | NE Atlantic                  | <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>                         | 39     |
| AMT-2                 | 1996 | Trans Atlantic               | G. Moore, S. Hooker, G. Westbrook   | 2 256  |
| AMT-3                 | 1996 | Trans Atlantic               | S. Hooker, J. Aiken, and R. Barlow  | 3 294  |
| AMT-4                 | 1997 | Trans Atlantic               | S. Hooker, J. Aiken, and L. Van Heukelem  | 2 296  |
| AMT-5                 | 1997 | Trans Atlantic               | S. Hooker, J. Aiken, and R. Barlow  | 2 302  |
| AMT-6                 | 1998 | Trans Atlantic               | -   | 3 263  |
| AMT-7                 | 1998 | Trans Atlantic               | S. Hooker, J. Aiken, and L. Dransfield  | - 65   |
| AMT-8                 | 1999 | Trans Atlantic               | -   | - 264  |
| Bahamas Experiment C1 | 2000 | Off Bahamas                  | S. Hooker, D. van der Linde, and C. Targa   | 37     |
| Bahamas Experiment C4 | 2001 | Off Bahamas                  | S. Hooker and L. Van Heukelem   | 82     |
| BOFS STERNA DI198     | 1992 | Bellingshausen Sea           | R. Barlow / <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>             | 10     |
| BOFS STERNA JCR2      | 1992 | Bellingshausen Sea           | -   | 7 23   |
| GeP&CO A              | 1999 | Trans N Atlantic - S Pacific | <a href="http://www.lodyc.jussieu.fr/gepco">http://www.lodyc.jussieu.fr/gepco</a> | 25 117 |
| GeP&CO B, C, D, E     | 2000 | Trans N Atlantic - S Pacific | -   | - 453  |
| GeP&CO F, G, H, I     | 2001 | Trans N Atlantic - S Pacific | -   | - 492  |
| GeP&CO J, K, L        | 2002 | Trans N Atlantic - S Pacific | -   | - 457  |
| ICECOLORS 90          | 1990 | Bellingshausen Sea           | R. Bidigare   | 31     |
| IRONEX I 93           | 1993 | S Pacific                    | -   | 15 10  |
| MLML 91               | 1991 | Off Iceland coast            | -   | 56     |
| MOCE-1                | 1992 | N Pacific                    | C. Trees  | 28     |
| MOCE-3                | 1994 | N Pacific                    | -   | 73     |
| MOCE-4                | 1998 | N Pacific                    | -   | 216    |
| MOCE-6                | 2000 | N Pacific                    | -   | 115    |
| OMEX I CD84           | 1994 | NE Atlantic                  | <a href="http://www.bodc.ac.uk">http://www.bodc.ac.uk</a>                         | 5      |
| OMEX I CD94           | 1995 | NE Atlantic                  | -   | 9      |
| OMEX I VLD154         | 1995 | NE Atlantic                  | -   | 56     |
| OMEX I DI216          | 1995 | NE Atlantic                  | -   | 15     |
| OMEX I PS211          | 1995 | NE Atlantic                  | -   | 62     |
| OMEX II CD105 B       | 1997 | NE Atlantic                  | -   | 20     |
| OMEX II CD110 B       | 1998 | NE Atlantic                  | -   | 41     |
| OMEX II BG9815C       | 1998 | NE Atlantic                  | -   | 20     |
| OMEX II CD114A        | 1998 | NE Atlantic                  | -   | 2      |
| OMEX II BG9919B       | 1999 | NE Atlantic                  | -   | 12     |
| OMEX II BG9919C       | 1999 | NE Atlantic                  | -   | 17     |

## Auxiliary materiall

### Appendix A

#### Summary of the data collection activities for both databases used in the present study

Note infra-table (see Tables S1 and S2)

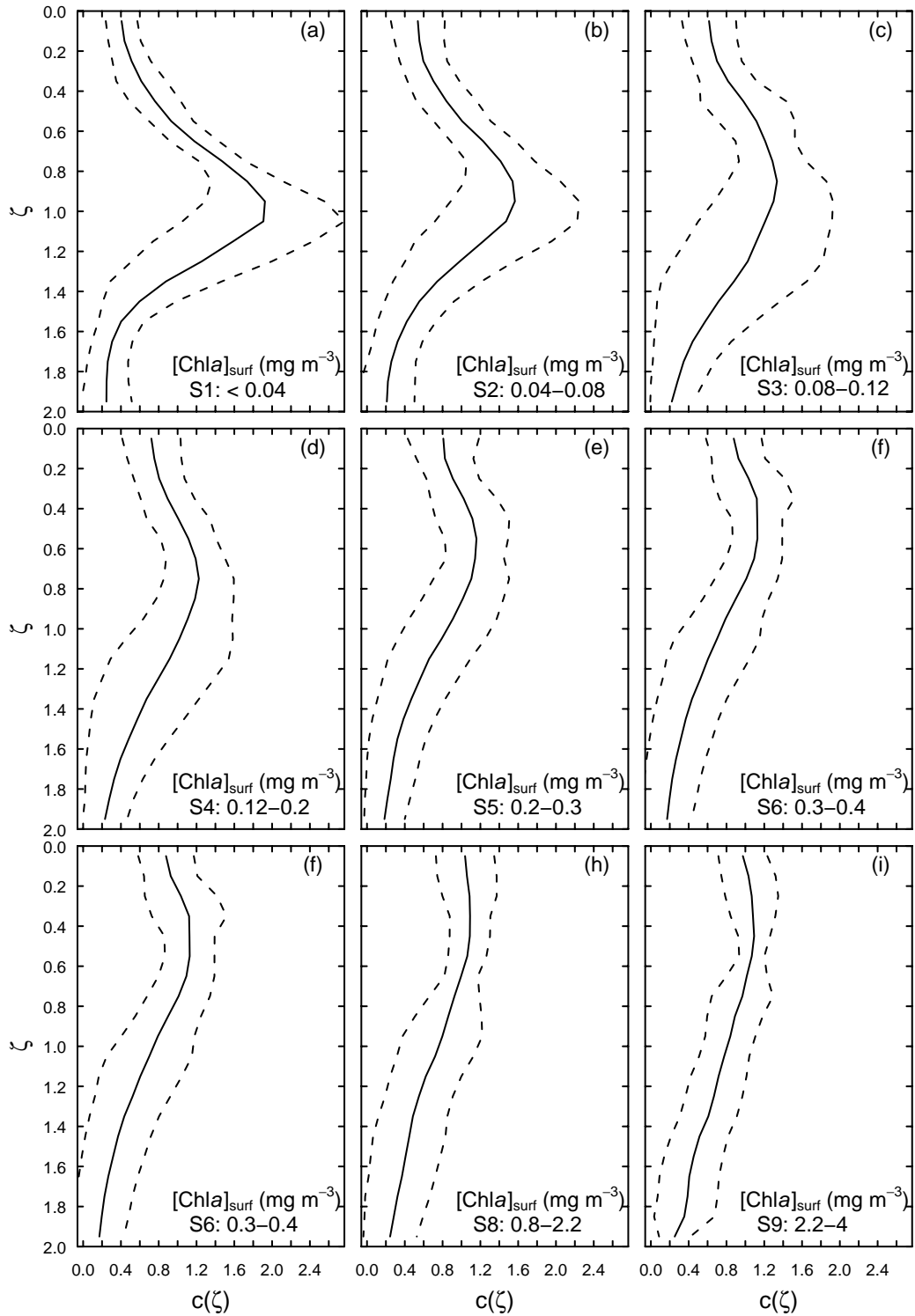
- (1) Claustre, H., P. Kerherve, J. C. Marty, L. Prieur, C. Videau, and J. H. Hecq (1994), Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: Ecological and biogeochemical implications, *J. Mar. Res.*, 52(3-5), 711-742.
- (2) Gibb, S. W., R. G. Barlow, D. G. Cummings, N. W. Rees, C. Trees, P. M. Holligan, and D. Suggett (2000), Surface phytoplankton pigment distributions in the Atlantic Ocean: An assessment of basin scale variability, *Prog. Oceanogr.*, 45, 339-368.
- (3) Barlow, R. G., J. Aiken, P. M. Holligan, D. G. Cummings, S. Maritorea, and S. B. Hooker (2002), Phytoplankton pigment and absorption characteristics along meridional transects in the Atlantic Ocean, *Deep Sea Res., Part I*, 49(4), 637-660.
- (4) Cailliau, C., H. Claustre, and S. Giannino (1997), Chemotaxonomic analysis of phytoplankton distribution in the Indian sector of the Southern Ocean during late austral summer, *Oceanol. Acta*, 20(5), 721-732.
- (5) Barlow, R. G., R. F. C. Mantoura, and D. G. Cummings (1999), Monsoonal influence on the distribution of phytoplankton pigments in the Arabian Sea, *Deep Sea Res., Part II*, 46(3-4), 677-699.
- (6) Barlow, R. G., R. F. C. Mantoura, M. A. Gough, and T. W. Fileman (1993), Pigment signatures of the phytoplankton composition in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom, *Deep Sea Res., Part II*, 40(1-2), 459-477.
- (7) Barlow, R. G., R. F. C. Mantoura, and D. G. Cummings (1998), Phytoplankton pigment distributions and associated fluxes in the Bellingshausen Sea during the austral spring 1992, *J. Mar. Systems*, 17(1-4), 97-113.
- (8) <http://wwwold.nioz.nl/projects/dcm/>
- (9) Vidussi, F., J. C. Marty, and J. Chiaverini (2000), Phytoplankton pigment variations during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean Sea, *Deep Sea Res., Part I*, 47(3), 423-445.
- (10) Bidigare, R. R., and M. E. Ondrusek (1996), Spatial and temporal variability of phytoplankton pigment distributions in the Central Equatorial Pacific Ocean, *Deep Sea Res., Part II*, 43(4-6), 809-833.
- (11) Claustre, H., and J. C. Marty (1995), Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the Tropical North Atlantic, *Deep Sea Res., Part I*, 42(8), 1475-1493.
- (12) Mackey, D. J., H. W. Higgins, M. D. Mackey, and D. Holdsworth (1998), Algal class abundances in the western equatorial Pacific: estimation from HPLC measurements of chloroplast pigments using CHEMTAX, *Deep Sea Res., Part I*, 45(9), 1441-1468.
- (13) Mackey, D. J., J. Blanchot, H. W. Higgins, and J. Neveux (2002b), Phytoplankton abundances and community structure in the equatorial Pacific, *Deep Sea Res., Part II*, 49, 2561-2582.
- (14) Higgins, H. W., and D. J. Mackey (2000), Algal class abundances estimated from chlorophyll and carotenoid pigments, in the western Equatorial Pacific under El Niño and non-El Niño conditions, *Deep Sea Res., Part I*, 47(8), 1461-1483.
- (15) Special issue (1998), The Galapagos Iron Experiments: A tribute to John Martin, *Deep Sea Res., Part II*, 45(6).
- (16) Stuart, V., S. Sathyendranath, E. J. H. Head, T. Platt, B. D. Irwin, and H. Maass (2000),

Bio-optical characteristics of diatom and prymnesiophyte populations in the Labrador Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 201, 91-106.

