



HAL
open science

Etude des cycles biogéochimiques du silicium et du carbone en milieu marin en lien avec la structure des communautés de diatomées

Karine Leblanc

► **To cite this version:**

Karine Leblanc. Etude des cycles biogéochimiques du silicium et du carbone en milieu marin en lien avec la structure des communautés de diatomées. Océan, Atmosphère. Aix-Marseille Université, 2023. tel-04816764

HAL Id: tel-04816764

<https://hal.science/tel-04816764v1>

Submitted on 3 Dec 2024

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.



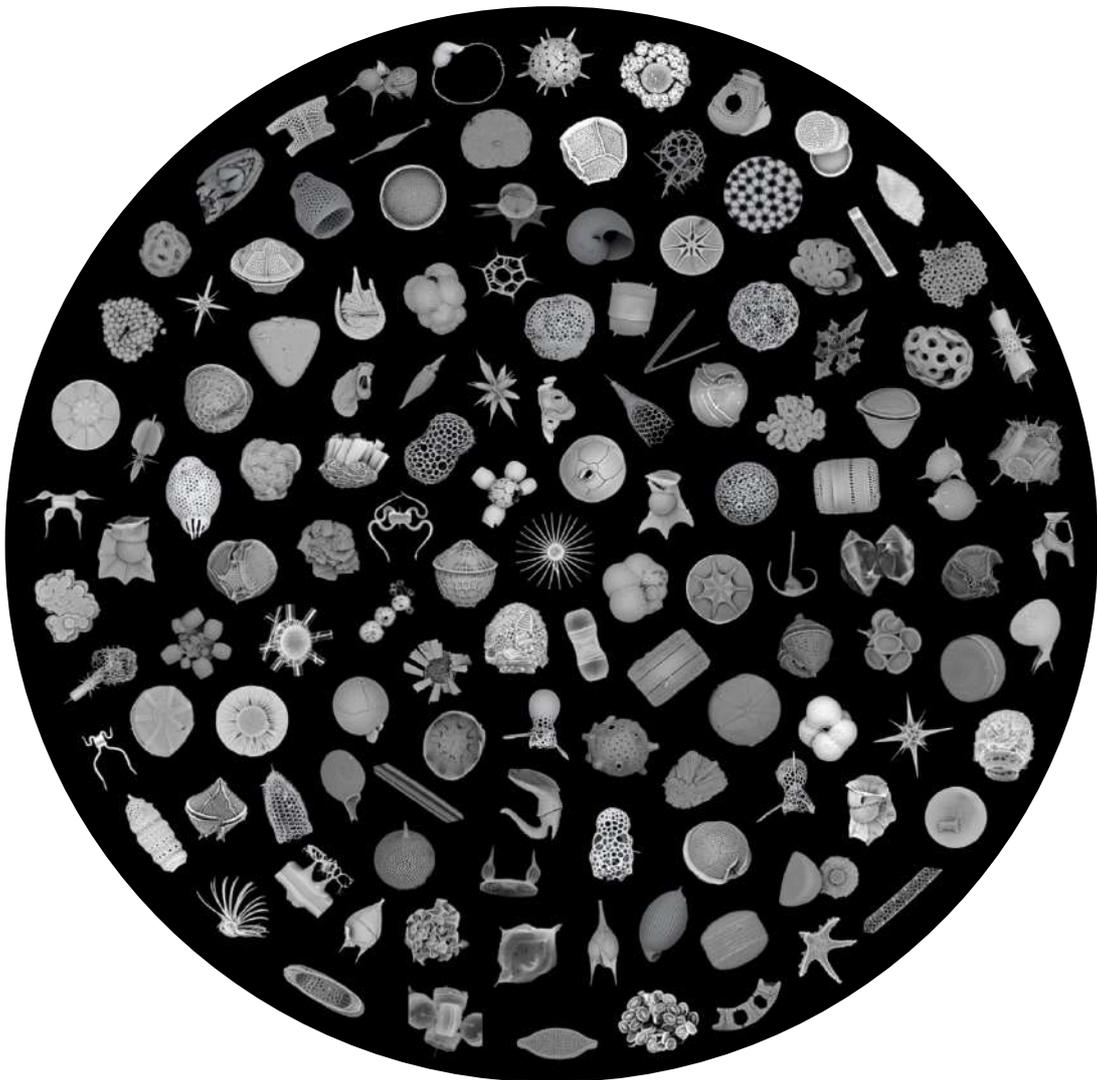
Distributed under a Creative Commons Attribution - NoDerivatives 4.0 International License

Mémoire présenté en vue de l'obtention d'une
Habilitation à Diriger les Recherches (HDR)

**Etude des cycles biogéochimiques du silicium et du carbone en
milieu marin en lien avec la structure des communautés de
diatomées**

par

Karine LEBLANC, CRCN CNRS



Soutenance devant le jury composé de :
France Van Wambeke (DR CNRS, Marseille)
Aude Leynaert (DR CNRS LEMAR, Brest)
Damien Cardinal (Pr. LOCEAN, Paris)
Urania Christaki (Pr. ULCO, Wimereux)
Philippe Pondaven (CR UBO, Brest)

1. Remerciements

Mes premiers remerciements vont à Bernard Quéguiner, d'abord professeur, puis encadrant de stage puis de thèse et enfin collègue. En tant que mentor, il m'a accompagnée et soutenue durant toute cette première partie de ma carrière. Il a su partager avec moi sa rigueur, sa culture scientifique et ses moments d'émerveillements devant l'incroyable ingéniosité des diatomées et du monde planctonique et les subtilités de la biogéochimie. Apprendre et travailler à ses côtés durant une vingtaine d'années a été une expérience formidable et qui m'a aidé à naviguer dans ce métier. Je lui dois beaucoup, à la fois pour le soutien, pour l'exemplarité de sa démarche scientifique et pour ses engagements plus politiques qui ont également orienté ma boussole interne. Je le remercie ici chaleureusement.

Je remercie également du fond du cœur Véronique Cornet, avec qui j'ai cheminé dans mon observation du plancton et dans l'apprentissage de l'identification des diatomées. Elle a été un soutien absolument indispensable dans tous les projets de recherche auxquels j'ai participé et une aide précieuse durant de nombreuses campagnes océanographiques. Sa gentillesse et son sourire à toute épreuve ont illuminé mon travail en mer et au laboratoire et ça a été un réel plaisir de partager ces moments avec elle toutes ces années.

La recherche scientifique étant avant tout pour moi une entreprise collective, rien du travail qui est présenté ici n'aurait pu aboutir sans les échanges permanents et la collaboration avec tous mes collègues chercheurs, enseignants, ingénieurs, administratifs et bien entendu avec tous les étudiants que j'ai eu le plaisir d'encadrer. Depuis le LOB, puis le LOPB, puis le MIO avec l'équipe CYBELE la bien nommée, et dans de nombreux autres laboratoires d'ici et de l'étranger, beaucoup de collègues sont présents depuis le début et je les salue tous ici, ils se reconnaîtront ! Cela a été un plaisir de croiser votre route et de travailler à vos côtés.

Je ne peux finir ces remerciements sans penser à deux très chers collègues qui nous ont quitté trop tôt, qui ont été des piliers dans mon parcours et dont le souvenir m'accompagnera pour longtemps encore : Frédéric Diaz et Leanne Armand.

2. Avant-propos

La coopération est partout dans le vivant. Il n'existe aucune espèce qui ne dépende d'une autre pour sa survie. La (re)découverte de l'entraide, cet aspect prédominant dans les relations entre êtres vivants via les écrits de Kropotkine (L'Entraide, 1902) remis au goût du jour notamment par les recherches sur les liens entre espèces végétales via les mycorhizes, nous ouvre un nouvel espace de pensée. Cette théorie de l'entraide, qui postule que les espèces qui coopèrent sont celles qui réussissent le mieux, à l'opposé de la théorie de la compétition permanente et généralisée qui a été popularisée par les économistes au XX^{ème} siècle, est à même de nous faire réviser nos concepts fondamentaux en écologie mais également dans les sciences sociales et le champ politique. Toutes les relations entre organismes sont présentes dans la nature, qu'elles soient positives, délétères ou neutres, mais seule la coopération ou mutualisme (Figure 1) est bénéfique aux deux espèces en interaction (+/+). Pourquoi dès lors, ne pas penser qu'elle serait aussi importante que la compétition, d'un impact négatif à court terme pour les deux espèces (-/-), pourtant le maître-étalon de la plupart de nos modèles écologiques et socio-économiques ?

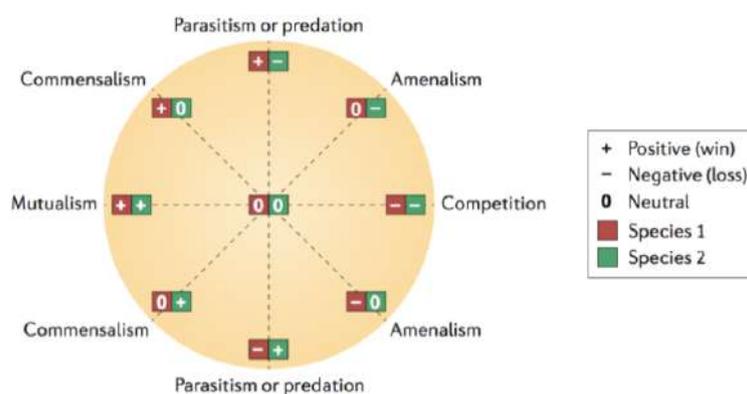


Figure 1 : Illustration de Faust & Raes (2012), adaptée du compas des interactions de Lidicker (1979).

Dans le champ de ma thématique de recherche, qui traite du rôle des organismes planctoniques marins dans la pompe biologique du C en milieu marin, on voit apparaître au cours de cette décennie des avancées conceptuelles qui modifient rapidement notre vision des écosystèmes planctoniques, schématisée par quelques « boîtes » assez grossières (les fameux modèles NPZD (Nutriments-Phytoplancton-Zooplancton-Détritus), puis les PFT – Plankton Functional Types) et structurées par d'uniques liens de prédation/compétition. C'est d'une part l'explosion de la perception de la diversité des protistes marins et notamment de celle des organismes siliceux qui m'intéressent plus particulièrement, ainsi que la reconnaissance des multiples liens d'interactions entre espèces (mutualisme ou symbiose, commensalisme, amensalisme, parasitisme etc ...) ¹ autres que la compétition pour la ressource et la prédation. A cette vision très « verticale » des relations biotiques (bottom-up vs top-down), il faut désormais envisager des relations plus « horizontales » entre espèces. De la même façon, la prédominance nouvellement reconnue des mixotrophes dans le groupe du microzooplancton ² brouille les frontières entre le règne animal et végétal. Ces nouvelles études apportent à mon sens un renouvellement conceptuel comparable à ce qui a été observé dans les années 70 et 80 avec l'entrée de la boucle microbienne dans la relation trophique classique diatomées-zooplancton-poisson. L'échange d'eau, de nutriments et d'information via les mycorhizes entre le grand sapin et une jeune pousse de bouleau poussant dans son ombre co-existe donc aussi

avec la lutte pour atteindre et dominer la canopée. A l'échelle des protistes marins, il ne fait nul doute que des interactions similaires vont faire l'objet des prochaines découvertes en écologie et biogéochimie marine, et ceci ouvre des perspectives de recherche absolument passionnantes pour les années à venir.

1 Worden et al., 2015 ; 2 Leles et al., 2017



"To see the earth as it truly is, small and blue and beautiful in that eternal silence where it floats, is to see ourselves as riders on the earth together, brothers on that bright loveliness in the eternal cold—brothers who know now they are truly brothers."

— Archibald MacLeish, poète américain.

PREMIERE PARTIE - RAPPORT SYNTHETIQUE SUR LES TRAVAUX

1. Etat de l'art, contexte général

1.1. Les cycles biogéochimiques du Silicium et du Carbone à l'échelle du globe

L'objectif premier de nos études vise à comprendre les mécanismes de régulation du contenu en CO₂ atmosphérique, à l'origine de l'effet de serre et du changement climatique sous l'action anthropique. A ce titre, le cycle biogéochimique du Silicium (Si) présente un intérêt majeur par son lien étroit avec le cycle du Carbone (C). Constituant près du quart de la masse élémentaire de la croûte terrestre, le cycle du Si est en effet premièrement lié à celui du Carbone par des processus physico-chimiques via l'altération des roches silicatées sous l'effet des précipitations et de la température (Figure 2). Le lessivage des roches, et en particulier les roches basaltiques, entraîne une consommation du CO₂ atmosphérique avec pour bilan net la formation de silice lithogénique et de calcite, constituant un puits à long terme de C. Le cycle biogéochimique des carbonates-silicates, à l'échelle de quelques millions d'années, comprend les processus de transformation des roches silicatées en carbonates par consommation du CO₂ atmosphérique par lessivage puis sédimentation, puis la restitution de ce CO₂ à l'atmosphère via le volcanisme.

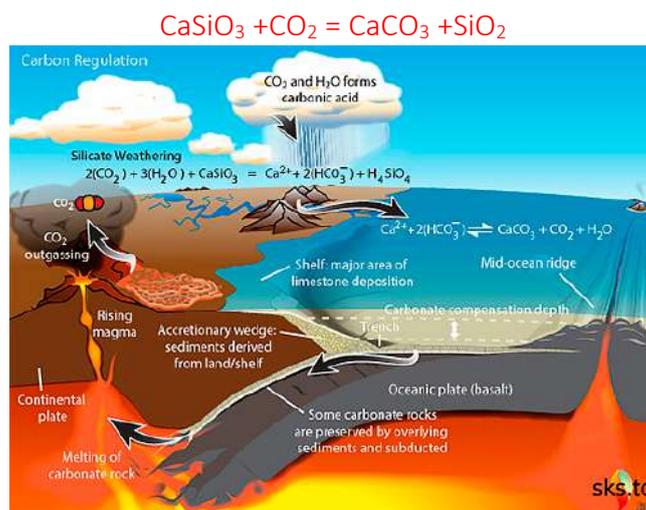


Figure 2 : Schéma du cycle géochimique des carbonates-silicates via le lessivage des roches, issue de Wikipedia (lien [internet](#)).

L'autre processus majeur de stockage du C à long terme est assuré par les organismes vivants, ce qui nous amène à la biogéochimie, par l'intermédiaire de la biomasse végétale terrestre et marine, qui assimilent le CO₂ atmosphérique via la photosynthèse et dont une petite partie est restituée aux roches de la croûte terrestre à échelle de temps géologique. A travers le compartiment biologique, le Silicium est secondairement lié au cycle du Carbone, car il est essentiel à de nombreux organismes marins, planctoniques ou benthiques, mais aussi, et cela est connu depuis moins longtemps, à de nombreuses espèces végétales terrestres (Figure 3). Le contenu en silice des feuilles sous forme de phytolithes peut varier de 0.5 à ~19% en poids sec. Des estimations récentes de la production de Si par la végétation terrestre font état de 60 à 200 Tmol de Si produite par an (Conley, 2002 ; Street-Perrott & Barker, 2008) soit quasiment autant que la quantité produite en milieu marin estimée à 240 Tmol Si an⁻¹ (Tréguer & De La Rocha, 2013).