- (17) Vidussi, F., H. Claustre, B. B. Manca, A. Luchetta, and J. C. Marty (2001), Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter, *J. Geophys. Res.*, 106(C9), 19,939-19,956.
- (18) Stuart, V., O. Ulloa, S. Sathyendranath, T. Platt, G. Alarcon, H. Major, and E. J. H. Head (2004), Characteristics of phytoplankton populations in the upwelling system off the coast of Chile, *Rev. Chilena Hist. Nat.*, In press.
- (19) <http://wwwold.nioz.nl/en/facilities/dmg/niop/niop.htm>
- (20) Claustre, H., A. Morel, M. Babin, C. Cailliau, D. Marie, J. C. Marty, D. Tailliez, and D. Vaultot (1999), Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the Tropical Pacific: Scales, patterns, and biogeochemical implications, *J. Geophys. Res.*, 104(C2), 3401-3422.
- (21) <http://www.cofc.edu/~ditullio/rosssea.html>
- (22) Ondrusek, M. E., R. R. Bidigare, S. T. Sweet, D. A. Defreitas, and J. M. Brooks (1991), Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific Ocean in relation to physical and optical variability, *Deep Sea Res.*, 38(2), 243-266.
- (23) Stuart, V., S. Sathyendranath, T. Platt, H. Maass, and B. D. Irwin (1998), Pigments and species composition of natural phytoplankton populations: Effect on the absorption spectra, *J. Plankton Res.*, 20, 187-217.
- (24) DiTullio, G. R., M. E. Geesey, D. R. Jones, K. L. Daly, L. Campbell, and O. S. J. Walker (2003), Phytoplankton assemblage structure and primary productivity along 170°W in the South Pacific Ocean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 255, 55-80.
- (25) Dandonneau, Y., P. Y. Deschamps, J. M. Nicolas, H. Loisel, J. Blanchot, Y. Montel, F. Thieuleux, and G. Bécu (2004), Seasonal and interannual variability of ocean color and composition of phytoplankton communities in the North Atlantic, Equatorial Pacific and South Pacific, *Deep Sea Res., Part II*, In press.

## Auxiliary material

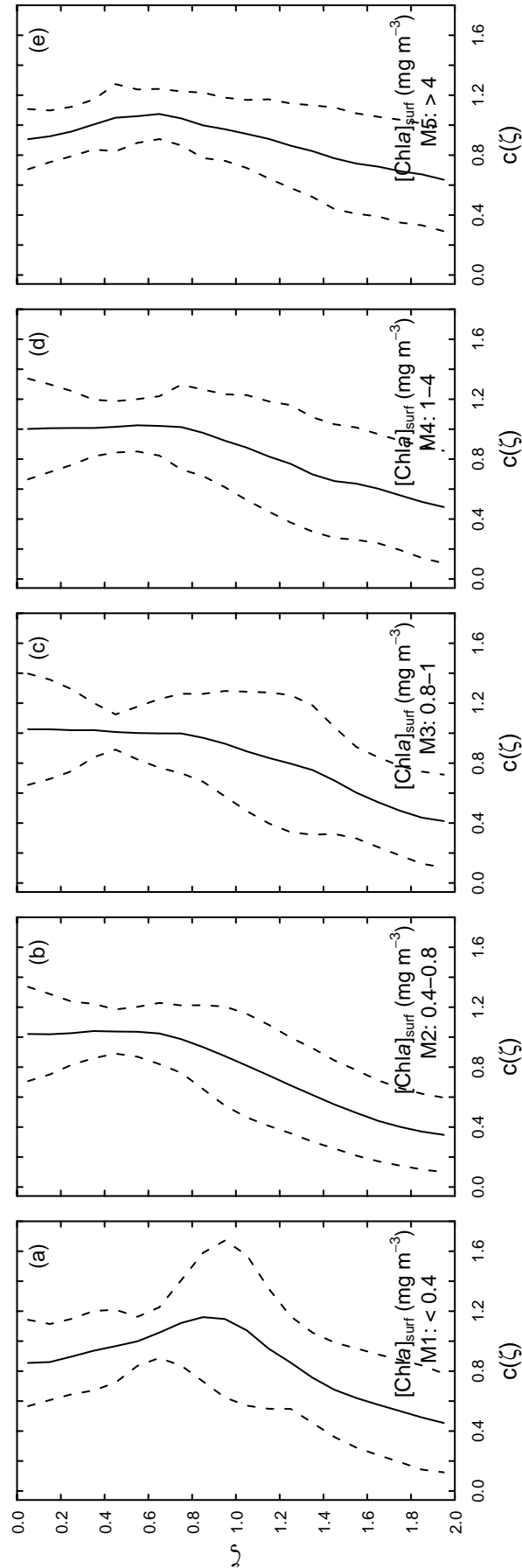
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S1:** Average dimensionless Chla profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

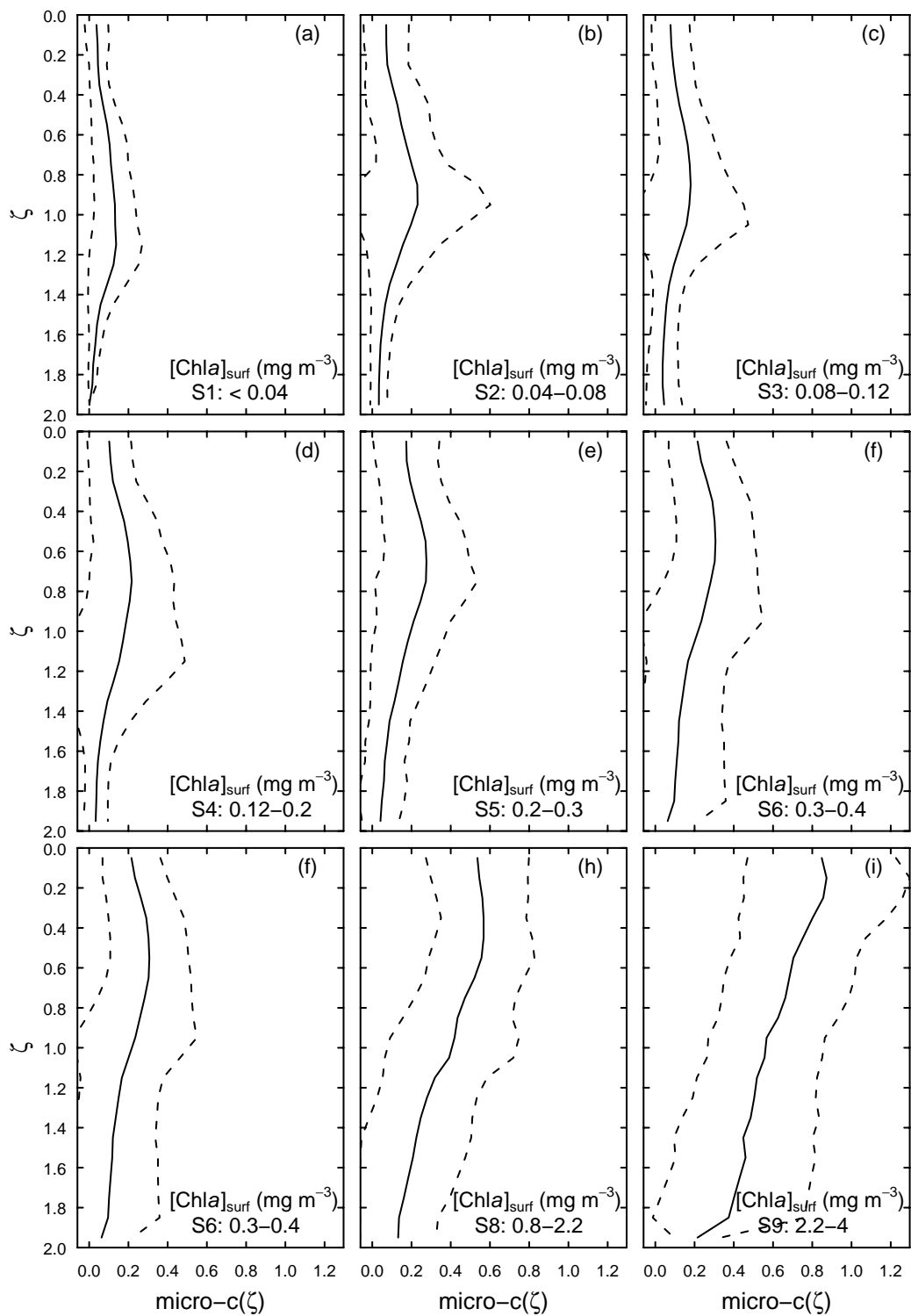
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S2:** Average dimensionless Chla profiles for each trophic category (M1 to M5) of mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

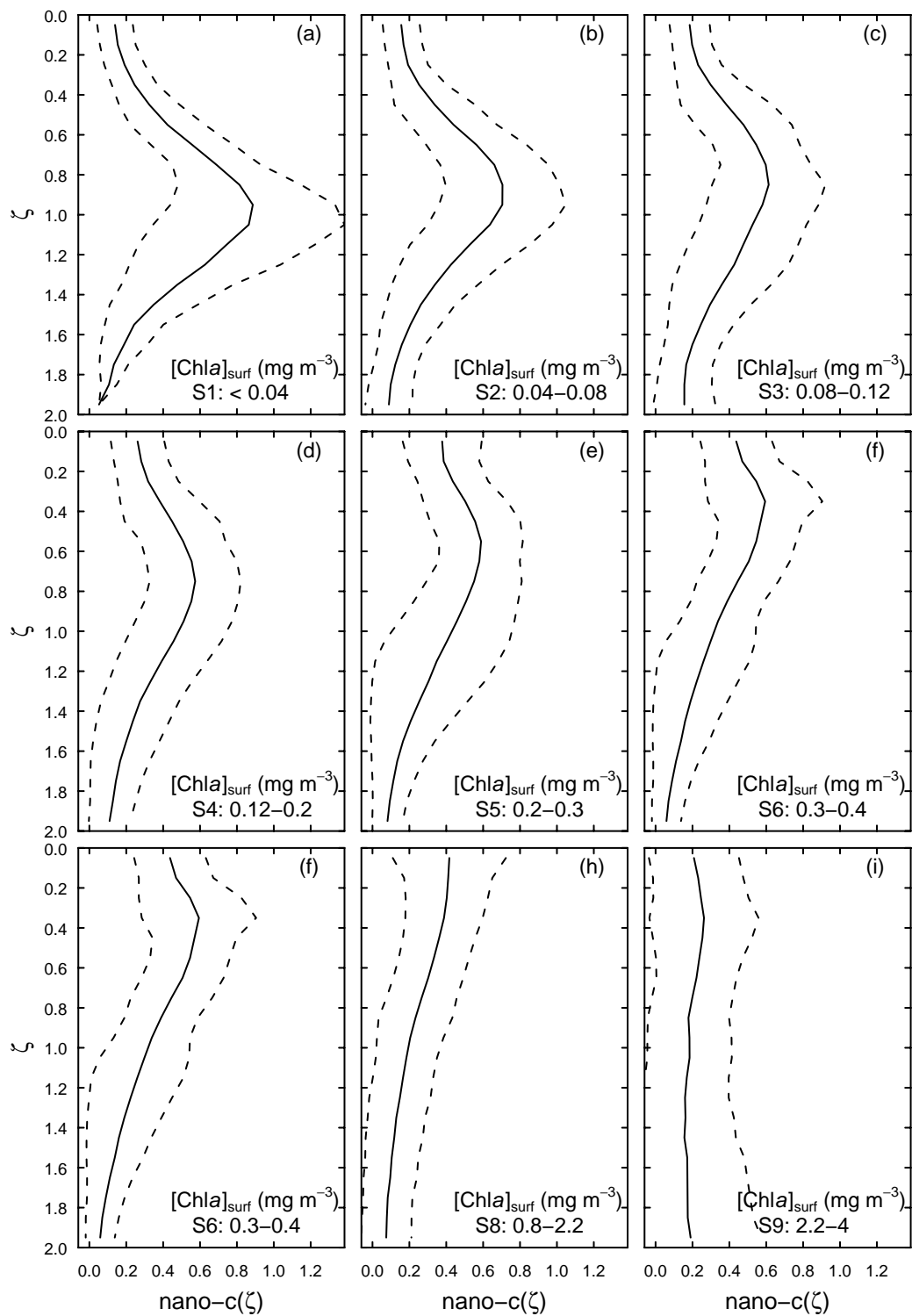
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S3:** Average dimensionless micro-Chla profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

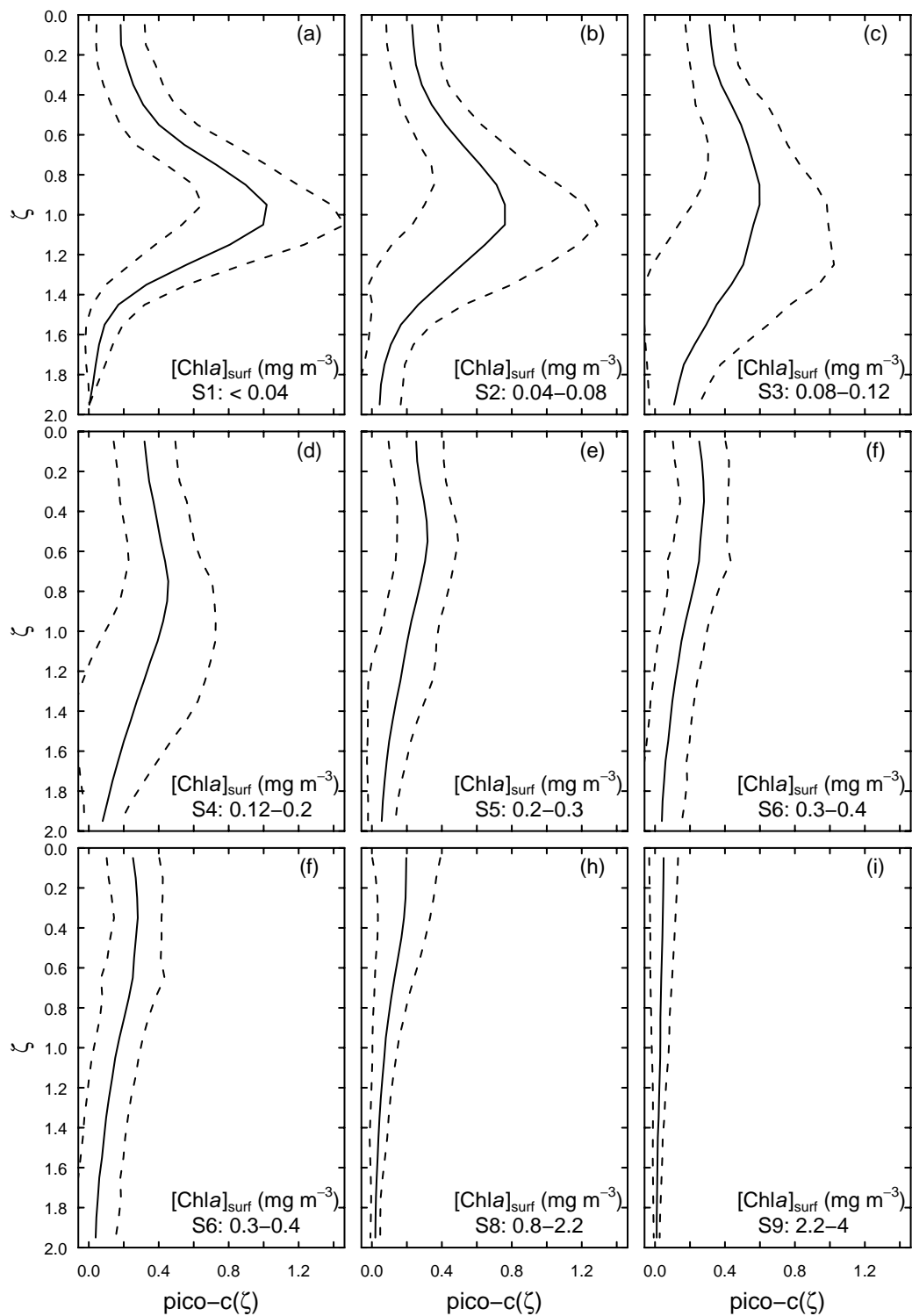
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S4:** Average dimensionless nano-Chla profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