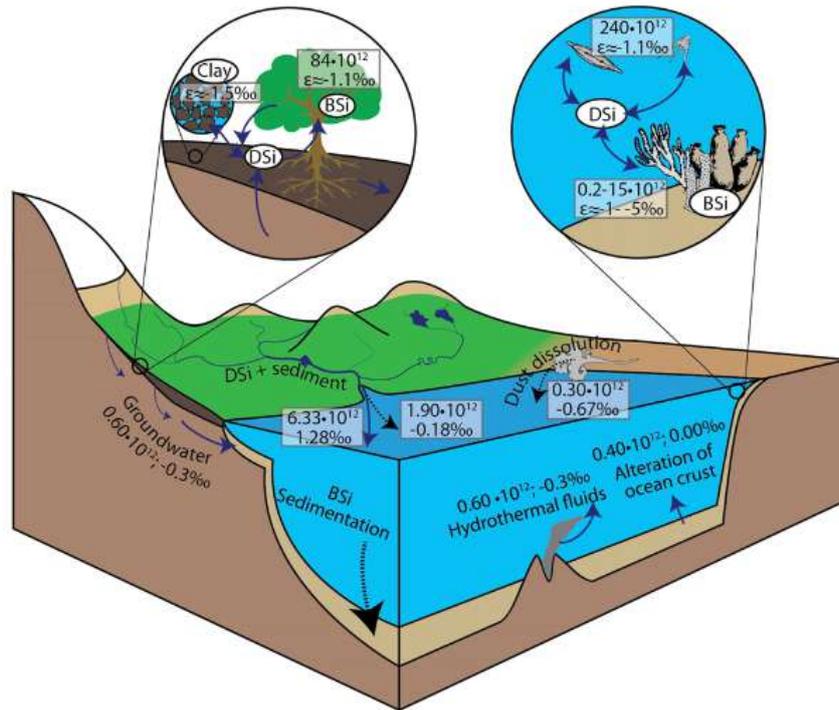


Figure 3 : Schéma tiré de Frings et al. (2016) du cycle du Si moderne. Les valeurs montrent les amplitudes des flux de Si en 10^{12} mol an⁻¹ et leurs valeurs $\delta^{30}\text{Si}$ associées en ‰. Les fractionnements typiques (ϵ , ‰) associés à la production de silice biogénique (BSi) et minéraux argileux sont indiqués dans les inserts ronds. Les pointillés indiquent les flux de particules et les lignes pleines les flux de silice dissoute.

De façon analogue aux micro-organismes marins, les plantes terrestres utilisent le Si comme un élément de structure et de protection contre la prédation grâce à ses propriétés de rigidification. Ce faisant, la végétation terrestre accumule non seulement des phytolithes beaucoup plus labiles à l'érosion dans les sols que les roches continentales, mais augmente également d'un facteur 2 à 8 le processus géochimique de lessivage des roches silicatées par rapport à des sols dénudés (Street-Perrott & Barker, 2008). *In fine*, la solubilité des phytolithes contrôle aussi la quantité d'acide orthosilicique exportée par les cours d'eaux au milieu marin.

En milieu marin, l'essentiel du Si est utilisé par les diatomées, certains groupes de Rhizaria et les éponges. On s'intéresse à la part de C associée à ces organismes siliceux qui sera exportée vers l'océan profond et les sédiments à une échelle de temps longue, via la pompe biologique de carbone. Le carbone et le silicium sont ainsi intrinsèquement liés à l'échelle planétaire, en partie déterminés par leurs cycles au travers de divers compartiments biologiques et couplés entre les continents, l'océan et l'atmosphère (Figure 4).

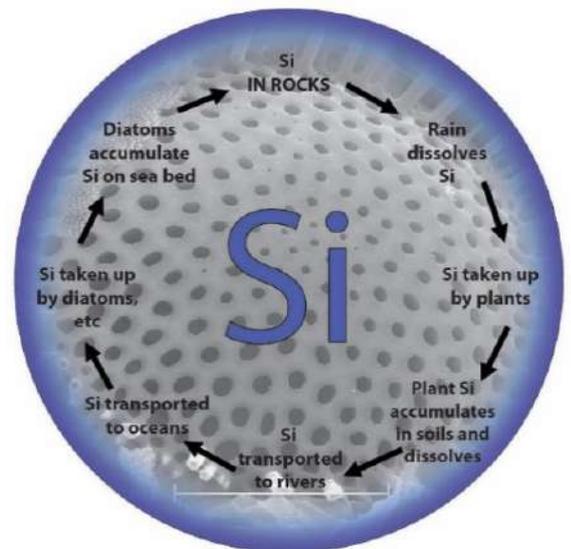


Figure 4 : Illustration du cycle du Si planétaire par M. Leng. Lien [internet](#).

1.2. La pompe biologique de carbone

Les organismes photosynthétiques marins sont responsables d'environ 45 % de la production primaire à l'échelle du globe, soit quasiment autant que la biomasse végétale terrestre, bien que les micro-algues marines ne représentent que 1 % de cette biomasse (Field, 1998 ; Falkowski et al., 2004). Leur taux de croissance extrêmement élevé et l'absence de structures de maintien en milieu aqueux (racines, troncs, branches) permettent l'optimisation de la quantité de chloroplastes par cellule. A la mort des micro-organismes photosynthétiques qui se développent dans la zone éclairée de surface, ceux-ci sont exportés vers l'océan profond via différents mécanismes comme la sédimentation passive des cellules, la sédimentation après agrégation de différents constituants organiques ou minéraux, ou encore par le broutage du zooplancton et l'excrétion de pelotes fécales (Siegel et al., 2016).

On estime qu'entre 5 et 15 Gt de C sont exportés annuellement hors de la couche de surface (Falkowski et al., 1998), mais seul un très faible pourcentage du C organique produit atteint les sédiments, variant entre 10 % au niveau des marges continentales et moins de 1% sur les plaines abyssales de l'océan ouvert (Sarmiento & Gruber, 2013). Ce processus, nommé **pompe biologique** (Figure 5), est cependant le seul qui permette la séquestration du C dans les roches à échelle de temps géologique.

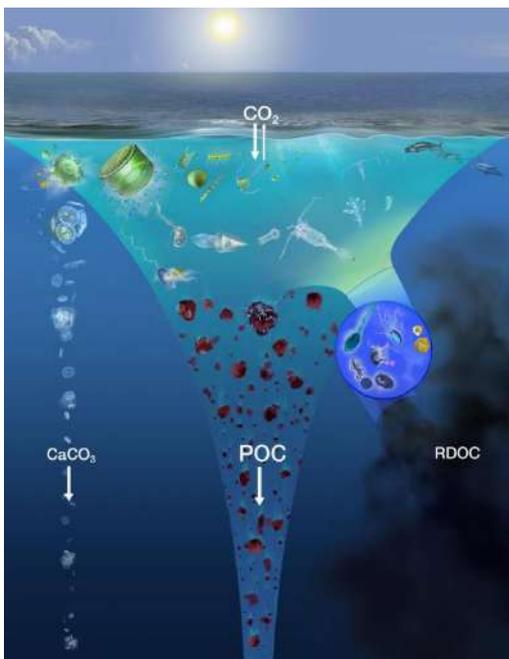


Figure 5 : Illustration représentant différentes voies d'export de C par le processus de pompe biologique par Glynn Gorick. Carbone Organique Particulaire (POC) et Carbone Organique Dissous Réfractaire (RDOC).

Ce processus est désormais perturbé par les activités anthropiques qui restituent ce C organique fossile accumulé sur plusieurs centaines de millions d'années à une vitesse inégalée (Figure 6), puisque nous avons modifié la teneur en CO₂ de notre atmosphère en moins de 200 ans, l'amenant progressivement de 280 ppm à plus de 420 ppm (Figure 7). Cette augmentation massive de CO₂, associée à celle d'autres gaz à effet de serre tels que le méthane (CH₄), modifient le bilan radiatif de la Terre en piégeant les infrarouges du soleil et augmentent ainsi la température moyenne du globe. Des résultats expérimentaux ainsi que des modèles biogéochimiques prédisent la diminution des capacités d'export de POC (C particulaire organique) de l'océan avec l'augmentation de température prévue pour 2100. Une des principales causes serait l'augmentation de la respiration bactérienne conduisant à la reminéralisation du POC en CO₂ et réduisant d'environ 20% la quantité de C quittant la couche de surface d'ici la fin du siècle (Cavan & Boyd, 2018).

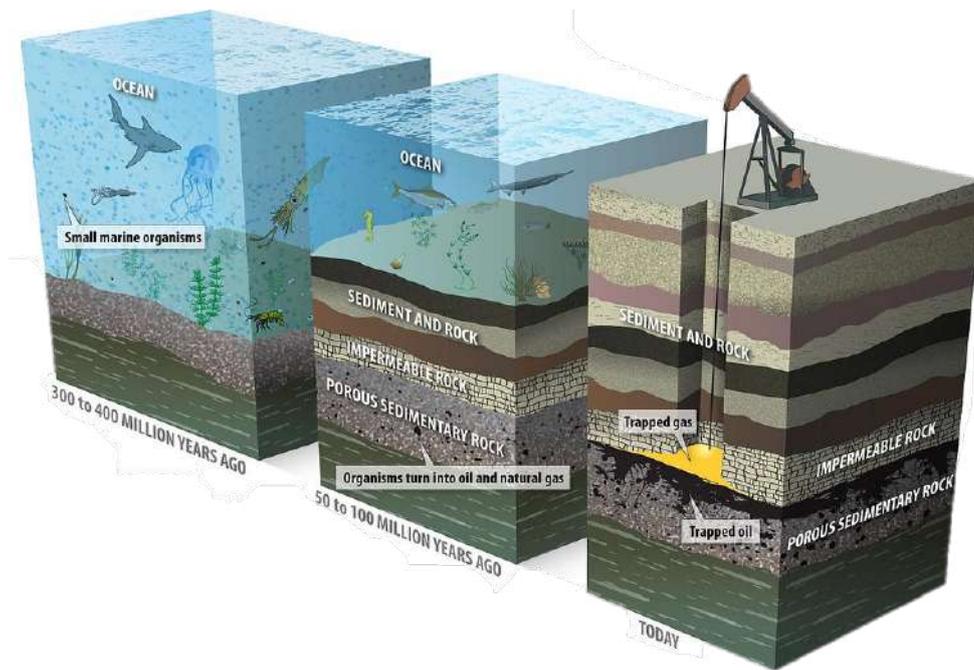


Figure 6 : Illustration des processus marins permettant l'apparition de réservoirs d'énergie fossile et leur exploitation moderne.
 Source Timmeko [infographics](#).

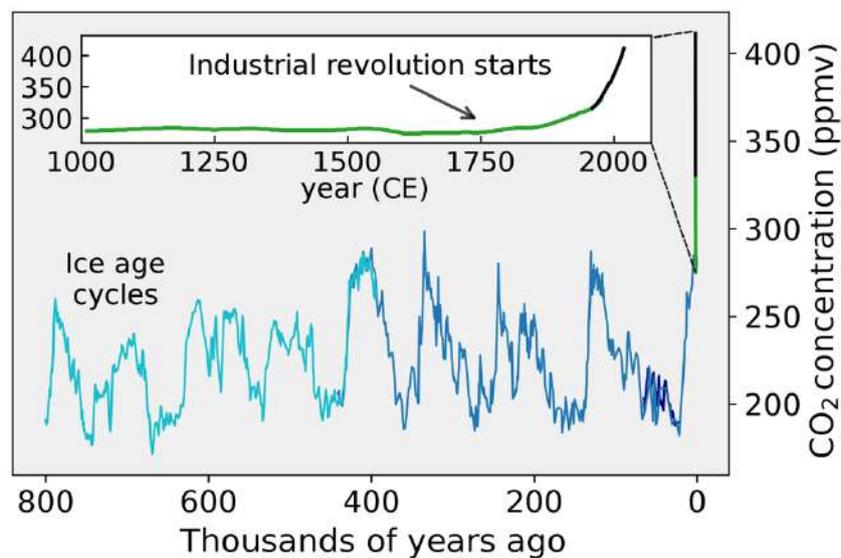


Figure 7 : Illustration de l'augmentation des concentrations atmosphériques de CO₂ en ppm depuis 800 000 ans. Par Robert A. Rhode.

Les activités humaines ont atteint un tel niveau de perturbation que nous sommes actuellement entrés dans une nouvelle ère géologique, l'anthropocène (Crutzen, 2006), dont le début serait phasé avec l'apparition du moteur à vapeur en 1784. Les augmentations de température moyenne prévues d'ici la fin du siècle feraient définitivement sortir la Terre du cycle glaciaire-interglaciaire relativement stable de l'Holocène et vers des températures jamais enregistrées depuis l'Eémien, il y a environ 120 000 ans (Figure 8).

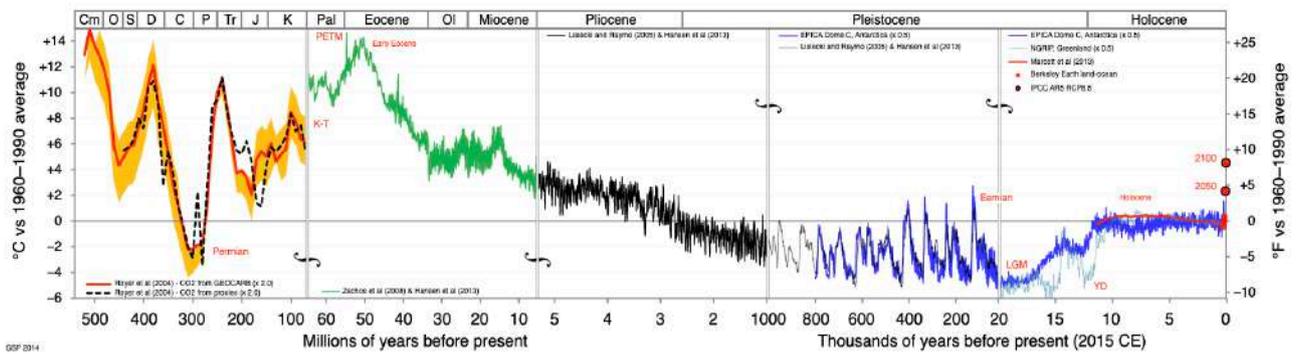


Figure 8 : Illustration de l'évolution de la température moyenne de la terre depuis 500 millions d'année. Source [Glen Ferqus](#).