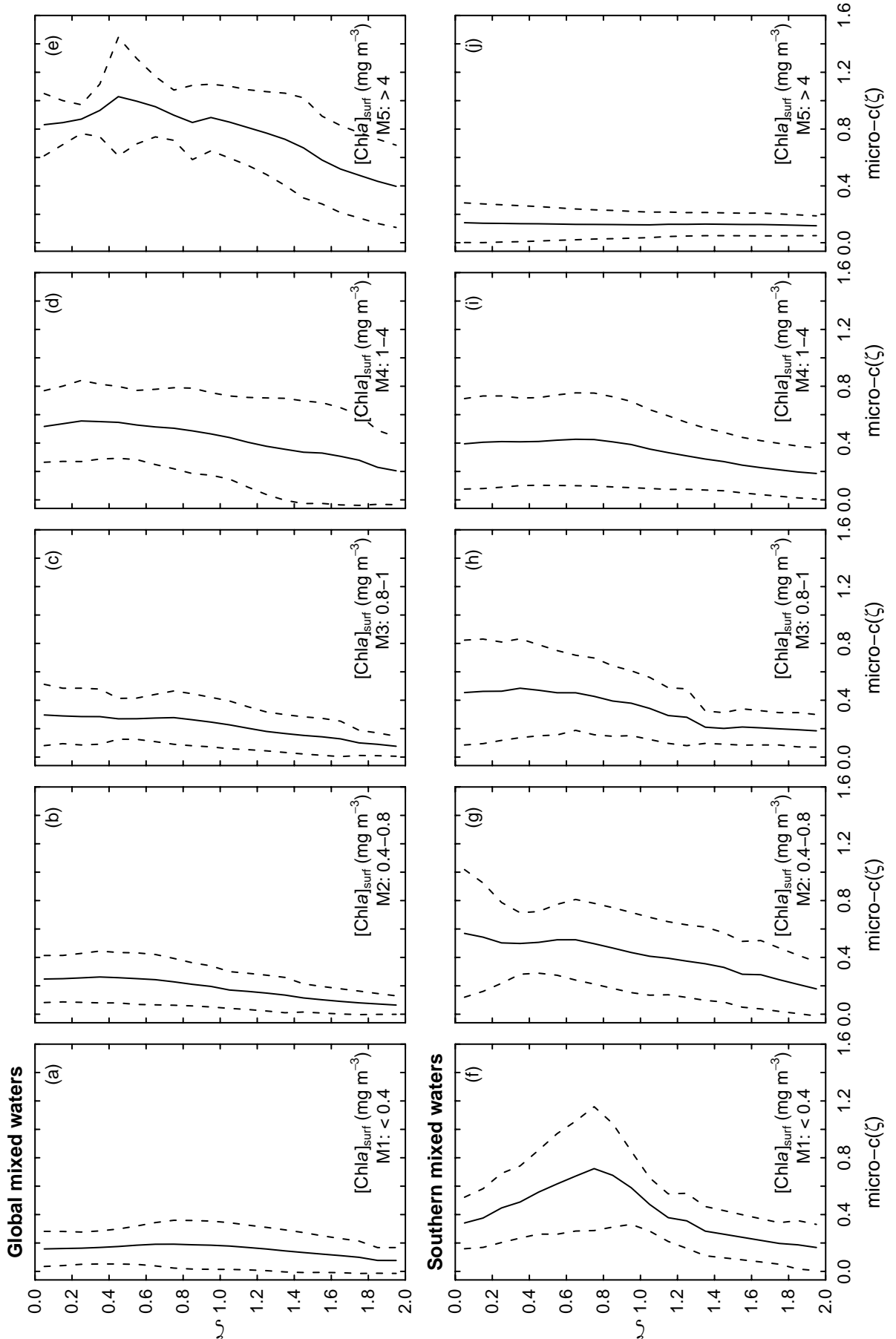
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S5:** Average dimensionless pico-Chla profiles for each trophic category (S1 to S9) of stratified waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

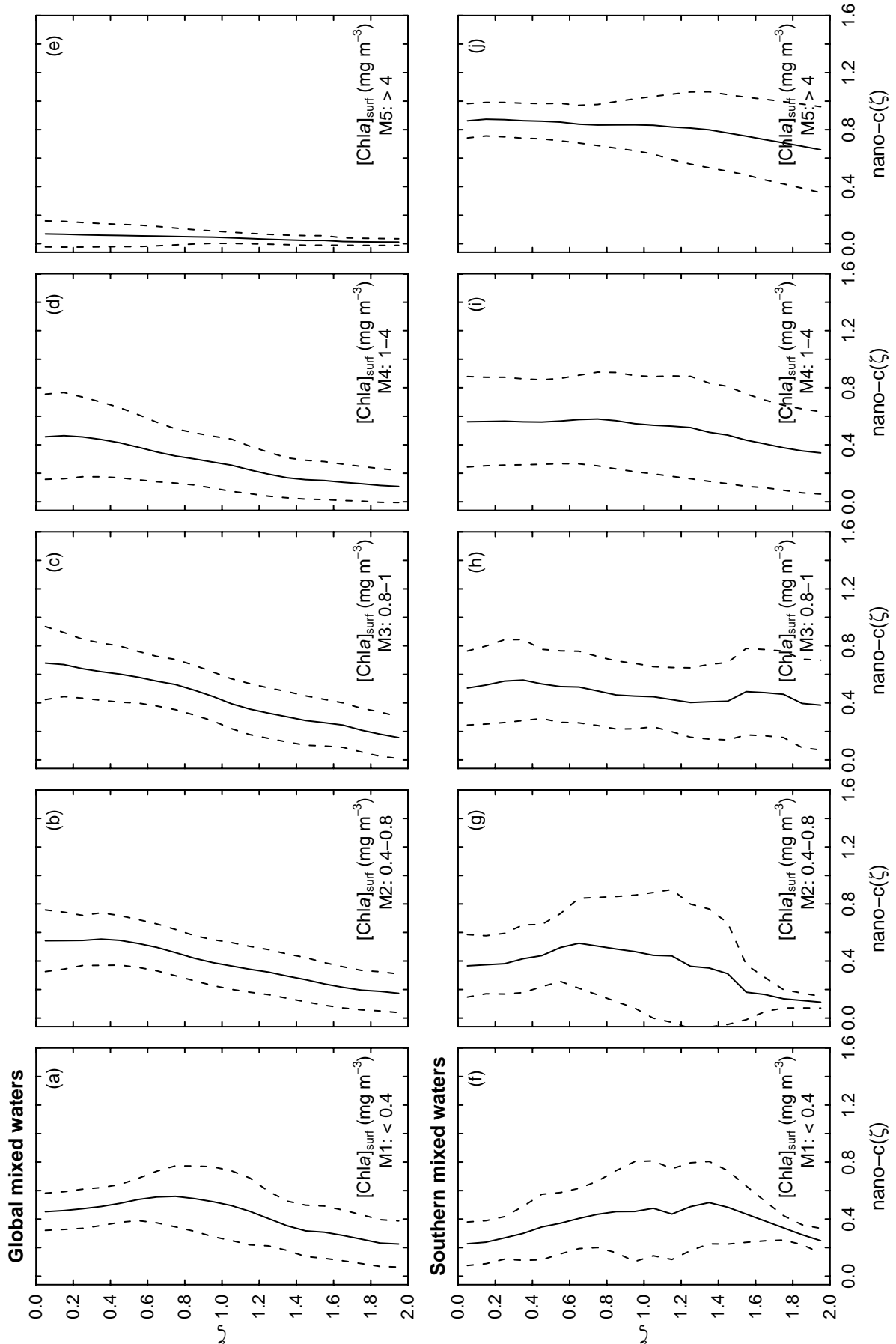
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S6:** Average dimensionless micro-Chla profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a–e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f–j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

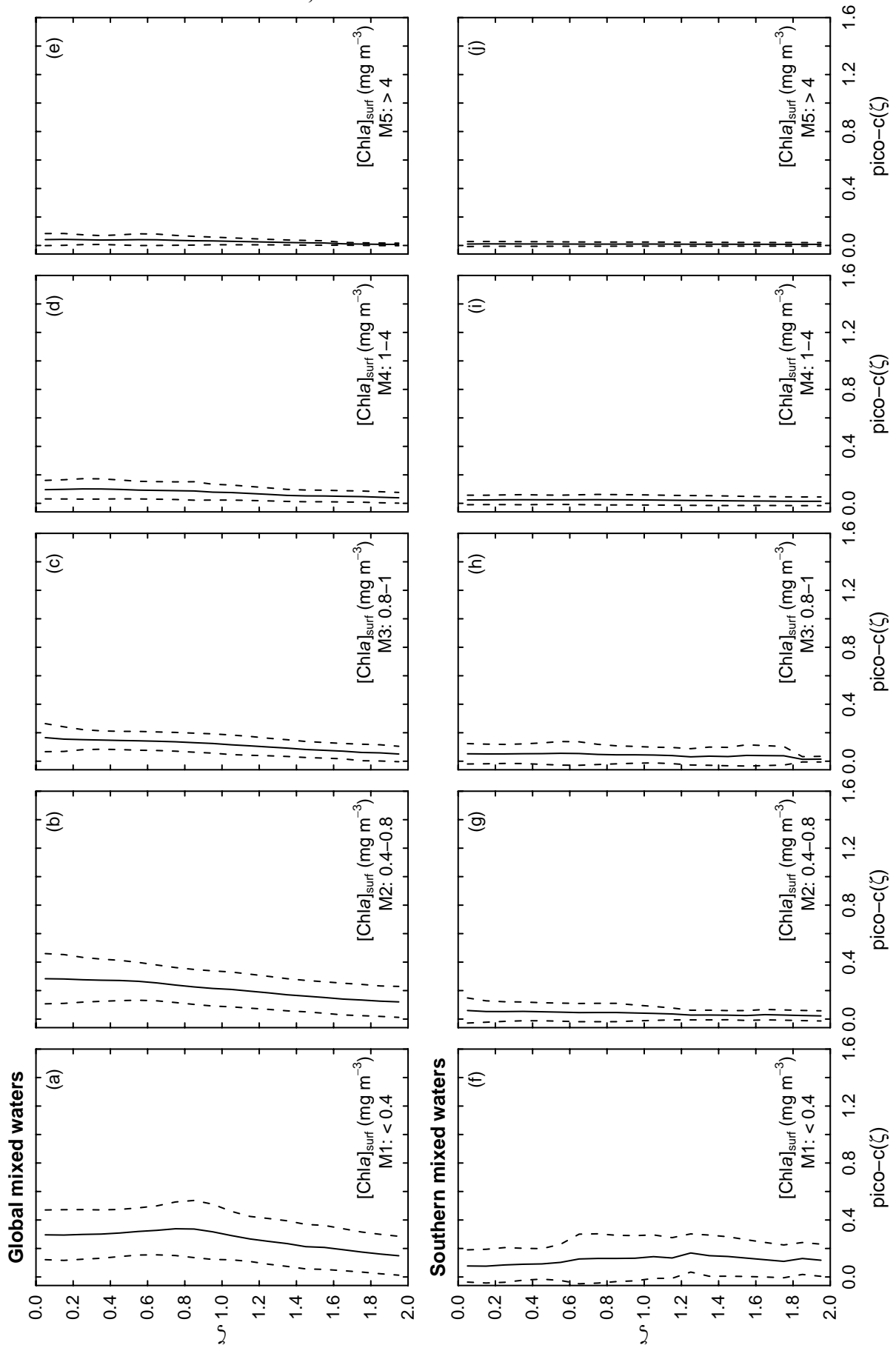
### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S7:** Average dimensionless nano-Chla profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a–e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f–j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

## Auxiliary material

### Appendix B: Average dimensionless profiles of Chla, micro-Chla, nano-Chla and pico-Chla, and their standard deviations



**Figure S8:** Average dimensionless pico-Chla profiles for each trophic category (M1 to M5) of (a-e) global mixed waters (excluding southern waters) and (f-j) southern mixed waters. The dashed lines represent the mean values  $\pm$  SD.

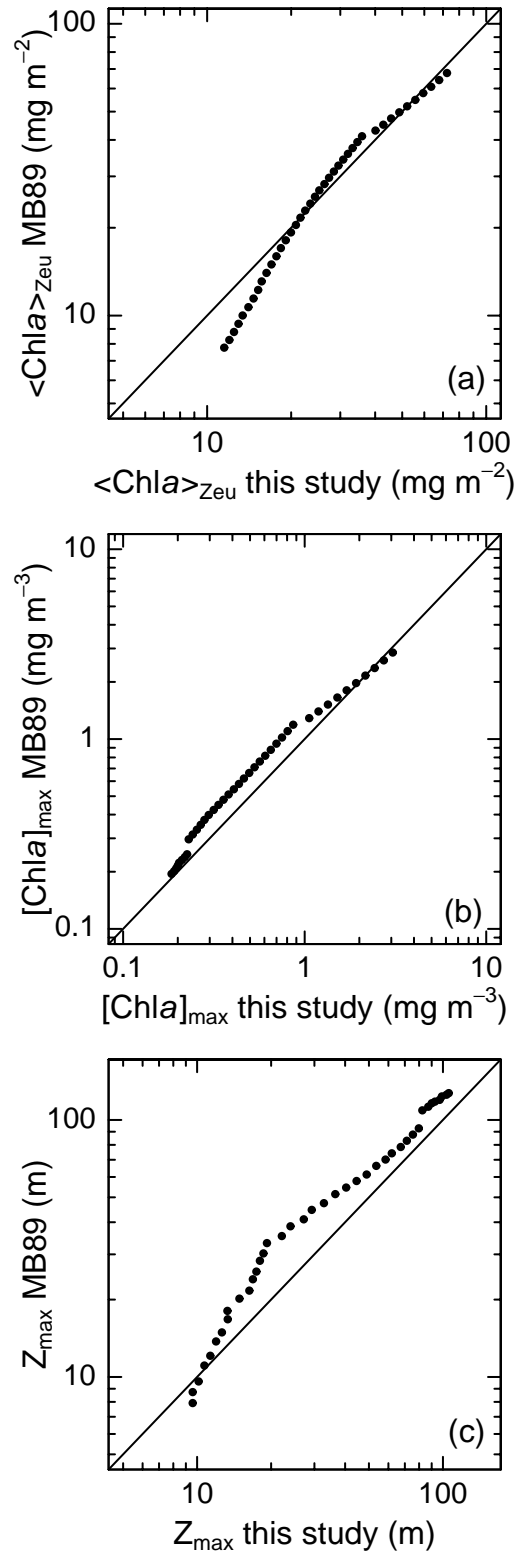
## Auxiliary material

### Appendix C

#### Predicting the chlorophyll *a* vertical profiles:

#### Comparison of the present parameterization and of the parameterization proposed by MB89

For such a comparison, forty  $[Chla]_{surf}$  values, regularly spaced in terms of their logarithms, have been generated within the interval  $0.04\text{--}3\text{ mg m}^{-3}$ . For each of these  $[Chla]_{surf}$  values, the  $[Chla]$  profiles are reconstructed either by using the MB89 parameterization or the present one. Then, three main characteristics or descriptors of these profiles are compared, namely: the average concentration,  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$ , the peak value,  $[Chla]_{max}$ , and the actual depth of the peak,  $Z_{max}$  (Figure C1). Globally, both parameterizations generate similar values for these shape characteristics. In low-*Chla* waters, however,  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  is significantly larger here than it was in MB89. Another significant divergence is for  $Z_{max}$  which, in the middle of its range (20–30 m), is smaller with the present parameterization than it was by using MB89. This is partly a result of the differing bio-optical models used to infer  $Z_{eu}$ . For mixed waters (without a deep maximum), there is no equivalent comparison; indeed, the comparison reduces to the relationship between  $\langle Chla \rangle_{Z_{eu}}$  and  $[Chla]_{surf}$ , which has already been noted as being identical in the two studies (see Figure 3b).



**Figure S9:** (a) The integrated content within the euphotic layer  $\langle \text{Chla} \rangle_{\text{Zeu}}$ , (b) the maximal concentration  $[\text{Chla}]_{\text{max}}$  and (c) the depth of the maximal concentration  $Z_{\text{max}}$ , according to the present parameterization and to the MB89 parameterization.

## Auxiliary material

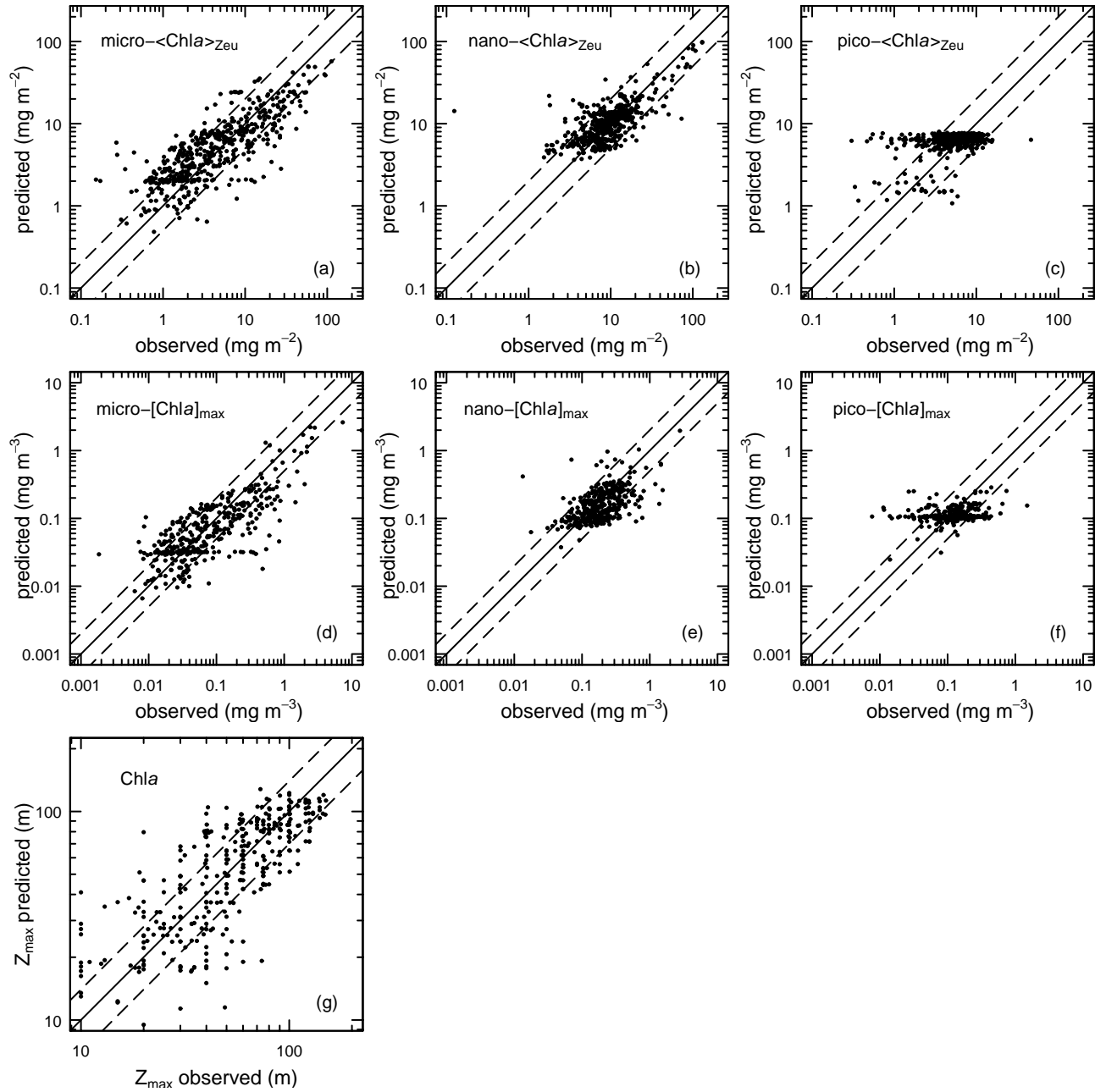
### Appendix D: Respective contributions of the three phytoplankton groups within the euphotic layer

**Table S3:** The average proportions (in %) of micro-Chl*a*, nano-Chl*a*, and pico-Chl*a* within the 0– $Z_{eu}$  layer, for each trophic category, for stratified (S1 to S9), and mixed waters (M1 to M5).