Le risque auquel nous faisons face est celui d'un effet d'emballage de divers processus par franchissement d'effets de seuils (fonte des calottes polaires, modification de la circulation thermo-haline, dégel du permafrost, diminution de l'albédo, libération des clathrates de méthane...), pouvant amener la Terre, si le seuil des +2°C était franchi, à un nouvel équilibre beaucoup plus chaud, que Steffen et al. (2018) ont nommé la « Terre étuve » ou « Hothouse Earth » (Figure 9), et dont l'ensemble des conséquences adverses pour la biodiversité et la vie humaine est encore mal connu. C'est dans ce contexte que se situent mes recherches, qui visent à **comprendre le rôle des diatomées dans les cycles biogéochimiques couplés du C et du Si, et le rôle de leur diversité sur la pompe biologique de C, qui est un des processus de régulation du CO₂ atmosphérique.**

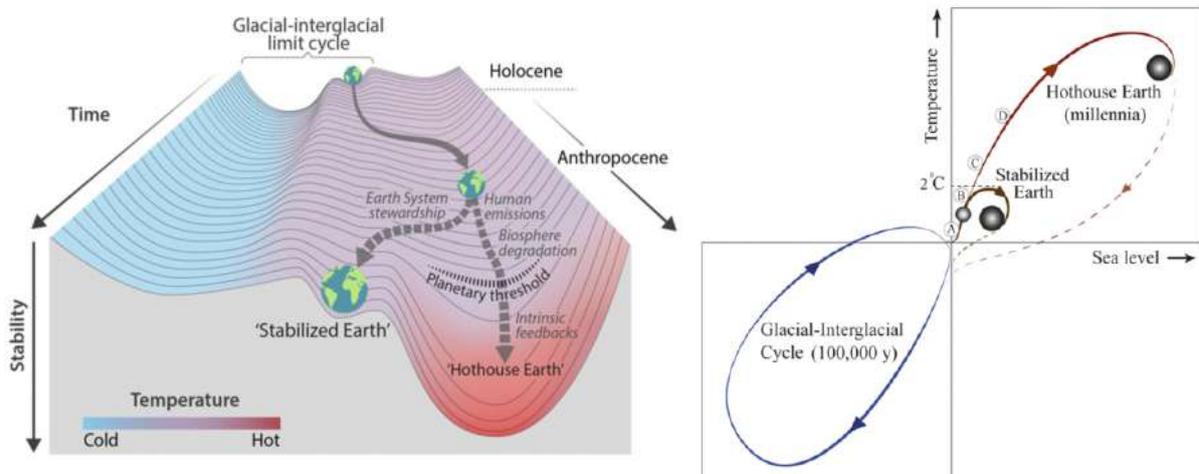


Figure 9 : Illustration de la "Terre étuve" et du nouvel état d'équilibre de la Terre vers lequel nous mènerait le franchissement du seuil des deux degrés de réchauffement. (Steffen et al., 2018)

1.3. Les organismes producteurs de Si biogène en milieu marin

Parmi les producteurs primaires marins, on trouve des micro-organismes siliceux, en grande majorité dominés par les diatomées. On estime à 20-25% la contribution relative globale des diatomées à la production primaire marine, ce qui équivaut à environ 1/4 à 1/5^{ème} de la production d'oxygène sur terre. En revanche l'utilisation du silicium dissous dans l'eau de mer pour l'élaboration d'une structure rigide cristalline de silice biogénique n'est pas exclusive des diatomées. Si elle a longtemps été considérée comme spécifique de ce groupe, des éponges et de ce qu'on appelait anciennement les radiolaires, on a découvert plus récemment

que cette caractéristique est extrêmement diversifiée chez les protistes marins (Figure 10). D'autres organismes sont en effet aptes à la biominéralisation du silicium tels que les choanoflagellés, les Parmales, les Imbricatea, certaines espèces de prymnésiophycées dont les coccolithes sont exclusivement faits de silice et même certaines cyanobactéries picophytoplanctoniques telles que *Synechococcus* (Twining et al., 2003) (Figure 11).

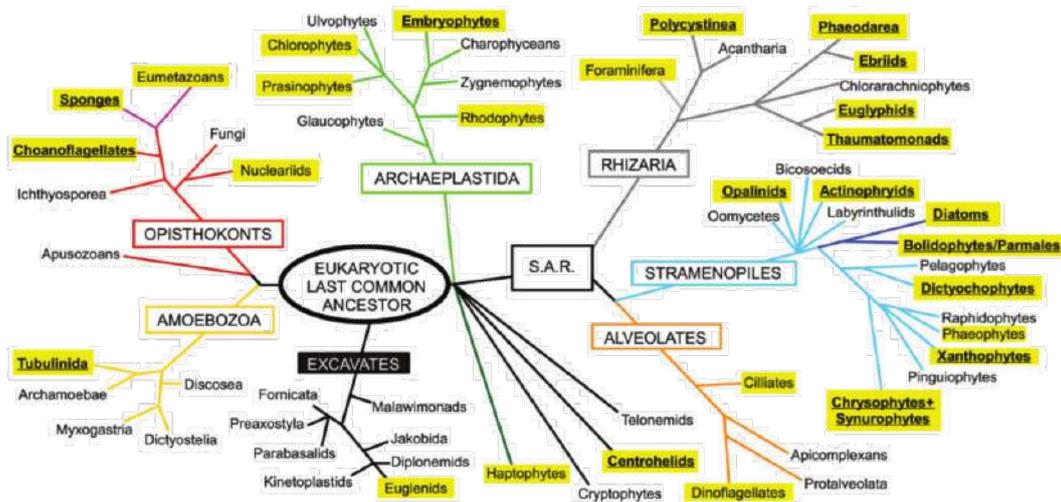


Figure 10 : Biominéralisation de silice chez les eucaryotes tiré de Hendry et al. (2018). Les principales lignées sont indiquées dans les rectangles. Les embranchements surlignés en jaune indiquent qu'ils contiennent une ou plusieurs espèces qui biominéralisent la silice. Ceux qui sont soulignés et en gras sont très majoritairement dominés par des espèces siliceuses.

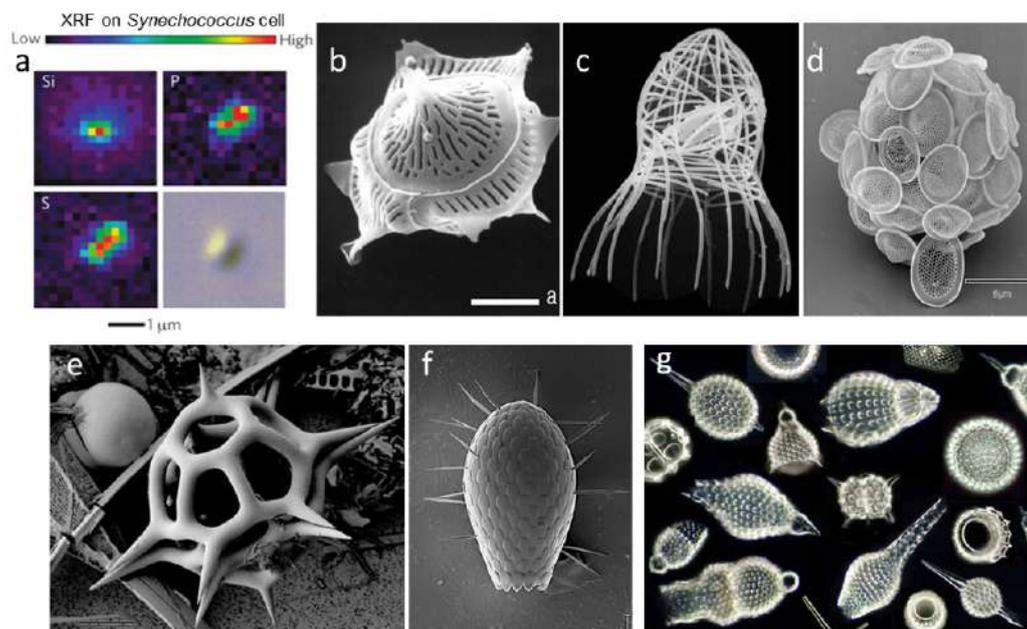


Figure 11 : Organismes planctoniques siliceux autres que les diatomées. a. Picophytoplancton (*Synechococcus*), b. Parmale, c. Choanoflagellé, d. Prymnésiophycée, e. Silicoflagellé, f. Imbricatea, g. Polycystines (radiolaires siliceux).

1.4. Les diatomées

En terme de bilan global, les diatomées restent néanmoins les principaux producteurs de Si, même si la contribution de certains groupes de Rhizaria siliceux (radiolaires et cercozoaires) est actuellement en cours de ré-évaluation à la hausse (Biard et al., 2016 ; Llopis Monferrer et al., 2021). Les diatomées sont en effet un groupe ubiquiste du plancton marin,

formant des efflorescences ou « blooms » importants dans tous les milieux et dont une portion estimée à 40% en moyenne sédimente rapidement sous forme d'agrégats vers l'océan profond, contribuant ainsi de manière significative à la pompe biologique océanique (Tréguer et al., 2017).

Les diatomées sont des eucaryotes unicellulaires très souvent coloniales, appartenant au supergroupe des Straménopiles. Les premiers fossiles connus datent du Jurassique (env. 185 Ma), même si leur horloge biologique moléculaire suggère une apparition plus ancienne au Triassique (250 Ma). La première observation publiée d'une diatomée remonte à 1703 par van Leeuwenhoek. Les diatomées chevauchent les classes de taille du nano- (2-20 μm), du micro- (20-200 μm) et du mésoplancton (200-2000 μm), ce qui équivaut à un écart de 3 ordres de grandeur en ce qui concerne leur taille et jusqu'à 8 ordres de grandeur en ce qui concerne leur biovolume et leur biomasse individuelle. Elles ont pour caractéristique commune principale un besoin absolu de silicium pour élaborer leur paroi cellulaire, composée de silice amorphe polymérisée ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) à partir du silicium dissous, sous la forme $\text{Si}(\text{OH})_4$.

Elles possèdent un à plusieurs chloroplastes par cellule, et des pigments accessoires tels que la fucoxanthine qui leur confère leur couleur brune. Leur succès écologique est tel, qu'elles ont colonisé tous les environnements aqueux (océans, lacs, rivières, mares, jusqu'aux eaux d'égout), mais également des milieux solides tels que des mousses, lichens ou biofilms. Elles peuvent être transportées dans l'atmosphère et survivre à des périodes d'intense dessiccation. Leur mode de vie est diversifié à l'extrême : planctonique, benthique, épiphyte, endophyte, épizoïque, endozoïque, cryophilique, en association ou en symbiose.

Leur diversité spécifique est exceptionnelle, avec au minimum 100 000 espèces vivantes recensées. La lignée ayant évolué le plus tardivement, celle des pennées raphides, est de loin la plus diversifiée (Figure 12). La grande majorité des espèces a cependant un mode de vie benthique et/ou lacustre, ce qui ramène le nombre d'espèces marines planctoniques à un nombre beaucoup plus restreint. Estimé à environ 1800 espèces par Pierre Sournia en 1981, ce nombre convergerait plutôt vers 4600 espèces ou OTU (operational taxonomic unit) d'après les résultats récents de l'expédition Tara-Océan (Malviya et al., 2016), ce qui en fait, quelle que soit la source, **le groupe phytoplanctonique marin le plus divers en nombre d'espèces.**

La présence d'un frustule siliceux, paroi cellulaire minérale rigide, est souvent citée en premier pour expliquer leur succès écologique, notamment comme un élément de protection déterminant contre les prédateurs (Smetacek, 2001). Leur succès dans la colonisation de tous types de milieux tient aussi à plusieurs autres de leurs caractéristiques. Les diatomées possèdent une large vacuole interne, ce qui leur permet d'accumuler les nutriments pendant les périodes d'épuisement, et de se diviser jusqu'à 4 fois (générant ainsi 16 cellules) sur leurs réserves internes (Kooistra et al., 2007), prenant l'avantage sur d'autres organismes. Cette capacité de stockage les rend particulièrement bien adaptées dans les environnements où les apports en nutriments sont sous forme de pulses sporadiques. Comme la plupart des Chromistes, elles disposent également d'un système d'absorption et de recyclage interne efficace de l'Azote (N) et du Phosphore (P). Elles ont un système à forte affinité pour l'assimilation du Fer (Fe) et des besoins en métaux traces plus faibles que certains autres groupes. Enfin elles possèdent les enzymes pour un cycle complet de l'urée, ce qui est unique chez les photoautotrophes, une caractéristique qu'elles ont probablement hérité de leur ancêtre hétérotrophe (Kooistra et al., 2007). En ce qui concerne la photosynthèse, les diatomées possèdent un mécanisme de concentration du carbone (CCM) très efficace au sein de la cellule qui leur permet de pallier la limitation en CO_2 de l'eau de mer, et alimenter la RubisCO, l'enzyme responsable de la fixation des composés C3 chez les micro-algues, en ions

bicarbonates (HCO_3^-). Certaines diatomées fonctionnent même avec un mécanisme C4 à l’instar des plantes unicellulaires terrestres (Reinfelder et al., 2000). On sait par ailleurs que certaines espèces chez les diatomées centriques et pennées sont facultatives hétérotrophes, c'est-à-dire qu’elles peuvent survivre à l’obscurité et se développer sur un substrat de C organique. En revanche une vingtaine d’espèces, exclusivement chez les pennées (appartenant aux genres *Nitzschia*, *Navicula* et *Hantzschia*), sont des hétérotrophes obligatoires et ont perdu leur capacité à photosynthétiser (Kamikawa et al., 2015). Ces diatomées translucides sans pigments sont souvent épiphytes des macro-algues comme les *Fucus* et s’alimentent sur le mucus polysaccharidique de celles-ci.

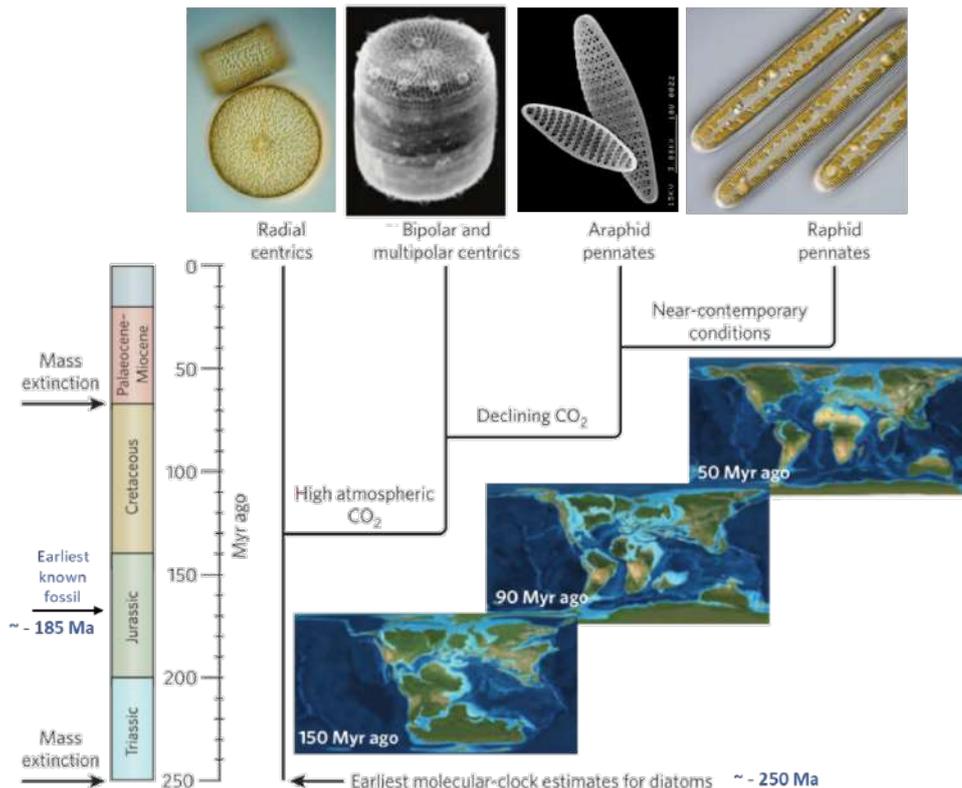


Figure 12 : Evolution phylogénétique des principales lignées de diatomées modifiée d’après Armbrust (2009).

Une autre caractéristique majeure des diatomées tient au contrôle de leur flottaison. Elles sont aptes à compenser l’excès de densité de leur frustule siliceux pour se maintenir dans la couche de surface éclairée, en augmentant par exemple la friction par production de nombreux filaments externes de chitine à travers des pores du frustule (par exemple chez *Thalassiosira*). Certains genres, généralement de grande taille comme *Rhizosolenia*, sont à même d’effectuer des migrations verticales importantes, avec des vitesses d’ascension de plusieurs mètres par heure, ce qui leur permet d’exploiter les ressources nutritives de la pycnocline la nuit, tout en se repositionnant dans la couche euphotique le jour (Kemp & Villareal, 2018).

Leur cycle de vie, comporte un stade végétatif de divisions clonales l’essentiel du temps qui leur confère une capacité d’accumulation en très fortes abondances, et un stade sexué relativement rapide qui leur permet de renouveler le pool de gènes et rétablir les tailles initiales des cellules. Quand les conditions du milieu deviennent défavorables, les diatomées peuvent également se mettre en dormance, et former des spores de repos dans lesquelles elles accumulent des réserves de sucres et de lipides, qui sédimentent hors de la couche de surface

pour survivre dans le noir et à basse température jusqu'au retour de conditions favorables. Cette capacité à former des spores a certainement été un élément déterminant dans leur évolution leur permettant de coloniser un grand nombre d'environnements distincts.

Les diatomées peuvent également se prémunir de la prédation, outre la protection mécanique conférée par le frustule siliceux, en libérant des acides gras polyinsaturés dans le milieu qui peuvent altérer la croissance et la reproduction de leurs prédateurs comme les copépodes notamment (Pohnert, 2000). Pour terminer cette liste non exhaustive de traits écologiques étonnants, les diatomées pennées qui possèdent un raphé (fente longitudinale dans le frustule) ont la capacité d'adhérer et de se déplacer sur des surfaces en libérant du mucus (substances polymériques extracellulaires-EPS) (Edgar & Pickett-Heaps, 1984). On ignore encore le mécanisme exact permettant aux pennées raphides de se déplacer, mais une étude récente a démontré l'implication de protéines telles que l'actine et la myosine (Poulsen et al., 1999), qui jouent un rôle fondamental dans les mécanismes de contraction musculaire chez les animaux.

1.5. Organisation du mémoire

Quand j'ai démarré mes travaux de thèse en biogéochimie marine, les questions scientifiques auxquelles j'ai été amenée à répondre s'intégraient dans le cadre du programme international JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) qui touchait à sa fin. Ceci m'a amenée dans les 15 premières années de ma carrière à me focaliser sur la quantification des stocks et des flux de silice biogénique afin d'évaluer la contribution des diatomées à la production primaire dans différents écosystèmes marins (oligotrophes à eutrophes) ainsi qu'aux facteurs de contrôle de la croissance des diatomées (classiquement nommés « bottom-up »). Je me suis intéressée d'abord à la limitation nutritionnelle en Si et en métaux traces (Fe et Zn principalement), puis aux impacts d'un réchauffement des températures de surface et d'augmentation de la $p\text{CO}_2$ sur les diatomées. J'ai étudié, quand cela était possible, les quantités de Si et de C exportées en traitant les échantillons de pièges à particules, mais je n'ai qu'effleuré le sédiment pendant ma thèse. Au cours de ces différentes études, j'ai toujours cherché à mettre en lien les bilans de Si et de C avec la diversité floristique des diatomées. Après avoir longtemps travaillé en expérimental (terrain et laboratoire), l'opportunité m'a également été donnée de travailler à l'échelle globale sur la compilation de bases de données mondiales d'abondance de diatomées à l'échelle du genre ou de l'espèce, afin d'en dériver des estimations de biomasse. Ces différents aspects seront détaillés dans la **section 4** qui présente mes principaux résultats, après avoir explicité le cadre de mes recherches dans la **section 2** ainsi que les outils méthodologiques utilisés dans la **section 3**.

Depuis quelques années, mes recherches évoluent vers une meilleure prise en compte du rôle de la diversité taxonomique et fonctionnelle des diatomées dans la pompe biologique de C et je m'intéresse de plus en plus au cycle de vie des diatomées, aux facteurs de mortalité et à leurs modalités d'export hors de la couche euphotique vers l'océan profond. Ce tournant s'appuie sur une évolution récente de certains concepts et sur la mise à disposition de nouveaux outils de collecte et d'observation permettant de répondre à de nouvelles questions scientifiques. Mes réflexions sur l'évolution de l'état de l'art sont présentées dans la **section 1** et les perspectives de recherche qui en découlent sont exposées dans la **section 5**.

2. Cadre des recherches et zones d'études

Mes recherches portent essentiellement sur le domaine planctonique marin hauturier ainsi que sur un nombre plus restreint d'études côtières. Mon domaine englobe le cycle biogéochimique des éléments biogènes tels que le Si et le C et le rôle des organismes planctoniques siliceux dans la modulation des stocks et des flux de ces éléments dans divers milieux océaniques et au cours de différentes saisons. En parallèle des programmes de terrain, j'ai également travaillé sur d'autres projets en laboratoire, notamment sur des expériences de perturbation sur des cultures de diatomées (nutriments, métaux traces, T°, pCO₂) ainsi que sur la compilation d'une base de données mondiale de l'abondance et de la biomasse des diatomées au niveau spécifique.

Mes sites d'études se répartissent dans tous les océans et types de milieux (oligotrophes, mésotrophes, eutrophes) et sous diverses latitudes (polaires, tempérées ou tropicales) (Figure 13).

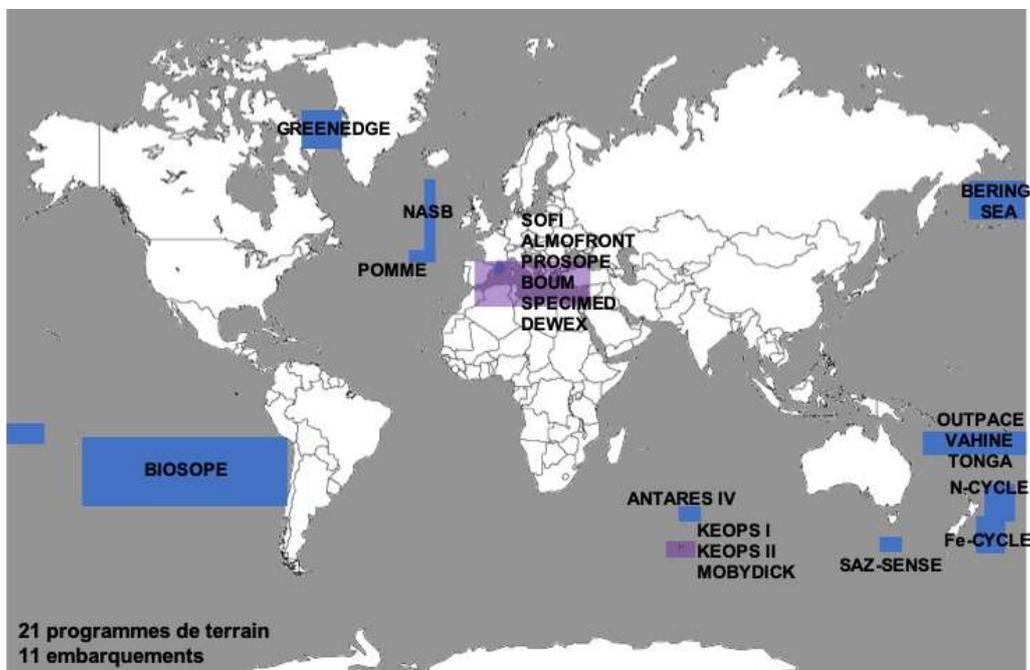


Figure 13 : Depuis ma thèse, mon travail s'est basé sur 21 programmes de terrain, comprenant 11 missions longues embarquées (318 jours de mer). Une grande majorité a été réalisée en Méditerranée (6) et dans l'Océan Austral (7). Mes autres zones d'études se situent en Atlantique Nord (2), en région Arctique (2) et dans le Pacifique Equatorial (4). Les encadrés violets représentent le lieu de plusieurs campagnes.

Je me suis principalement intéressée au matériel biogène contenu dans les eaux de surface (0-200 m), échantillonné par le biais de bouteilles Niskin ou de filets à plancton lors des missions de terrain détaillées ci-dessus. J'ai également travaillé sur le matériel collecté par les pièges à particules déployés à diverses profondeurs, ainsi que sur quelques échantillons de sédiments au cours de ma thèse. Je m'intéresse depuis 2018 à la collecte de particules en cours de sédimentation, grâce à un nouvel engin, le deepnet (Section 3.6). J'ai par ailleurs réalisé plusieurs expériences en laboratoires sur des souches de diatomées en culture continues ou semi-continues (chémostats).

3. Outils et développements méthodologiques

J'utilise plusieurs types de méthodes dans le cadre de mes recherches. Les premières portent sur des **analyses chimiques** des éléments biogènes, dissous ou particulaires. Si ma principale expertise est sur la mesure des différentes phases du silicium, j'ai également eu l'occasion d'utiliser les principales techniques analytiques colorimétriques ou fluorimétriques pour la mesure des nutriments dissous (acide orthosilicique, nitrates, nitrites, ammonium, phosphates). En ce qui concerne la matière particulaire j'ai essentiellement travaillé sur les protocoles de digestion chimique de la silice particulaire biogénique et lithogénique et de leur différenciation dans des échantillons naturels. J'ai également utilisé des méthodes de combustion haute température et d'oxydation humide pour la mesure du PIC, POC, PON et POP. Pour les mesures de flux d'absorption des éléments biogènes j'ai utilisé les méthodes isotopiques radioactives (^{32}Si , ^{14}C) et stables (^{30}Si , ^{13}C , ^{15}N).

Le deuxième spectre de méthodes que j'utilise repose sur l'utilisation de la **microscopie**, optique, à épifluorescence, et électronique. Ces méthodes sont d'ordre quantitative (comptages, mesures de tailles et conversions en biomasse) et de nature taxonomique avec de l'identification au niveau de l'espèce ou du genre. J'ai utilisé plusieurs méthodes de **marquage d'activités individuelles en épifluorescence** (sonde de silicification, viabilité ou contenu lipidique). Je m'intéresse par ailleurs au développement des outils de quantification élémentaire et d'imagerie couplée (sonde EDS élémentaire sur microscope électronique par exemple).

Enfin, je souhaite compléter le panel de techniques utilisées dans le cadre de mes recherches à venir par l'utilisation des données des **capteurs optiques imageurs profilants ou discrets** (Cytosense, Flowcam, Planktoscope, Phenom) à l'aide d'outils de **reconnaissance automatique** des principaux groupes taxonomiques (analyses d'images par réseaux de neurones). Ceci permettra d'acquérir des informations de biomasse couplée à la taxonomie à une fréquence spatio-temporelle bien supérieure aux données acquises en microscopie, moyennant une perte de résolution sur la taxonomie. Des collaborations avec des collègues utilisant l'**outil génomique** (metabarcode, metagénomique, metatranscriptomique) m'ont également permis d'accéder à des informations plus fines ou à plus large échelle au cours de ces dernières années, notamment sur l'importance de diatomées de tailles pico- à nano-planctoniques en milieu marin difficilement identifiables en microscopie.

3.1. Mesures des stocks de silice biogénique et lithogénique dans la colonne d'eau, les pièges à particules et les sédiments

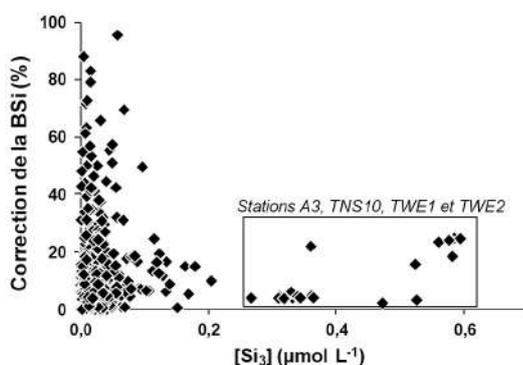


Figure 14 : % de correction de la silice biogénique par rapport aux teneurs en silice lithogénique de l'échantillon (campagne KEOPSI).

La détermination des concentrations de silice biogénique dans les échantillons naturels est un des paramètres biogéochimiques clés, que j'entreprends systématiquement de mesurer quelle que soit le programme d'étude. Associées aux stocks de POC, ces mesures permettent en première approche une estimation rapide de **l'importance des communautés planctoniques siliceuses dans le milieu**, essentiellement dominées par les diatomées dans la couche de surface, et de **constituer des bilans de Si à l'échelle d'une zone d'étude**. Cependant la présence

variable de silice d'origine lithogène (aluminosilicates) dans les échantillons naturels, qu'ils soient côtiers ou hauturiers, provenant de la surface ou du fond, pose une difficulté première. Le dosage repose en effet sur une digestion alcaline à chaud de la silice particulaire collectée sur filtre. Une fraction variable de la silice lithogénique présente est également dissoute lors de cette digestion, et vient augmenter les concentrations d'acide orthosilicique dosées colorimétriquement suite à l'extraction. Ce biais a été estimé à 15% en moyenne par Ragueneau et al. (1994), mais la gamme de variations du % de contamination par la LSi est bien plus large, comme le montre le graphe ci-dessus (Figure 14), obtenu sur les échantillons de la campagne KEOPSII (2010). Le % de correction peut être très élevé, notamment aux faibles concentrations de LSi (dans cet exemple $<0.1 \mu\text{mol L}^{-1}$), ce qui n'entraîne pas de différence majeure sur les valeurs absolues. En revanche on note que ce % de correction peut atteindre 25% pour des concentrations élevées ($0.3-0.6 \mu\text{mol L}^{-1}$), et qu'une absence de correction peut entraîner des surestimations importantes des quantités de BSi. Au fil du temps, j'ai donc testé divers protocoles de dosage chimique de la BSi/LSi au laboratoire, pour finalement suivre le protocole de triple extraction Si/Al proposé par (Ragueneau et al., 2005). En 2012, à l'occasion d'un stage de M2 et avec l'aide de S. Chifflet (IR IRD au MIO), nous avons adapté le protocole de dosage de l'aluminium dissous pour le mesurer en spectrofluorimétrie (à la place d'un ICP-AES) ce qui permet une correction basée sur les compositions Si/Al très différentes des phases biogéniques et lithogéniques. En effet, le rapport moyen des aluminosilicates tourne autour de 2, tandis que la fraction d'aluminium incorporée à la silice biogène des organismes est négligeable. Un dosage simultané de ces deux éléments à chaque étape de la digestion permet ainsi une correction à l'issue des dosages. Cette procédure reste longue et fastidieuse, nécessitant 3 digestions successives (deux premières dans du NaOH, une troisième dans du HF), 3 mesures d'acide orthosilicique et 2 mesures d'aluminium dissous par échantillon. Le dosage d'un échantillon s'étale sur environ 2 semaines, comprenant les temps de rinçage et de séchage entre chaque digestion, ce qui ramène un traitement à 5-10 échantillons par jour au maximum.

Malgré le soin apporté aux analyses, il arrive que des incohérences surviennent dans les rapports Si/Al obtenus, dus à des contaminations, ou le plus souvent à des mesures proches de la limite de détection (LD). Ceci ne permet pas toujours d'appliquer une correction aux échantillons dosés et pose le problème de ne pouvoir corriger qu'une partie des mesures. On peut relativiser ce biais, car dans la grande majorité des cas, ces incohérences surviennent aux très faibles concentrations, et l'absence de correction est de moindre conséquence sur les bilans de Si. En revanche, j'estime cette procédure absolument nécessaire, car il y a toujours une source possible de contamination par la LSi quelle que soit la mission et la zone géographique. Loin des côtes, on peut être en présence d'un apport de poussières sahariennes, comme ce fut le cas pendant la campagne POMME (en Atlantique Nord) (Figure 15).

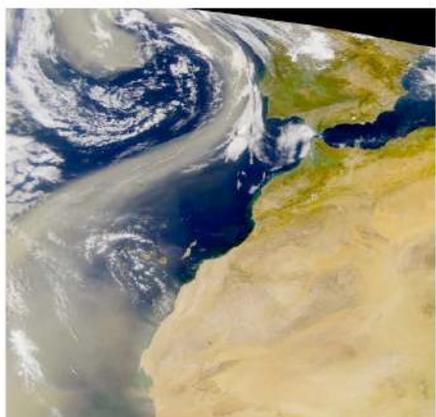


Figure 15 : épisode Saharien de février 2001.