| Trophic class   | Average [Chl <i>a</i> ] <sub>surf</sub> (mg m <sup>-3</sup> ) | $f_{micro}$ (%) | $f_{nano}$ (%) | $f_{pico}$ (%) |      |
|---|---|-----------------|----------------|----------------|------|
| <b>Stratified waters</b>                                  | S1  | 0.032           | 8.1            | 44.4           | 47.5 |
|   | S2  | 0.062           | 14.3           | 41.8           | 43.9 |
|   | S3  | 0.098           | 13.2           | 41.1           | 45.8 |
|   | S4  | 0.158           | 16.8           | 43.9           | 39.3 |
|   | S5  | 0.244           | 22.8           | 49.4           | 27.8 |
|   | S6  | 0.347           | 26.9           | 48.5           | 24.6 |
|   | S7  | 0.540           | 32.0           | 45.6           | 22.4 |
|   | S8  | 1.235           | 51.8           | 33.2           | 15.0 |
|   | S9  | 2.953           | 74.0           | 22.0           | 4.0  |
| <b>Global mixed waters<br/>(southern waters excluded)</b> | M1  | 0.234           | 17.7           | 51.0           | 31.3 |
|   | M2  | 0.593           | 24.0           | 50.1           | 25.9 |
|   | M3  | 0.891           | 27.5           | 58.0           | 14.4 |
|   | M4  | 1.540           | 51.9           | 38.7           | 9.4  |
|   | M5  | 7.964           | 90.6           | 5.6            | 3.8  |
| <b>Southern mixed waters</b>                              | M1  | 0.345           | 54.7           | 34.9           | 10.4 |
|   | M2  | 0.605           | 50.6           | 44.4           | 5.0  |
|   | M3  | 0.889           | 44.3           | 50.6           | 5.0  |
|   | M4  | 1.956           | 41.0           | 56.6           | 5.0  |
|   | M5  | 5.755           | 13.3           | 85.7           | 1.0  |

## Auxiliary material

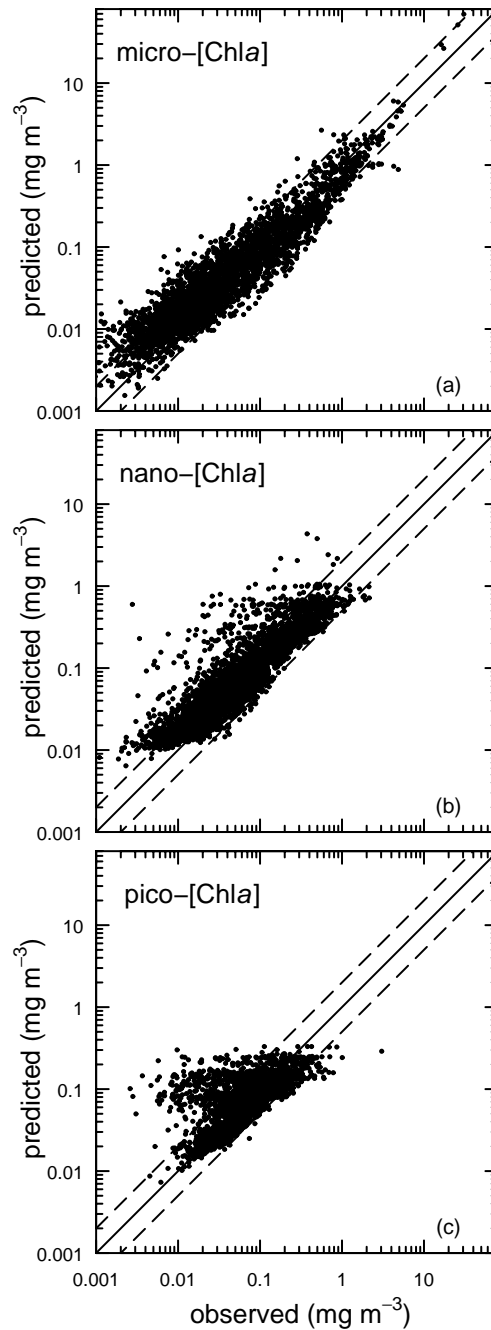
### Appendix E: Validating the predicted chlorophyll *a* related to micro-, nano-, and picoplankton populations



**Figure S10:** Predictions vs observations of the vertically integrated content for stratified and well-mixed waters all together (a–c), of the maximal concentration for stratified waters (d–f), and of the depth of the maximal concentration for stratified waters (g). The solid line is the 1:1 line. The dashed lines represent the 1:2 and the 2:1 lines.

## Auxiliary material

### Appendix E: Validating the predicted chlorophyll *a* related to micro-, nano-, and picoplankton populations



**Figure S11:** The predicted and observed micro-[Chla] (a), nano-[Chla] (b), and pico-[Chla] (c) for surface waters only. The solid line is the 1:1 line. The dashed lines represent the 1:2 and the 2:1 lines.

## **ANNEXE 2**

**Représentation des variables sur les premiers plans factoriels lors de  
l'analyse en composante principale**

**Table 2.1 : Coefficients de corrélation (r) entre les variables et les trois premiers axes principaux. Les coefficients de corrélation élevés au carré (r<sup>2</sup>) indiquent le pourcentage de contribution de chacune des variables à la formation des axes.**

| Variables                          | Composantes principales |                |        |                |        |                |
|------------------------------------|-------------------------|----------------|--------|----------------|--------|----------------|
|                                    | Axe 1                   |                | Axe 2  |                | Axe 3  |                |
|                                    | r                       | r <sup>2</sup> | r      | r <sup>2</sup> | r      | r <sup>2</sup> |
| <b>E<sub>k</sub></b>               | 0.416                   | 0.173          | -0.736 | 0.541          | -0.231 | 0.053          |
| <b>P<sup>B</sup><sub>max</sub></b> | -0.093                  | 0.009          | -0.468 | 0.219          | -0.774 | 0.599          |
| <b>α<sup>B</sup></b>               | -0.428                  | 0.183          | 0.565  | 0.319          | -0.538 | 0.289          |
| <b>ā*</b>                          | 0.352                   | 0.124          | -0.052 | 0.003          | -0.242 | 0.059          |
| <b>Φ<sub>cmax</sub></b>            | -0.516                  | 0.267          | 0.479  | 0.229          | -0.383 | 0.147          |
| <b>[Chla]</b>                      | -0.666                  | 0.443          | -0.418 | 0.175          | -0.138 | 0.019          |
| <b>f<sub>micro</sub></b>           | -0.771                  | 0.594          | -0.592 | 0.351          | 0.077  | 0.006          |
| <b>f<sub>nano</sub></b>            | 0.082                   | 0.007          | 0.583  | 0.340          | -0.376 | 0.141          |
| <b>f<sub>pico</sub></b>            | 0.770                   | 0.592          | 0.175  | 0.031          | 0.217  | 0.047          |
| <b>SI</b>                          | -0.787                  | 0.620          | -0.572 | 0.328          | 0.056  | 0.003          |
| <b>NPP</b>                         | 0.811                   | 0.658          | -0.410 | 0.168          | -0.052 | 0.003          |
| <b>T</b>                           | 0.564                   | 0.319          | -0.251 | 0.063          | 0.038  | 0.001          |
| <b>[Nut]</b>                       | -0.655                  | 0.429          | -0.117 | 0.014          | 0.286  | 0.082          |
| <b>z/Z<sub>eu</sub></b>            | -0.536                  | 0.288          | 0.375  | 0.141          | 0.439  | 0.193          |

**Table 2.2 : Pourcentage d'information des différentes variables, représenté sur les deux premiers plans factoriels (CP1 x CP2) et (CP1 x CP3). La part de variation d'une variable expliquée par deux axes est obtenue en sommant les carrés des coefficients de corrélation entre la variable et chacun des axes considérés (Σr<sup>2</sup>; voir Table 2.1).**

|                                    | (CP 1 x CP 2) | (CP 1 x CP 3) |
|------------------------------------|---------------|---------------|
| <b>E<sub>k</sub></b>               | 0.715         | 0.227         |
| <b>P<sup>B</sup><sub>max</sub></b> | 0.228         | 0.607         |
| <b>α<sup>B</sup></b>               | 0.502         | 0.472         |
| <b>ā*</b>                          | 0.127         | 0.182         |
| <b>Φ<sub>cmax</sub></b>            | 0.496         | 0.414         |
| <b>[Chla]</b>                      | 0.618         | 0.462         |
| <b>f<sub>micro</sub></b>           | 0.945         | 0.600         |
| <b>f<sub>nano</sub></b>            | 0.347         | 0.148         |
| <b>f<sub>pico</sub></b>            | 0.623         | 0.639         |
| <b>SI</b>                          | 0.947         | 0.623         |
| <b>NPP</b>                         | 0.826         | 0.661         |
| <b>T</b>                           | 0.382         | 0.320         |
| <b>[Nut]</b>                       | 0.442         | 0.510         |
| <b>z/Z<sub>eu</sub></b>            | 0.429         | 0.481         |