Lors des casts profonds de CTD, il arrive fréquemment qu'un échantillon collecté proche du fond soit contaminé par de fortes quantités de sédiments en resuspension. Au niveau du maximum profond de Chla (DCM) ou de micro-couches où s'accumulent des phyto-agrégats, on peut également retrouver des concentrations élevées de LSi. Proche des talus continentaux, on trouve souvent la signature du plateau par des couches néphéloïdes ou des courants à profondeurs intermédiaires chariant des aluminosilicates en suspension. Dans un système influencé par l'arrivée d'un grand fleuve comme la baie de Marseille, il est également impossible de déterminer l'influence du panache Rhodanien sur la présence de particules minérales en provenance du bassin versant. Dans les eaux du fleuve en revanche, cette procédure ne permettra pas de différencier la BSi provenant des phytolithes d'origine terrestre de celles produites par les diatomées d'eau douce, chimiquement très proches. Pour les échantillons de pièges et de sédiments, encore plus riches en LSi, cette procédure est indispensable.

En bref, en milieu naturel, le protocole de triple extraction chimique pour le dosage de la Si particulaire, quoi que long et fastidieux, s'avère nécessaire. Cette question ne se pose en revanche pas pour des expériences en culture, où l'on peut alors se contenter d'une seule extraction alcaline pour déterminer la BSi, pour peu que le milieu de croissance ait été élaboré avec soin et à l'abri des contaminations. Cependant, la correction à l'aluminium n'est pas toujours satisfaisante et des améliorations resteraient à apporter à ces méthodes de digestions chimiques pour une meilleure discrimination de la BSi et LSi.

3.2. Mesures de flux de silice à l'aide des isotopes stables et radioactifs du Si

Depuis ma thèse, j'utilise l'isotope radioactif ^{32}Si pour les mesures d'absorption du Si. Cet isotope, fabriqué dans l'unique site de Los Alamos aux USA par spallation protonique du Vanadium a permis de grandes avancées dans la compréhension de la physiologie des diatomées et en particulier de leur dépendance aux concentrations de Si dissous pour la construction de leur frustule, et la détermination des vitesses d'absorption et des constantes d'affinité pour cet élément. Le ^{32}Si artificiel fourni par Los Alamos, émetteur beta de forte énergie, a une activité spécifique extrêmement élevée, ce qui a permis d'effectuer des mesures d'absorption dans des milieux oligotrophes et totalement appauvris en silicium. En effet, sa forte activité spécifique permet d'obtenir des comptages en dpm (désintégration par minute) significatifs en scintillation liquide pour de très faibles flux d'absorption, tout en ajoutant de très faibles quantités de silicium dans l'échantillon, maintenant l'enrichissement bien en-deçà des 10% classiquement admis. Au démarrage de ma thèse, seulement 350 profils d'absorption de ^{32}Si étaient publiés, chiffre que j'ai pu augmenter d'environ un tiers à la fin de ma thèse, et de quelques dizaines d'autres profils depuis. En parallèle, j'ai pu réaliser plusieurs expériences de limitation et des cinétiques d'absorption du Si afin d'en dériver des constantes de demi-saturation (K_s) et des vitesses d'absorption potentielles maximales (V_{\max}). Un accroc dans le parcours de cet outil a été l'interruption de près d'une dizaine d'années de la production de cet isotope par le seul fournisseur mondial (Los Alamos), production reprise en 2012, mais qui a privé les quelques chercheurs l'utilisant d'un outil de choix dans la mesure des flux de silice pendant plusieurs années.

Suite à cette interruption d'approvisionnement, et au constat qu'il était nécessaire de déterminer les flux de dissolution de Si en parallèle, j'ai choisi de m'intéresser à la méthode de mesure des flux de production/dissolution de Si en isotopie stable grâce au ^{30}Si , qui a été sensiblement améliorée grâce à l'apparition de nouveaux modèles d'HR-ICP-MS. Grâce à une collaboration enclenchée avec les collègues belges de la VUB (Franck Dehairs, Damien Cardinal, François Fripiat et Luc André) et S. Chifflet (IR au MIO), j'ai pu travailler avec ce groupe sur différents projets, d'abord en 2007 à l'occasion de la campagne SAZ-SENSE (Océan Austral), puis sur KEOPSII (Kerguelen) en 2010 et enfin sur le programme GREENEDGE (Arctique) en 2016.

3.3. Analyse des structures des communautés planctoniques en microscopie inversée

La méthode pour identifier et dénombrer les diatomées n'a quasiment pas évolué depuis un siècle et reste l'observation au microscope optique inversé couplée à la méthode d'Utermöhl datant de 1931 (Figure 16). Les échantillons naturels peu denses tels que le sont la très grande majorité de nos échantillons, sont mis à sédimenter dans un cylindre de 50 à 200 ml de contenance selon la concentration en cellules. Après 24 à 48h, les cellules ont sédimenté sur le fond d'une lamelle, qui sera ensuite couverte par une lame et observée par en-dessous grâce au positionnement des objectifs sous la plate-forme d'observation en microscopie inversée. Les diatomées sont ensuite identifiées jusqu'à l'espèce quand cela possible grâce à la documentation disponible selon les zones d'études et dénombrées en scannant toute ou partie de la cuve puis en reportant l'abondance au volume sédimenté et compté pour en dériver des concentrations en cellules par litre.

La méthode bien qu'ancienne reste la méthode préconisée dans la dernière norme AFNOR d'énumération du plancton en microscopie. Les échantillons sont fixés au lugol acide pour une meilleure préservation des diatomées. Depuis une dizaine d'années je conserve mes échantillons en chambre froide, ce qui rallonge considérablement leur durée de conservation et freine la dissolution des frustules.

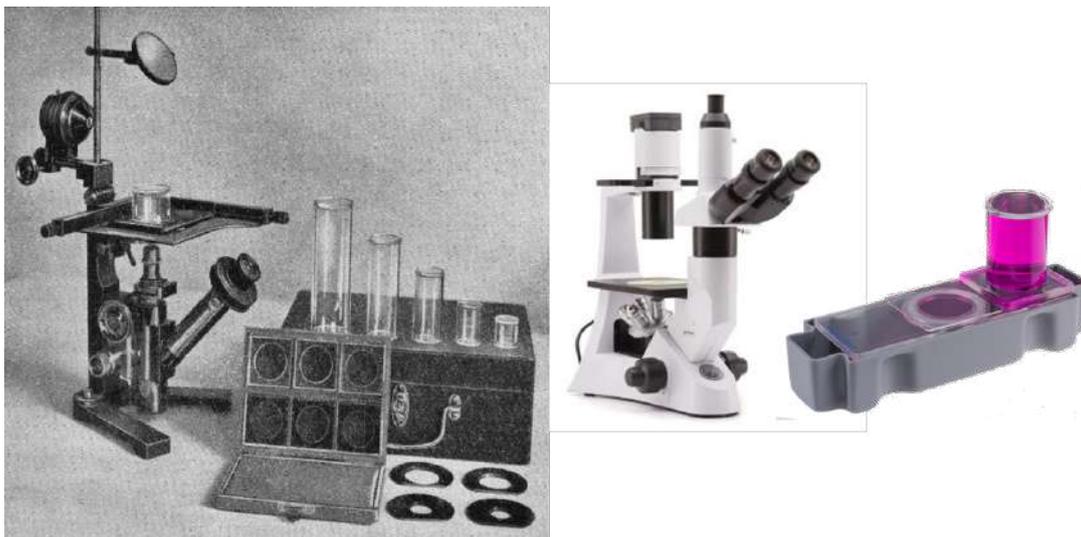


Figure 16 : Illustration originale du papier d'Utermöhl en 1931 à gauche et matériel utilisé en 2021, presque un siècle plus tard à droite.

L'analyse des structures des communautés planctoniques en microscopie, échantillon par échantillon, reste l'analyse la plus fastidieuse en temps, et implique en moyenne un jour par échantillon. Elle reste néanmoins la méthode la plus résolutive à l'heure actuelle pour

l'énumération des espèces contenues dans un échantillon. Elle reste également une source invariable d'émerveillement, comme j'ai cherché à le communiquer via ce site web de mise en valeur de nos plus beaux clichés de diatomées et de microplancton obtenus au fil des campagnes et dans diverses régions du globe (<https://plankton.mio.osupytheas.fr/>).

Depuis le programme KEOPS I en 2001, nous avons ajouté à nos protocoles de comptages une mesure systématique des tailles des différentes espèces de diatomées, correspondant à des formes géométriques souvent assez simples (cylindre, bâtonnet, parallélogramme...) permettant d'en déduire un biovolume en μm^3 . Quelques articles de référence recensent les formes et les formules à utiliser, avec un exemple parmi d'autres ici (Rodríguez-Gómez & Aké-Castillo, 2016).

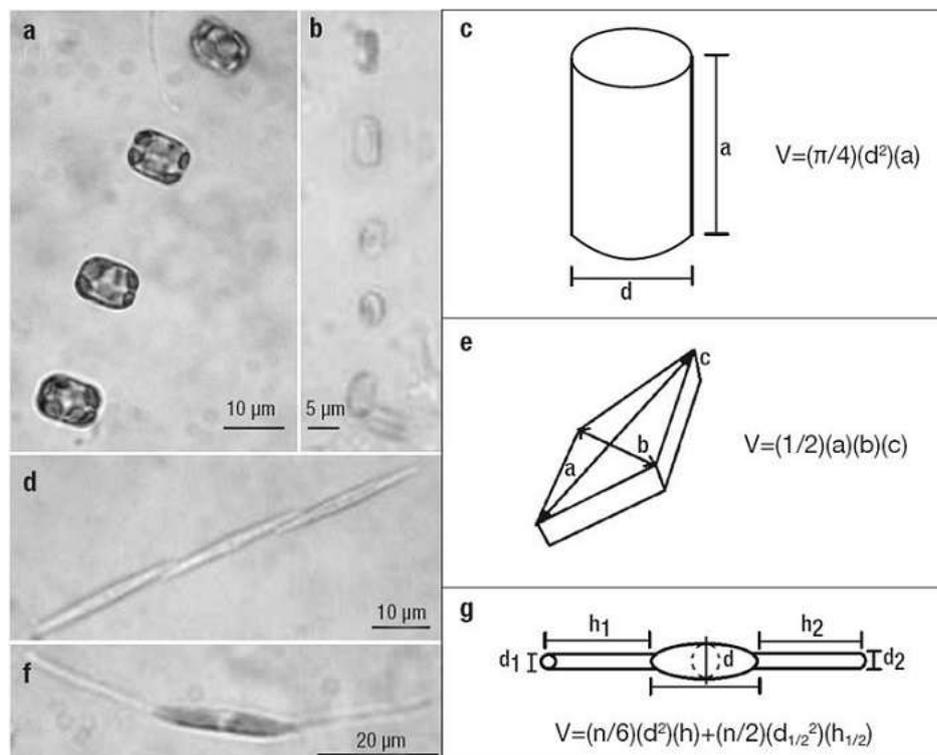


Figure 17 : Illustration des différentes formes de diatomées pour le calcul des biovolumes (Rodríguez-Gómez & Aké-Castillo, 2016).

Ce biovolume (V) est ensuite converti en contenu en C selon une formule spécifique aux diatomées comme par exemple celle dérivée du papier de (Menden-Deuer & Lessard, 2000):

$$\log \text{pg C cell}^{-1} = \log - 0.541 + 0.811 \times \log V \text{ (en } \mu\text{m}^3\text{)}$$

De nombreux biais existent avec ces méthodes, que j'ai recensés dans un article publié en 2012 (Leblanc et al., 2012) à l'occasion d'une compilation de base de données mondiales de biomasse de diatomées. Il reste là encore des améliorations à apporter pour affiner ces relations biovolumes/biomasses, qui sont probablement à différencier selon les gammes de taille des diatomées, et le volume occupé par la vacuole interne qui peut varier entre 5 et 90 % (Raven, 1995). De même les stades de vie ne sont pas pris en compte par cette méthode, et aucune formule n'existe pour convertir des spores de repos de diatomées en biomasse de C sur la base du biovolume, le contenu en C étant considérablement plus élevé que dans une cellule du stade végétatif (Kuwata et al., 1993). Ces méthodes restent pour le moment les plus

fiables pour la détermination de la contribution des différentes espèces à la biomasse en C mesurée dans un échantillon, même si les outils de reconnaissance automatique du plancton progressent très rapidement, l'observation par un expert taxonomiste reste à ce jour incontournable. En l'absence de méthode fiable permettant de quantifier la part de la production primaire attribuable aux diatomées en milieu naturel (même si des avancées en Nano-SIMS laissent espérer des progrès), la quantification de leur contribution à la biomasse carbonée reste une information essentielle.

3.4. Analyse des structures des communautés planctoniques à l'aide de l'intelligence artificielle et des réseaux convolutionnels de neurones

Depuis peu, et grâce au projet ITEM RAPP (Reconnaissance Automatique des Planctons et Pollens, Pls : T. De Garidel Thoron et C. Chevalier), j'ai pu m'intéresser de façon plus poussée à l'imagerie automatisée pour le traitement plus haute fréquence des échantillons de plancton. En effet, longtemps freinée par la piètre qualité des images de phytoplancton obtenues au FLOWCAM (outil imageur en milieu liquide du plancton), je m'étais peu intéressée aux technologies de reconnaissance automatique que j'estimais peu performantes par rapport au degré d'information que je souhaitais obtenir (identification au genre voire à l'espèce). Or depuis quelques années les instruments imageurs ont significativement évolué et amélioré leurs performances optiques (Figure 18). Avec le Cytosense ou le Flow Cytoboat (IFCB) par exemple, nous avons désormais à disposition de multiples instruments imageurs d'excellente qualité optique, et permettant de résoudre de plus en plus correctement les taxons d'intérêt. Le Flowcam et le Planktoscope restent de qualité intermédiaire mais permettent cependant l'identification des principaux genres. Grâce au développement d'un logiciel 'maison' ([Particle Trieur](#)) par un post-doctorant du CEREGE, nous pouvons désormais utiliser de manière simplifiée la reconnaissance automatique des vignettes en construisant des réseaux de neurones convolutionnels (CNN).

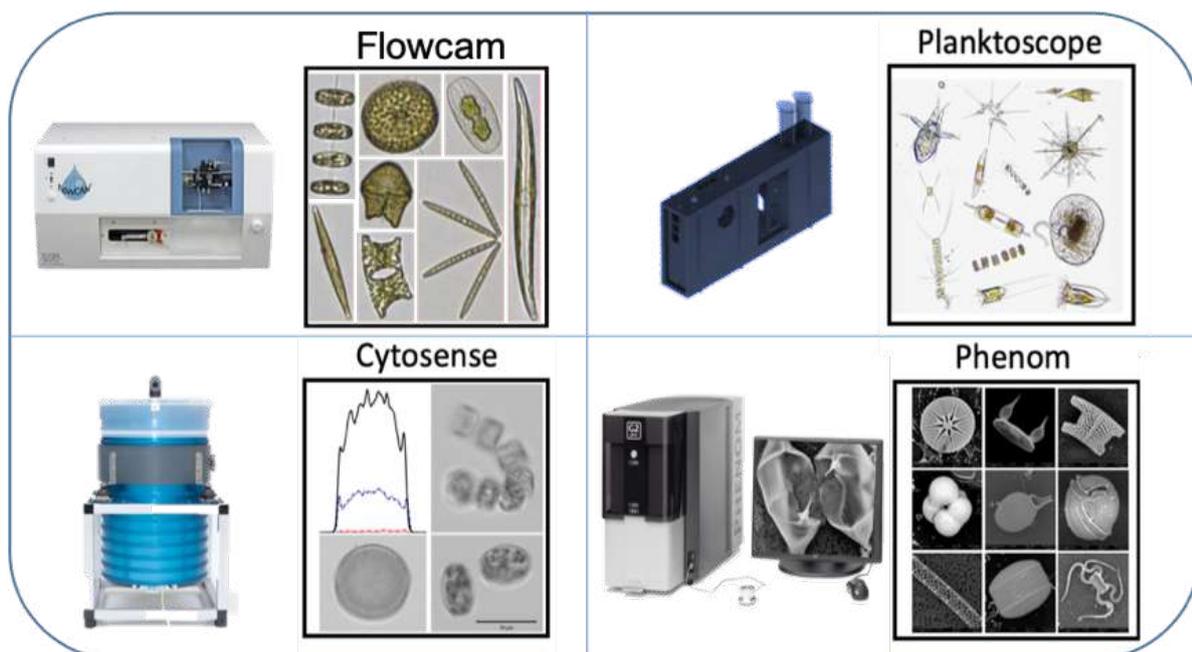


Figure 18 : Exemples d'outils imageur du plancton disponibles au laboratoire (ou à venir comme le Phenom).