### **ANNEXE 3**

**Profils moyens des paramètres photophysiques avec leurs écarts-types**

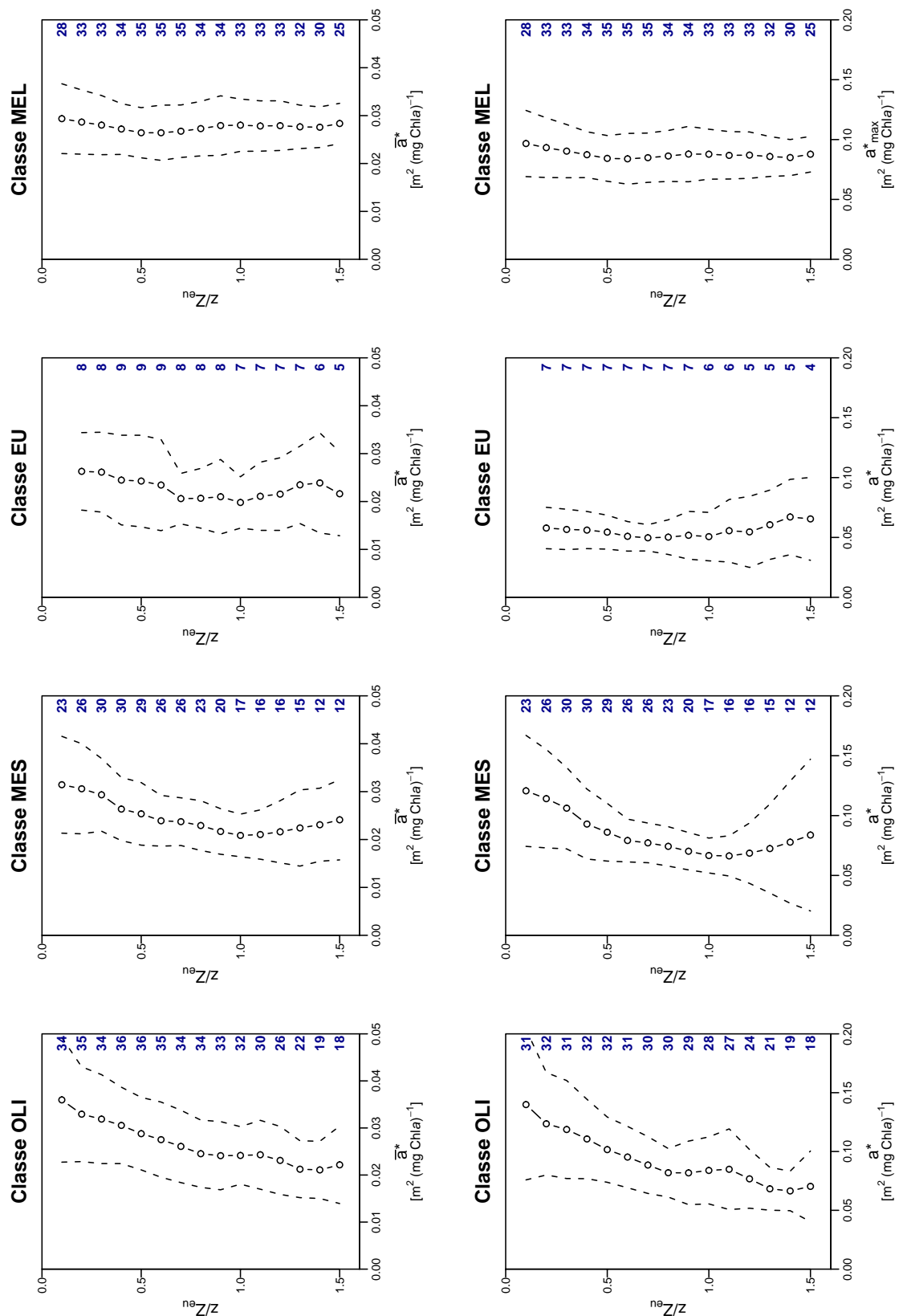


Figure 3.1 : Profils moyens des coefficients d'absorption spécifique du phytoplancton  $a^*$  et  $a^*_{\text{max}}$ , pour les catégories trophiques stratifiées (OLI, MES et EU) et la catégorie mélangée (MEL). Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes  $\pm$  sd. Les nombres indiquent le nombre d'échantillons disponible à chaque niveau de profondeur.

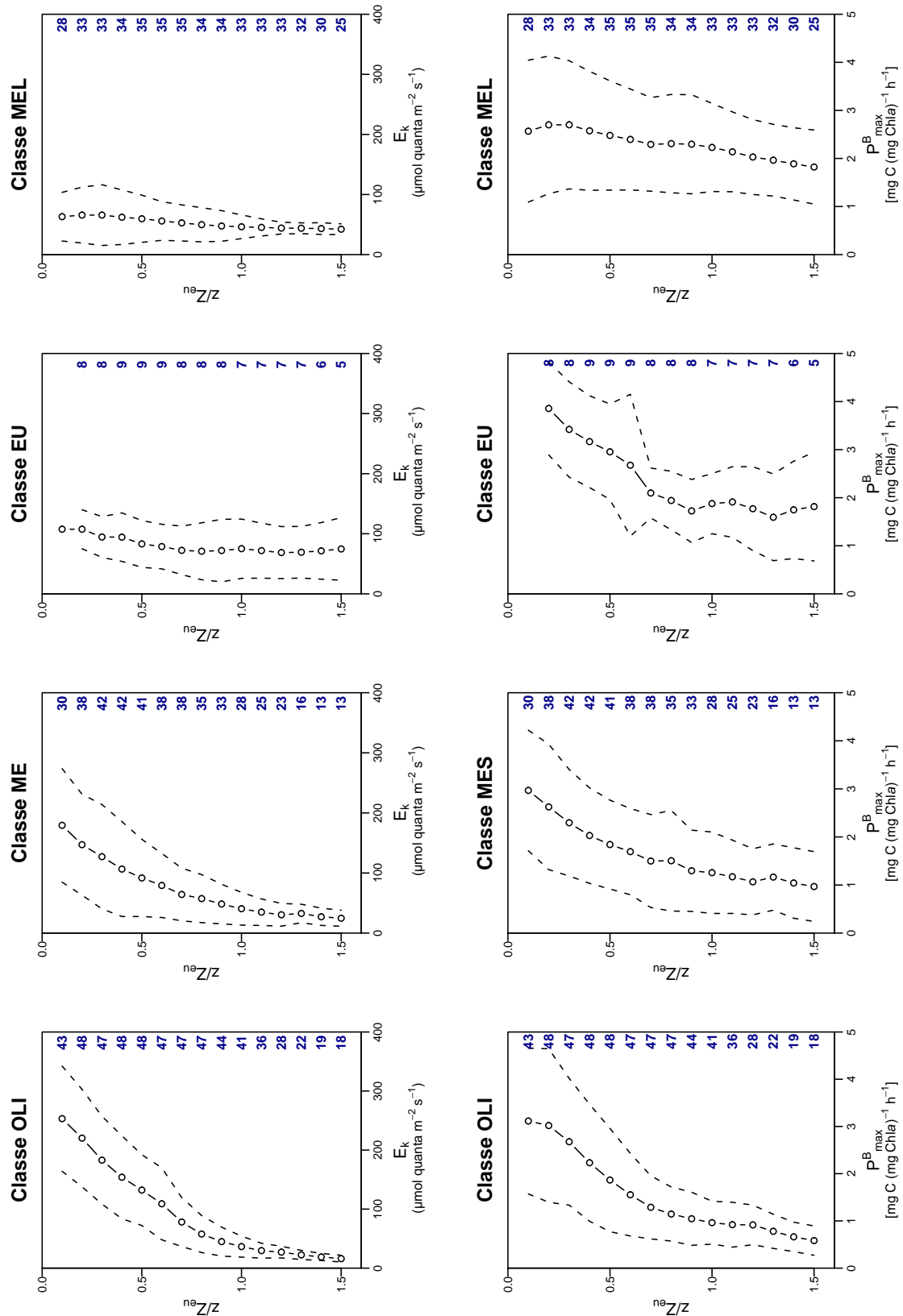
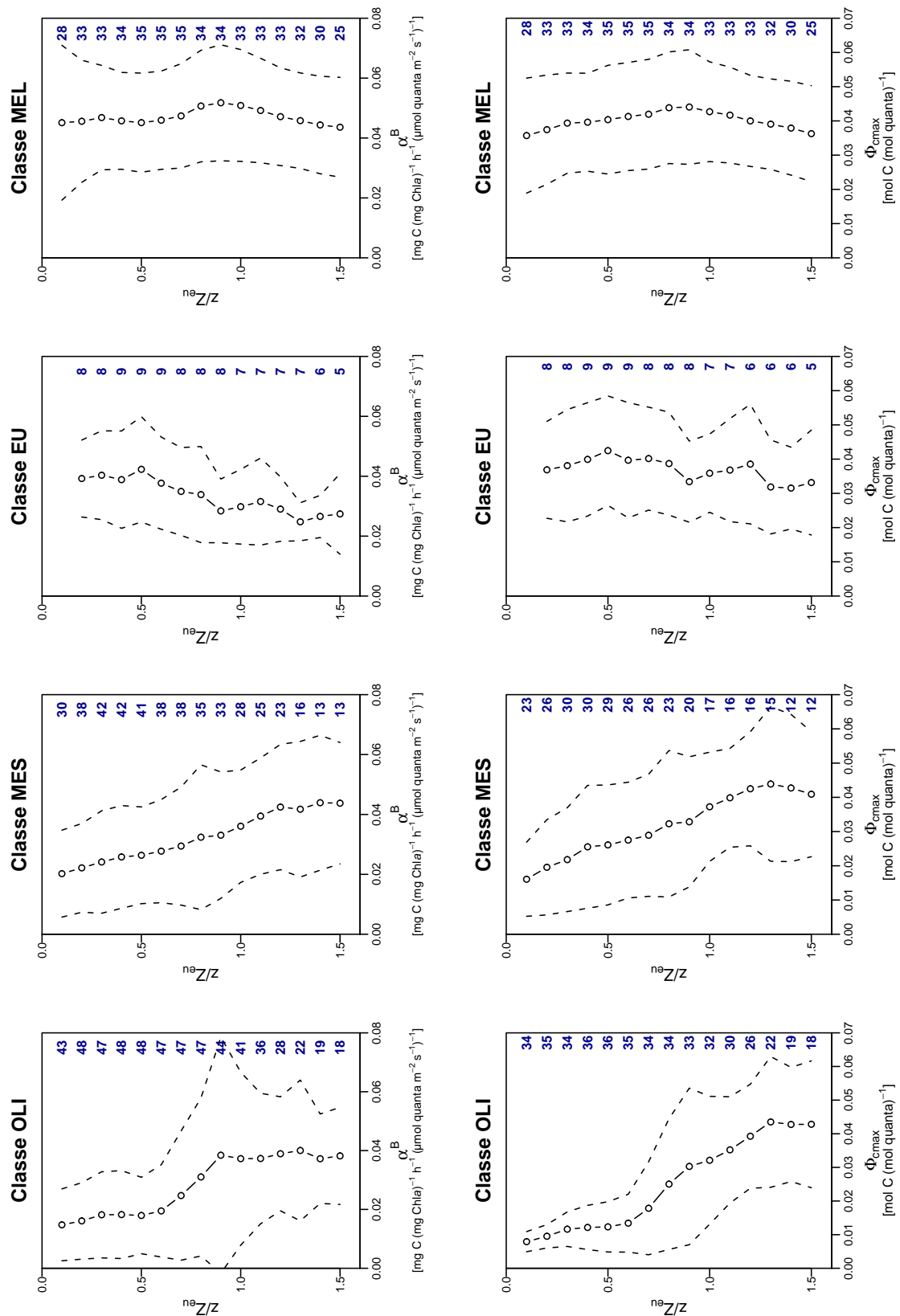


Figure 3.2 : Profils moyens des paramètres  $E_k$  et  $P_{max}^B$ , pour les catégories trophiques stratifiées (OLI, MES et EU) et la catégorie mélangée (MEL). Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes  $\pm$  sd. Les nombres indiquent le nombre d'échantillons disponible à chaque niveau de profondeur.