Je contribué, avec les autres experts taxonomistes du laboratoire sur les compartiments phyto- et zooplanctoniques, à élaborer une méthodologie commune de classification (basée sur Worms), de nomenclature et de mise à disposition de sets d'images correctement classés et identifiés pour permettre à des utilisateurs non experts de se saisir de l'outil logiciel Particle Trieur, que nous contribuons à améliorer grâce à des échanges constants avec le concepteur (Ross Marchant) ainsi qu'un autre post-doctorant (Thang Le). Ce nouvel outil permettra de traiter un plus grand nombre d'échantillons à plus haute fréquence (impossible à réaliser par un opérateur humain en raison du temps de comptage) et de compléter l'information fine obtenue en microscopie par de la cartographie de surface obtenue en flux continu par exemple, ou encore le traitement rapide des échantillons de filet à plancton.

3.5. Quantifications des activités individuelles en microscopie à épifluorescence

Des analyses à l'échelle individuelle nous permettent également d'aborder les activités des diatomées à l'échelle cellulaire, grâce à l'utilisation de marqueurs spécifiques et de la microscopie optique à épifluorescence. Lors de mon post-doctorat chez le Pr. D.A. Hutchins, je me suis penchée sur l'utilisation d'un marqueur fluorescent pour l'étude de la silicification chez les diatomées. Les propriétés de fluorescence liées à la silicification venaient d'être publiées (Shimizu et al., 2001) mais n'avaient pas encore été utilisées dans des études sur les diatomées marines, même si cela était suggéré par les auteurs. D'autres marqueurs avaient partiellement été utilisés par le passé, comme la rhodamine (Brzezinski & Conley, 1994), mais avaient comme principal inconvénient d'émettre une fluorescence rouge se confondant avec la fluorescence naturelle de la chlorophylle et de présenter des phénomènes de 'bleaching' (atténuation) rapide de la fluorescence.

Le PDMPO (ou Lysosensor) est une sonde qui s'accumule dans les organelles acides et a un spectre de fluorescence sous excitation UV dont le pic est centré dans le vert. Sa principale caractéristique est d'émettre un signal de fluorescence assez intense et de longue durée après polymérisation de l'acide orthosilicique intracellulaire en silice biogénique dans le frustule (Figure 19). Mes premiers tests ainsi que ceux de plusieurs autres collègues depuis ont pu démontrer l'aspect quantitatif du marqueur dans l'évaluation de la contribution des diatomées au flux de production de silice biogène (Leblanc & Hutchins, 2005 ; Znachor and Nedoma, 2008 ; McNair et al., 2015 ; McNair et al., 2018).

Pour le développement de cette méthode, également très fastidieuse en microscopie, (expliquant le petit nombre d'échantillons traités), nous avons mis au point des macros d'acquisition d'images en microscopie puis d'analyse d'image sous ImageJ, pour nous affranchir des logiciels propriétaires et onéreux des principaux fabricants de microscopes. Malgré cela, le procédé reste en grande partie manuel et dépendant d'un observateur. Les progrès à venir en reconnaissance automatique de plancton pourront peut-être nous aider à l'avenir à automatiser ces analyses. Grâce à cet outil, nous sommes en mesure de quantifier la contribution relative des différentes espèces de diatomées à la production totale de Si biogénique dans un échantillon. Cette technique peut également être utilisée sur les silicoflagellés et les Rhizaria siliceux qui incorporent également le PDMPO dans leur squelette pourvu que la durée d'incorporation ne soit pas trop longue.

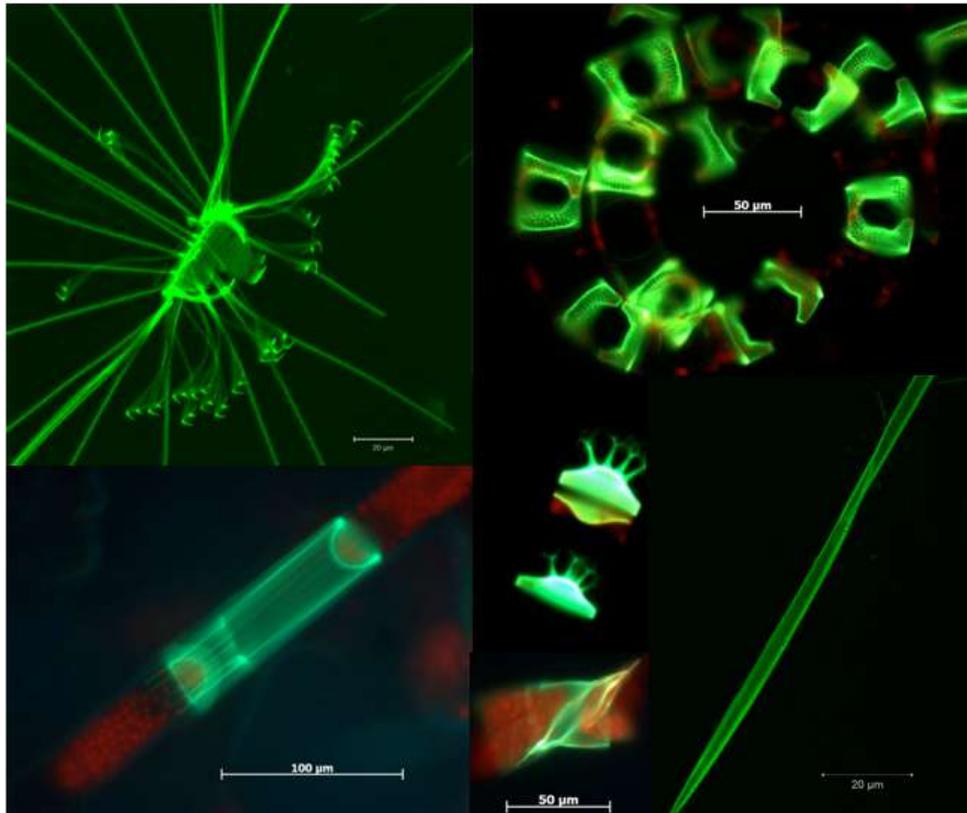


Figure 19 : Diatomées de l'océan austral marquées au PDMPO pendant la campagne KEOPS II.

3.6. Développement instrumental d'un collecteur de particules profondes, le Deepnet

En 2015, un nouvel équipement de prélèvement des particules et du plancton pour les couches profondes fait son apparition. Il s'agit du Bottle net, développé par Suzanna Agusti et commercialisé par Aquatic Technology. Cet engin astucieux combine un petit filet à plancton de vide de maille 20 µm dans une bouteille Niskin modifiée, à capot actionnable depuis l'unité de contrôle de la CTD et montée sur un carrousel CTD, permettant d'ouvrir le filet en profondeur et de le refermer après la collecte. Cet instrument présente l'intérêt majeur d'échantillonner les particules, cellules et agrégats dans les couches profondes par un filet de maille assez petite et en intégrant une colonne d'eau de hauteur connue, ce qui était auparavant impossible à effectuer. En effet les filets à phytoplancton ne sont jamais déployés très en profondeur (en général au maximum à 200-250 m) en raison d'un lestage souvent trop léger, et d'une mise en torche ou enroulement sur lui-même du filet, et d'un câble qui prend régulièrement un angle important. Les filets à nappe, plus robustes, permettent de mieux cibler les profondeurs d'intégration, mais possèdent des tailles de mailles très supérieures pour collecter les différentes couches de zooplancton mésopélagiques. Les pompes *in situ* permettent la filtration de gros volumes d'eau en profondeur, mais l'ensemble des particules collées sur le filtre sont ensuite indifférenciables et ces filtres sont en général uniquement utilisés pour des mesures chimiques et isotopiques. Les bouteilles Niskin quant à elles, ne permettent que 10 à 20 L d'échantillonnage à une profondeur, ce qui est très insuffisant au vu de la densité très faible des particules dans le mésopélagique. Enfin, les pièges à particules de diverses nature (PPS5, gel traps, etc...) permettent de collecter les particules sur un temps donné (mesures de flux) mais ne permettent pas d'identifier la hauteur de la colonne d'eau

concernée par la sédimentation (d'où viennent les particules) ni de dissocier facilement les gros agrégats des cellules isolées de plancton.

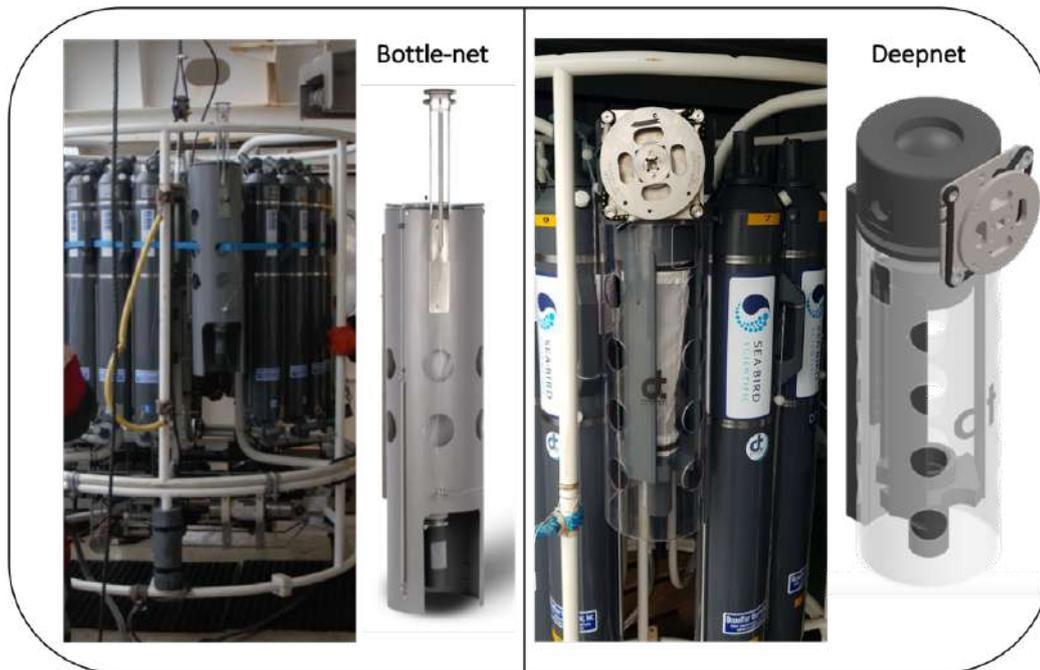


Figure 20 : à gauche le Bottle-net conçu par Suzanna Agusti et commercialisé par Aquatic Technology, à droite le Deepnet, réalisé par Cédric Brachet (DT-INSU) à Brest suite à une refonte de conception de l'engin.

C'est donc le premier instrument qui permet de collecter entre deux profondeurs connues, par exemple de 2000 m à 200 m, l'ensemble des particules $>20 \mu\text{m}$ sans les abimer et en les concentrant dans un collecteur de 60 ml environ, qui peut être ensuite sous-échantillonné en de multiples aliquots (pour comptages, imagerie, chimie, omics, marquages fluorescents etc ...). Ceci en fait un outil très complémentaire à l'existant pour étudier le rôle des groupes fonctionnels et des espèces clés de micro-phytoplancton dans la pompe biologique de C. Il permet en outre de capturer du plancton vivant en zone mésopélagique, typiquement des Rhizaria ou des spores de diatomées pour des mises en culture et autres expériences de physiologie. Son adaptation à un carrousel CTD permet d'utiliser le temps de câble des profils pour cette collecte, en utilisant la place d'une bouteille Niskin. Un premier article publié dans Nature par Agusti et al. (2015) présentait des résultats tout à fait novateurs mettant en évidence une prédominance des diatomées dans les particules en cours de sédimentation (81%) entre 2000 et 4000 m de profondeur, et une quantité importante de cellules planctoniques intactes et viables (18%), indiquant une vitesse de chute très rapide de celles-ci.

Nous avons acquis un Bottle-net pour la campagne MOBYDICK en 2018, et malgré des résultats très prometteurs (présentés dans la section 4.2), des défauts de conception nous ont amené à modifier le design et à demander une refonte de l'engin grâce à l'aide de la DT-INSU de Brest (Cédric Brachet). Un engin plus performant, plus compact, réellement étanche en position fermée, avec filet amovible et plus facile à armer a ainsi été développé et construit en plusieurs exemplaires. Pour le différencier de son parent, nous l'avons baptisé le **Deepnet** (Figure 20). D'ici 2023, six prototypes seront construits par C. Brachet.

4. Principaux résultats des travaux

4.1. Bilans biogéochimiques de Si à l'échelle régionale

Le Tableau 1 récapitule l'ensemble des bilans de Si (stocks et flux) que j'ai mesurés grâce à ces différentes techniques de mesure et des exemples de résultats clés obtenus lors de quelques programmes sont présentés dans leur contexte régional dans la section 4.

Tableau 1 : Tableau des principaux bilans de Si (stocks et flux) obtenus depuis ma thèse. Valeurs intégrées sur 80 m (**), 100m (#), 125 m (+), 150 m (), 200 m (#), 300 m (*), 400 m (\$), sur Ze (^).