**Figure 3.3 : Profils moyens des paramètres  $\alpha^B$  et  $\Phi_{\text{max}}$ , pour les catégories trophiques stratifiées (OLI, MES et EU) et la catégorie mélangée (MEL). Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes  $\pm$  sd. Les nombres indiquent le nombre d'échantillons disponible à chaque niveau de profondeur.**

## **ANNEXE 4**

**Paramètres photophysiques utilisés pour les calculs  
de production primaire**

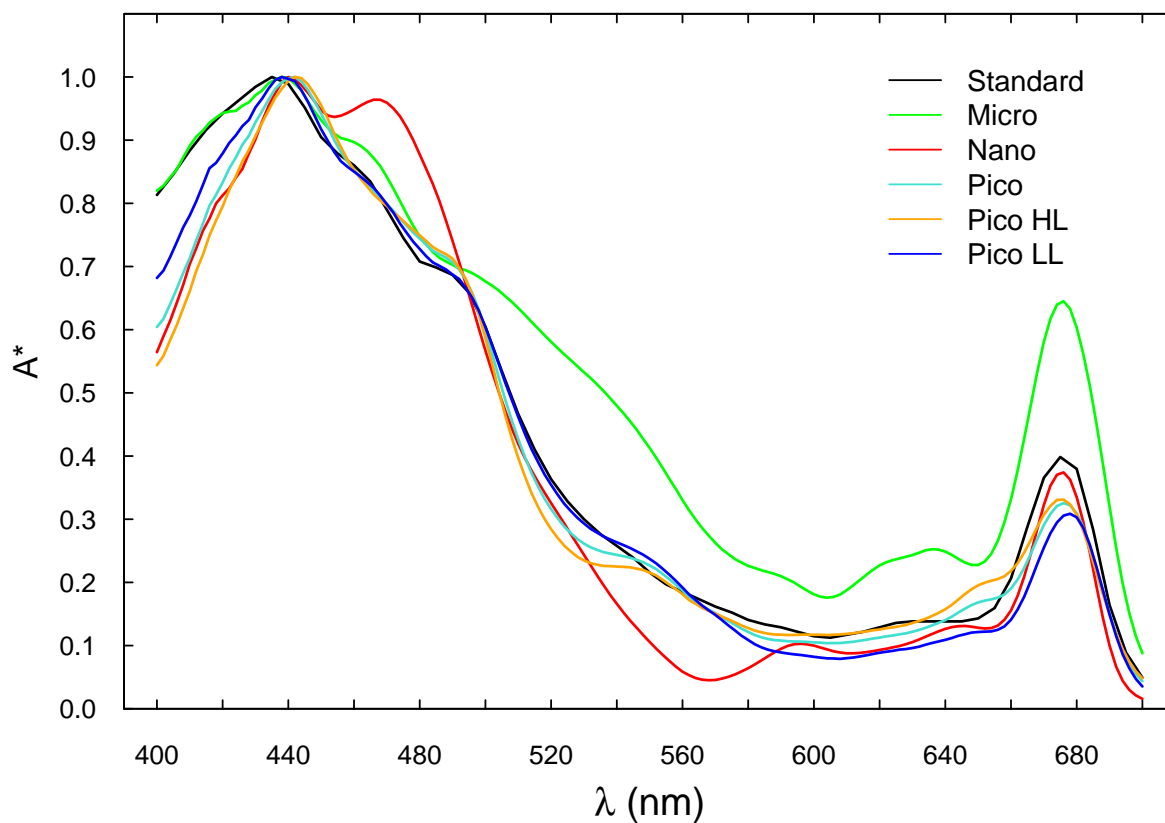


Figure 4.1 : Fonction sans dimension  $A^*(\lambda)$ , décrivant la forme spectrale de l'absorption spécifique du phytoplancton. La courbe noire représente la fonction  $A^*(\lambda)$  utilisée dans la version standard du modèle ainsi que pour les classes trophiques stratifiées (OLI, MES et EU) et mélangée (MEL). Sont également représentées les courbes d'absorption spécifiques du micro- (vert), nano- (rouge), pico- (turquoise), picophytoplancton HL (orange) et picophytoplancton LL (bleu). Ces fonctions sont obtenues en normalisant le spectre d'absorption  $a^*(\lambda)$  par le coefficient d'absorption maximal  $a^*_{\max}$ .

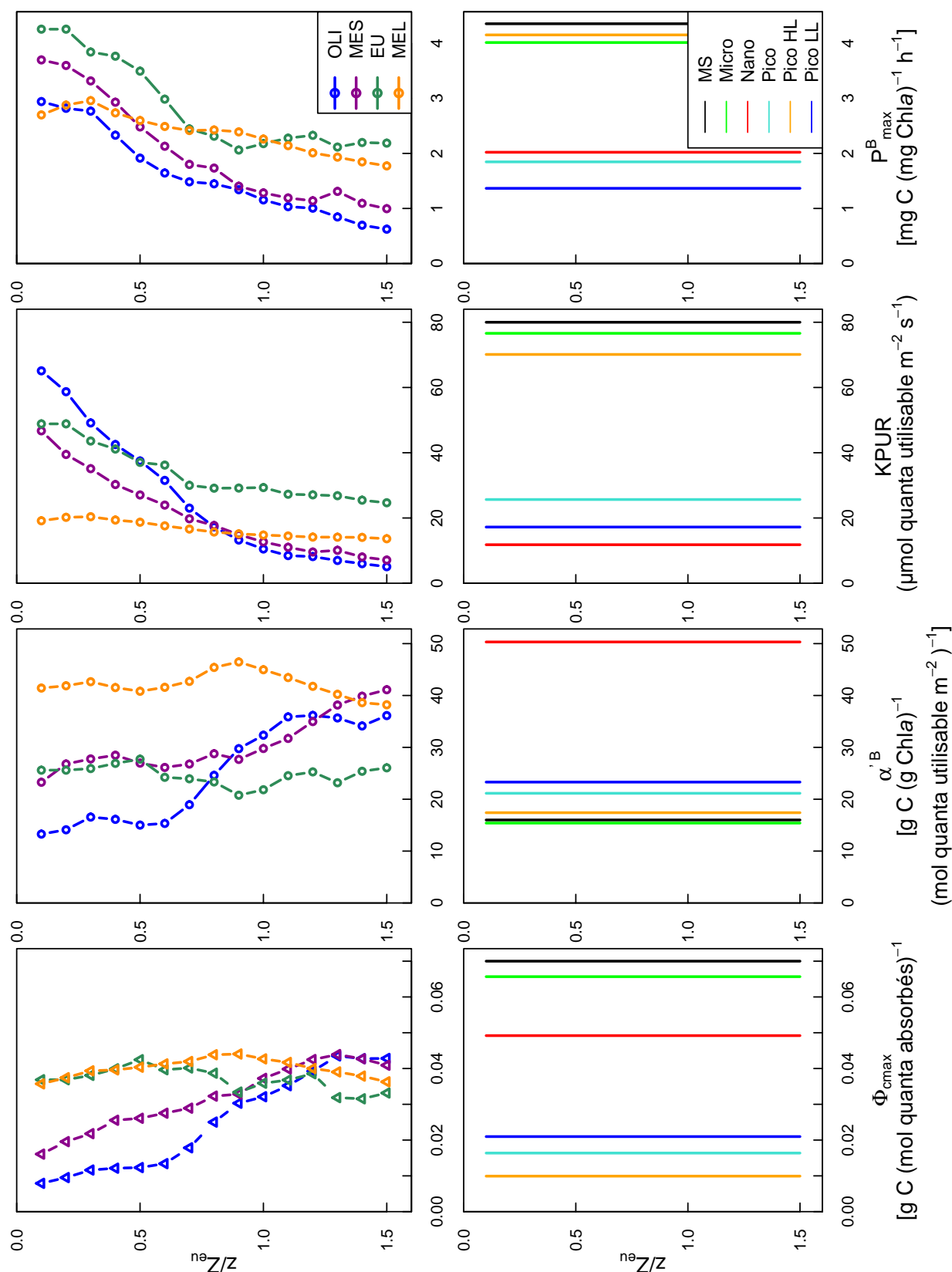


Figure 4.2 : Profils verticaux des paramètres photophysologiques nécessaires au calcul de la production primaire. En haut : paramètres calculés à partir de ceux émergeant de l'approche trophique, pour trois classes trophiques en régime hydrologique stratifié (OLI, MES, EU) et pour une classe en régime hydrologique mélangé (MEL). En bas : paramètres calculés à partir de ceux émergeant de l'approche taxinomique, pour trois groupes phytoplanctoniques : micro-, nano- et picophytoplancton et pour le picophytoplancton de surface (HL) et le picophytoplancton de subsurface (LL). Sont également représentés les paramètres standards du modèle (MS), définis par Morel *et al.* (1996).