Région/programme	Zone	ΣBSi (mmol m ⁻²)	$\Sigma \rho \text{Si}$ (mmol m ⁻² j ⁻¹)	Export BSi (mmol m ⁻² j ⁻¹) (prof. pièges)	Références
Océan Austral	Secteur Indien				
ANTARES IV	PFZ	45.6*	0.25	0.004 – 0.005 (200 m)	Leblanc et al., 2002 ; Leblanc 2002
	SAZ	31.6*	0.50		Leblanc et al., 2002 ; Leblanc 2002
	STZ	19.8*	0.72	0.006 – 0.023 (200 m)	Leblanc et al., 2002 ; Leblanc 2002
SAZ-SENSE	PFZ	158.3 ^s	3.7-7.5 [^]		Non publié
	Northern-SAZ	21.8 ^s	0.2-4.4 [^]		Non publié
	Southern-SAZ	282.3 ^s	0.5-0.9 [^]		Non publié
	STZ	31.1 ^s	27.3 [^]		Non publié
KEOPS II	Nord du Front Polaire	33.5-141.0 [#]	27.5 [^]		Lasbleiz et al. 2014 ; Closset et al. 2014
	Sud du Front Polaire	240.0-460.3 [#]	3.1-47.9 [^]		Lasbleiz et al. 2014, Closset et al. 2014
MOBYDICK	Sud du Front Polaire	138.0-456.5 [#]			Lafond et al. (en prep)
Pacifique Sud					
OUTPACE	Gyre Pacifique sud-ouest	0.8-1.3		0.001 (150 m)	Leblanc et al., 2018
	Archipel mélanésien	1.2-4.1		0.001 (150m)	Leblanc et al., 2018
BIOSOPE	Zone HNLC des Marquises	9.8*	3.32 [†]		Leblanc et al., 2018
	Pacifique Tropical sud	0.3*	0.77 [†]		Leblanc et al., 2018
	Gyre centrale Pacifique sud-est	0.6 ⁺	0.04 [†]		Leblanc et al., 2018
	Zone HNLC Pacifique sud-est	1.3 [†]	0.19 [†]		Leblanc et al., 2018
	Upwelling Pérou-Chili	44.6 ⁺	47.41 [†]		Leblanc et al., 2018
Méditerranée					
DEWEX	Golfe du Lion - hiver	2.4-22.8 ^s			Leblanc et al., 2018b
	Golfe du Lion - printemps	2.6-108.8 ^s			Leblanc et al., 2018b
SOFI - Bilan annuel	Golfe du Lion	3.1-21.5	0.45-0.58	86.8 (142 m)	Leblanc et al. (2003), Leblanc et al. (2005b)
Almofront II	Almeria-Oran	10.0-28.1	0.69-1.14	0.05-0.66 (100 m) 0.01-0.12 (300m)	Leblanc et al. (2004)
BOUM-PROSOPE	Bassins ouest et est	1.1-28.2			Crombet et al. (2011)
Atlantique Nord					
POMME	40-45°N	4-61 ^{**}	0.04-11.20 [†]	0.04-0.15 (400m) 0.09-0.11 (1000 m)	Leblanc et al. (2005a)
NASB	45-65°N	17.7-102.2			Leblanc et al. (2009)
Arctique					
GREENEDGE	68-70°N Baie de Baffin	21.4-118.5 [#]	0.3-3.0 [^]		Lafond et al. (2019)

4.2. Cycle du silicium en milieux polaires

4.2.1. Cycle du silicium dans la zone sub-antarctique

Ma première expérience de recherche (en DEA) démarre dans l'Océan Austral avec l'analyse des échantillons de Si issus de la campagne **ANTARES IV** effectuée dans le secteur indien et qui est l'objet de mon premier article scientifique (Leblanc et al., 2002). Plusieurs autres programmes m'ont permis par la suite de continuer d'étudier cette région, avec les campagnes **Fe-Cycle** et **N-Cycle** au large de la Nouvelle-Zélande durant mon post-doc, puis **SAZ-SENSE** au sud de la Tasmanie et enfin les programmes **KEOPS II** et **MOBYDICK** autour des Kerguelen.

Lorsque j'ai démarré mes travaux de thèse, la vision des écosystèmes océaniques de l'Océan Austral était très largement influencée par une structuration concentrique, caractérisant des zones océaniques définies par les propriétés hydrologiques des masses d'eaux entre deux fronts. La Zone Sub-Tropicale (STZ) s'étend vers le nord au-delà du Front Sub-Tropical (STF). Dans la direction du pôle, la Zone Sub-Antarctique (SAZ) s'étend entre le STF et le Front Sub-Antarctique (SAF), la Zone du Front Polaire (PFZ) entre le SAF et le Front Polaire (PF) et enfin la POOZ (Permanently Open Ocean Zone) ou AZ (Antarctic Zone) s'étend au sud du PF. Cette structuration zonale est schématisée dans la Figure 21a.

En revanche, si l'on étudie les phénologies de Chl a de surface vues par satellite sur la période 1998-2014, on observe qu'entre 40 et 60°S, une multitude de biorégions (ici au nombre de 7) définies par des dynamiques distinctes du développement phytoplanctonique au cours de l'année, co-existent aux mêmes latitudes tout autour du continent (Ardyna et al., 2017) et dans les mêmes zones hydrologiques (Figure 21b et c). On note en particulier la mosaïque de systèmes autour des îles Kerguelen, étudiées au cours de 3 programmes successifs (KEOPS I & II et MOBYDICK), tandis ce qu'au-delà de 60°S on trouve un régime productif plus stable, avec une floraison printanière principalement centré sur le mois de janvier (bio-région 7).

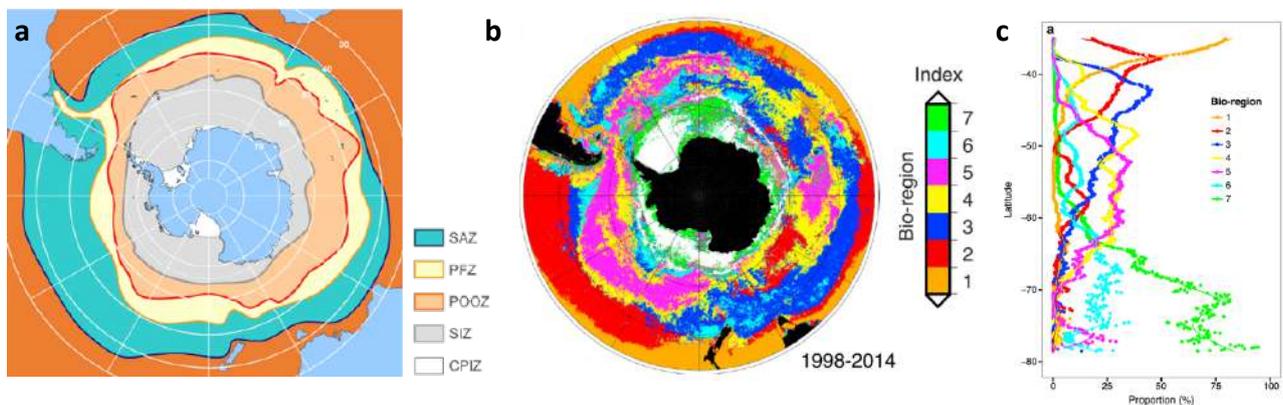


Figure 21 : a. Structuration schématique des zones hydrologiques de l'Océan Austral en cercles concentriques bornés par la position des fronts. b. Index des biorégions en fonction de la dynamique de la floraison phytoplanctonique vue par satellite montrant une vision plus fragmentée des écosystèmes. c. Proportion moyenne de chaque biorégion en fonction de la latitude. (b et c tirés d'Ardyna et al., 2017).

De la même façon, les apports de Fe dissous à l'Océan Austral, viennent moduler cette distribution concentrique avec des infusions de Fe conduisant à des efflorescences locales importantes dans un océan globalement très limité en Fer en raison de son éloignement des terres émergées. L'origine du Fe dissous est en effet multiple, et peut provenir des îles (par exemple Kerguelen), des sources hydrothermales, des glaces et icebergs ou encore des apports éoliens (Figure 22).

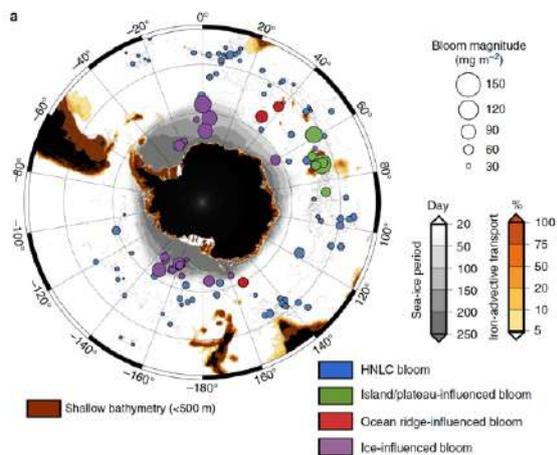


Figure 22 : Blooms induits par diverses sources de Fe dans l'Océan Austral (Ardyna et al., 2019).

disponibilité en Si, tandis qu'à l'est, les V_{Si} sont élevées mais la biomasse est peu abondante et constituée par une communauté dominante de dinoflagellés (Figure 23). Dans la PFZ, on trouve un pic très important de BSi (proche de $5 \mu\text{mol L}^{-1}$) à 80 m de profondeur au niveau de la silicacline, probablement lié à une adaptation des communautés aux faibles éclaircements afin d'éviter la limitation par le Fe ou le Si en surface. La biomasse siliceuse au niveau de ce pic profond était peu active, en regard des faibles flux de production de Si mesurés. Si l'analyse taxonomique de l'échantillon lugolé indique une grande diversité d'espèces, avec une prédominance des genres *Chaetoceros sp.*, *Rhizosolenia sp.* et *Pseudo-nitzschia sp.*, le marquage au PDMPO de l'activité de silicification indique que seul le genre *Rhizosolenia sp.* était activement producteur de silice biogénique au moment de l'échantillonnage. Ces résultats ont montré pour la première fois, au sein d'une communauté naturelle mixte, la contribution relative de chaque espèce au flux de silicification et ont posé les jalons pour les expérimentations suivantes sur l'activité de silicification spécifique chez les diatomées.

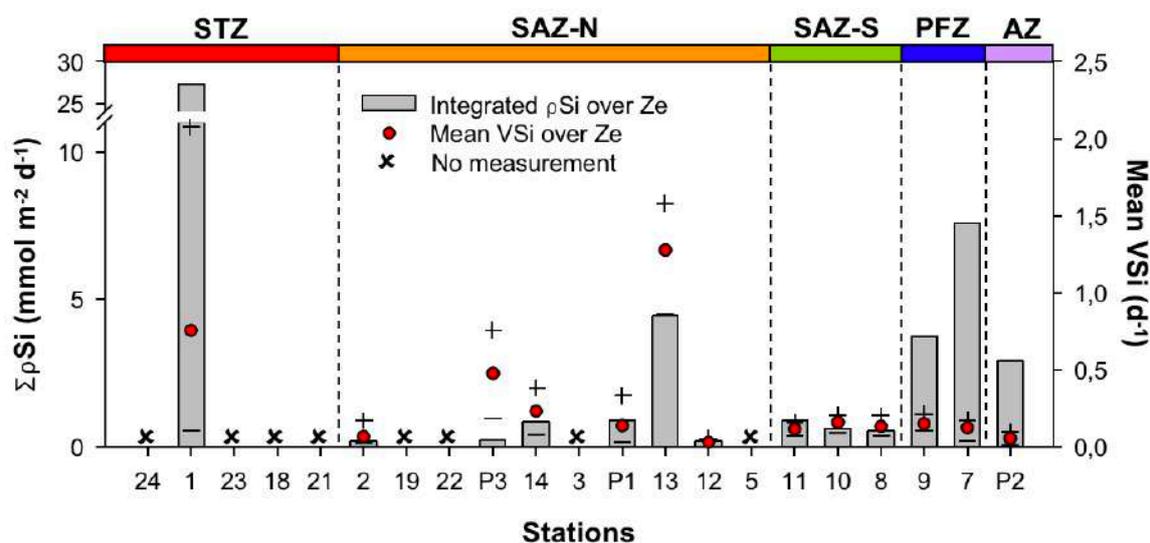


Figure 23 : Integrated Si uptake rates (ρ_{Si}) over the euphotic layer (surface to 1% PAR) in $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, following a zonal gradient (left axis). Mean specific Si uptake rates (V_{Si} , i.e. ρ_{Si} normalized to BSi) in d^{-1} (right axis). Maximum and minimum V_{Si} values for each profile are indicated by a + and - sign respectively.

Ce programme a donné lieu à deux publications :

Fripiat, F., **Leblanc, K.**, Cavagna, A-J., Elskens, M., Armand, L., André, L., Cardinal, D. (2011). Mid-summer silicon dynamic and diatoms productivity in Polar Frontal and Subantarctic Zones, south of Tasmania. MEPS, 435, 47-61.

Fripiat, F., Corvaisier, R., Navez, J., Elskens, M., Schoemann, V., **Leblanc, K.**, André, L., Cardinal, D. (2009). Measuring production–dissolution rates of marine biogenic silica by ³⁰Si-isotope dilution using a high-resolution sector field inductively coupled plasma mass spectrometer. Limnology and Oceanography Methods, 7 : 470-478.

4.2.2. Cycle du silicium dans l'archipel des Kerguelen

Le programme KEOPS se base sur le concept de laboratoire naturel pour étudier l'impact du fer sur les cycles biogéochimiques et les différents compartiments biologiques. L'utilisation de ce concept implique néanmoins la prise en considération de la **variabilité spatio-temporelle** caractérisant tout environnement marin. Lors du programme KEOPS II, une variabilité spatiale prononcée a été mise en évidence à travers l'observation d'une diversité d'environnements biogéochimiques associés à des blooms phytoplanctoniques différents. Caractérisés par une croissance très rapide quelques jours après le début de la campagne, ces blooms phytoplanctoniques ont également montré une évolution temporelle variable d'une zone à l'autre. Cette variabilité s'explique notamment par l'instabilité des conditions de lumière caractérisant la période d'initiation du bloom printanier. Cela a ainsi permis d'étudier des environnements biogéochimiques différemment impactés par la disponibilité en fer mais aussi par l'activité à méso-échelle.

La comparaison entre la zone naturellement fertilisée et la zone HNLC limitée en fer a néanmoins confirmé certaines observations réalisées précédemment via les expériences de fertilisations artificielles (Martin et al., 1994 ; Coale et al., 1996 ; Boyd et al., 2000 ; Assmy et al., 2001 ; Tsuda, 2003 ; Blain et al., 2007 ; Pollard et al., 2009 ; Smetacek et al., 2012 ; Tarling et al., 2012).

- Le **fer stimule clairement la croissance du phytoplancton** dans la région naturellement fertilisée des Kerguelen avec des biomasses en Chl *a* et en BSi 3 à 10 fois supérieures à la zone non-fertilisée.
- Le **fer favorise la croissance des diatomées** dans la zone fertilisée tandis que la région limitée en fer est dominée par une population nano-planctonique, principalement composée de nano-flagellés autotrophes. L'étude la composition des communautés a également mis en évidence la dominance de trois espèces principales dans les zones les plus productives de la région : *Chaetoceros Hyalochaete* spp., *Thalassiosira* spp. (< 25 µm) et *Pseudo-nitzschia* spp. Ces espèces sont par ailleurs associées aux plus fortes vitesses de production de BSi de la zone, atteignant des valeurs rarement observées dans l'océan Austral.

Les données de flux et de stocks de Si obtenues sur les programmes KEOPS I et II (Pl. B. Quéguiner) menés en 2005 et 2011 ont permis une estimation du bilan de silice à l'échelle saisonnière et de décrire le fonctionnement du cycle productif des diatomées dans cette zone naturellement fertilisée par le plateau des Kerguelen (Figure 24). Les flux de production de Si intégrés mesurés sont parmi les plus élevés mesurés dans l'océan mondial, proches de ceux mesurés dans les upwellings côtiers et les panaches des grands fleuves, et varient de 3 à 48 mmol Si m⁻² d⁻¹ entre la zone HNLC et la zone du plateau fertilisée. Durant le démarrage du bloom, les flux de production de Si sont soutenus par les flux de régénération de l'acide silicique

($\rho D:\rho P=0.98$) pour basculer vers un système de production nouvelle au cours du bloom ($\rho D:\rho P=0.18$). L'activation de la pompe à silicates entraîne alors une perte préférentielle de Si vs N et induit une forte limitation des eaux de surface en Si en fin de bloom.

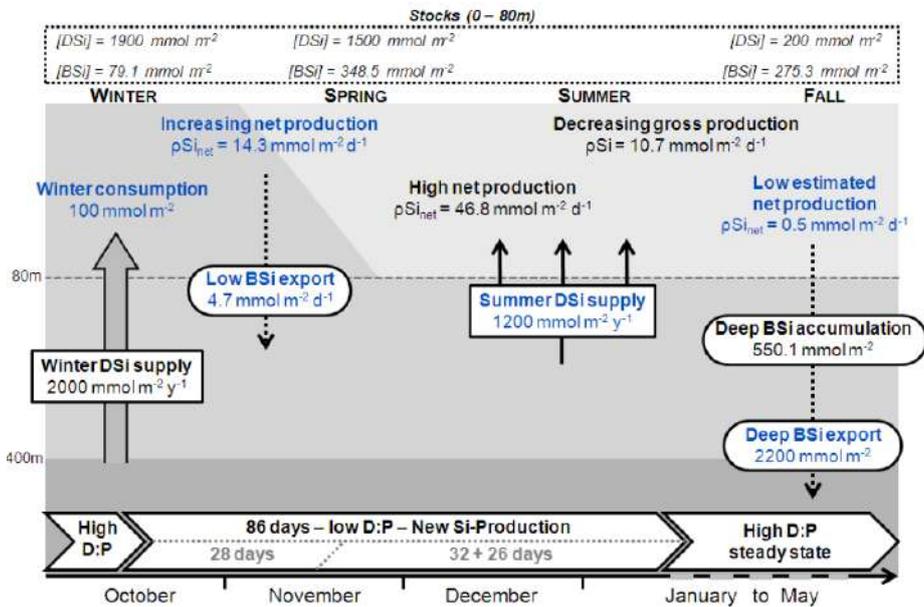


Figure 24 : Bilan du cycle du Si au site A3 sur le plateau de Kerguelen fertilisé, réalisé à l'aide des données de KEOPS I et II ainsi que de différentes approches isotopiques (³²Si, ³⁰Si incubations, mais aussi ³⁰Si naturel des masses d'eau). L'intégration des différentes approches isotopiques semble donner un résultat robuste avec un bilan à l'équilibre et permet d'estimer une durée de la période productive de 86 jours, en accord avec les données satellitaires.

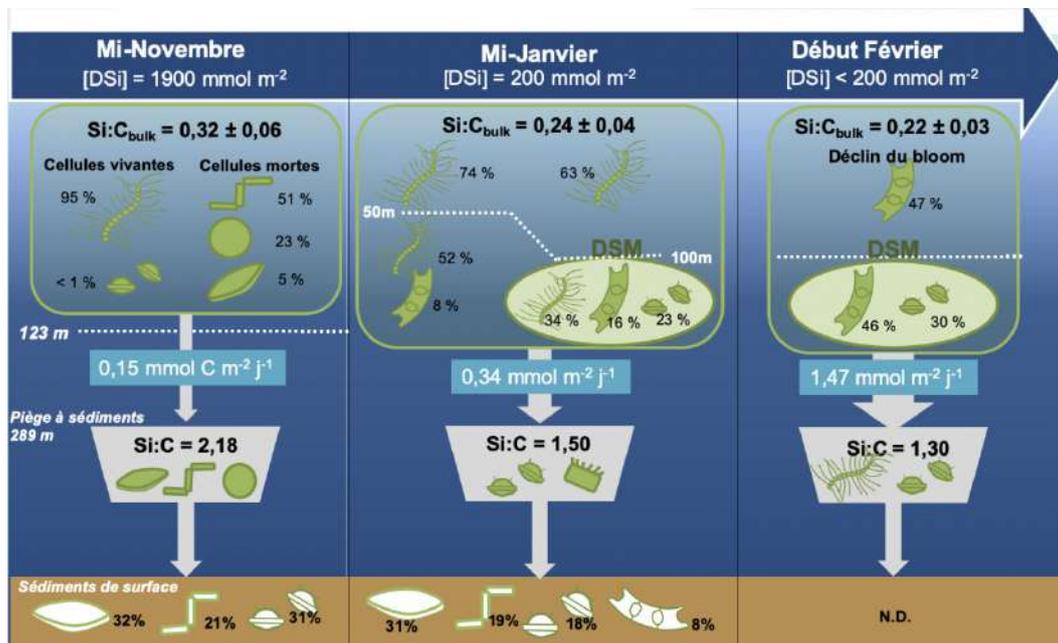


Figure 25 : Evolution saisonnière du bloom du plateau d'après les résultats de KEOPS I et II et (Armand et al., 2008 ; Mosseri et al., 2008 ; Rembauville et al., 2015).

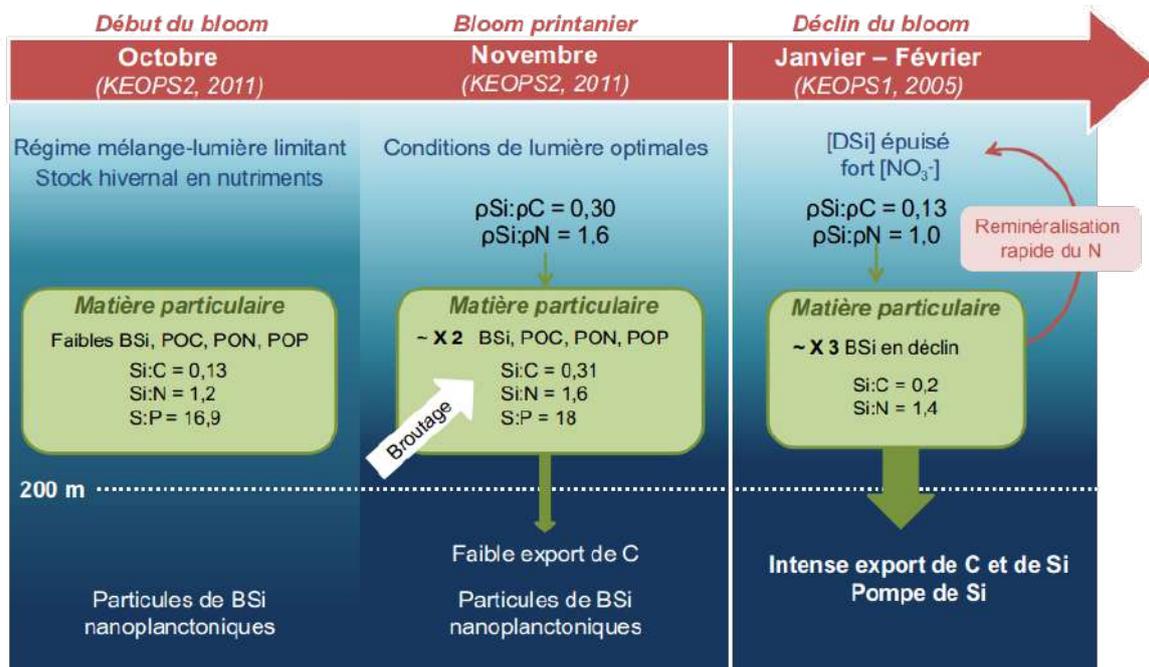


Figure 26 : Evolution des rapports stœchiométriques de la matière particulaire entre le début et la fin de bloom à partir des données KEOPS I & II (Mosseri et al., 2008 ; Closset et al., 2014 ; Lasbleiz et al., 2014 ; Planchon et al., 2014).

Tandis que l'impact du fer sur la croissance des diatomées a été clairement démontré dans la région des Kerguelen, son influence sur la composition élémentaire du phytoplancton demande à être clarifiée. À partir des expériences de fertilisation *in vitro*, il a été communément reporté que la limitation en fer engendrait des rapports Si:C, Si:N et Si:P plus élevés (2 à 3 fois) qu'en conditions de non-limitation, ce qui impliquerait la croissance de diatomées plus silicifiées (Hutchins et Bruland, 1998 ; Takeda, 1998 ; Franck *et al.*, 2000 ; Hare *et al.*, 2007). Nos résultats soulignent qu'en milieu naturel, le contrôle des rapports stœchiométriques est beaucoup plus complexe en réalité. Cette complexité proviendrait de la diversité des réponses particulières des espèces à la disponibilité en fer, comme cela a été observé précédemment dans des études réalisées en cultures (Takeda, 1998 ; Hoffmann *et al.*, 2007) ou chez des populations naturelles de diatomées (Twining *et al.*, 2004 ; Baines *et al.*, 2011). Nous avons tenté d'appuyer cette idée à travers l'étude des volumes cellulaires, du degré de silicification et des rapports Si:C spécifiques aux diatomées. Nos observations ont mis en évidence une variabilité des réponses cellulaires entre les espèces et d'une station à l'autre, ne permettant pas d'établir une corrélation nette entre la disponibilité en fer et les différents paramètres étudiés. Les différences de biomasses en Si et C des diatomées seraient donc fortement dépendantes de la composition spécifique des populations de diatomées et de leurs réponses propres aux conditions du milieu plutôt que de la seule disponibilité en fer. En revanche à l'échelle spécifique, on note pendant la campagne MOBYDICK une diminution de la production de Si par cellule (tracée par le marquage au PDMPO) à la station du plateau (M2) la plus enrichie en fer, ce qui semble aller dans le sens des travaux précédents (Figure 27).

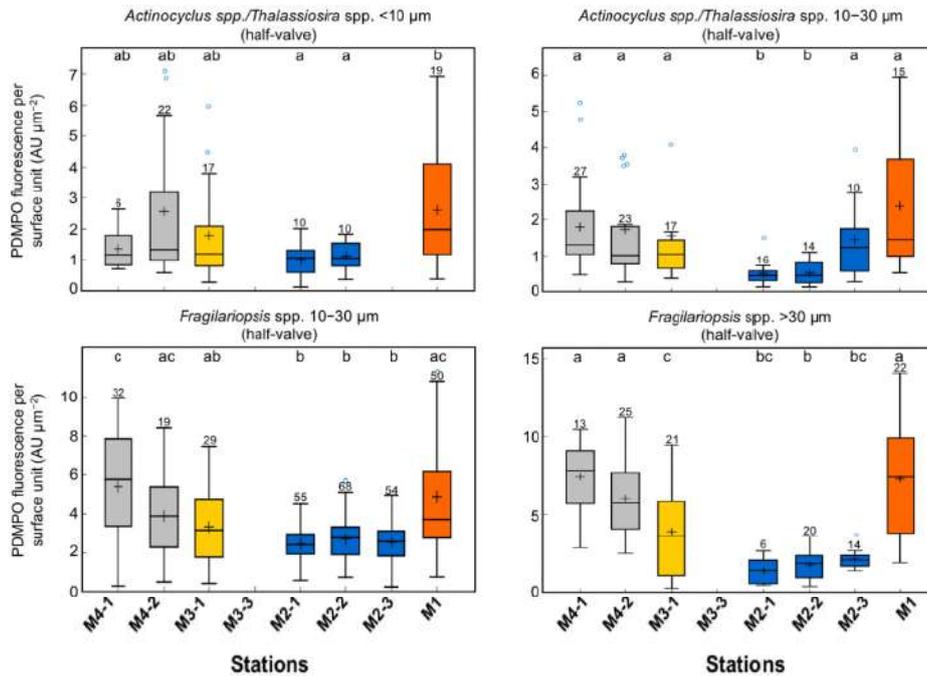


Figure 27 : Boxplot de fluorescence du PDMPO (marqueur fluorescent de silicification) par cellule pour deux des genres les plus abondants aux 4 stations étudiées (M4 et M3 à l'ouest de Kerguelen, en zone HNLC), M2 sur le plateau et M1 à l'est de Kerguelen (campagne MOBYDICK, 2018).

En plus d'influencer les vitesses d'absorption du silicium et la stœchiométrie de la matière particulaire, ces travaux ont montré que la composition des communautés semblait directement **conditionner l'export de carbone en profondeur** au début du printemps. Bien que les stations productives montrent de fortes biomasses en surface, la faible efficacité d'export de C (Laurenceau-Cornec et al., 2015 ; Planchon et al., 2014) peut être attribuée à la croissance d'espèces peu silicifiées (e.g. *Chaetoceros Hyalochaete* spp.) et possédant de faibles vitesses de chute, les rendant vulnérables à la prédation et à la fragmentation. À l'inverse, les espèces des stations peu productives (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis*) auraient de fortes vitesses de chute liées à un degré de silicification plus important, ce qui induirait de fortes efficacités de transfert de matière malgré les faibles biomasses phytoplanctoniques de surface.

Nous saisissons alors **l'importance d'étudier la composition spécifique** des populations de diatomées pour mieux comprendre leurs implications dans les cycles biogéochimiques du C et du Si. L'absorption des nutriments du milieu, la capacité à sédimenter, la vulnérabilité au broutage ou encore à la dissolution sont autant de facteurs propres à une espèce, qui vont à la fois conditionner ces cycles biogéochimiques et, être conditionnés par les propriétés biogéochimiques du milieu.

Au cours du programme **MOBYDICK** (projet LEFE CYBER/ANR, PI B. Quéguiner) dont la campagne océanographique a été réalisée en fév-mars 2018 (Figure 28), nous avons étudié la partition du carbone au sein du réseau trophique planctonique et supérieur en fin de bloom phytoplanctonique dans la même région du plateau des Kerguelen, s'appuyant sur l'expertise déjà acquise au cours des missions KEOPS I et II (printemps et été). Ce projet vise à détailler de façon intégrée et au niveau le plus fin possible toute la diversité planctonique et l'importance de chaque compartiment dans les stocks de C. Un focus particulier a été apporté à des processus rarement étudiés chez les diatomées comme la mortalité et les cycles de vie (formation de spores), grâce à l'échantillonnage estival tardif.

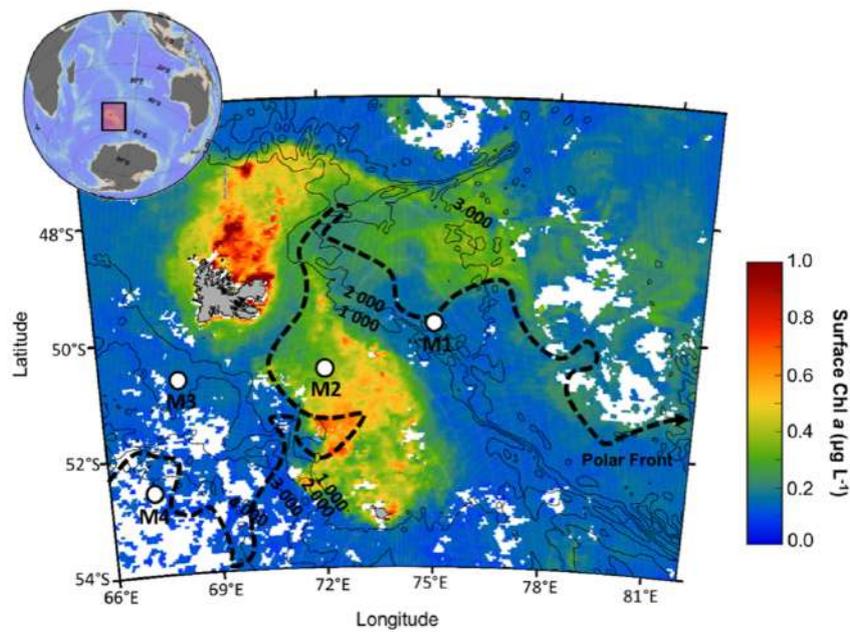


Figure 28 : Carte des stations échantillonnées durant MOBYDICK en fev-mars 2018.

Les résultats décrivant les communautés de diatomées de surface, leur contribution à la biomasse carbonée et les différences de silicification à l'échelle spécifique en fonction des régions (grâce au marqueur fluorescent PDMPO) ont été décrits en détails dans Lafond et al., 2020. Un nouvel engin de collecte (Agusti et al., 2015), le **bottle-net** (Figure 29) a par ailleurs été déployé pour la première fois au cours de cette campagne et a apporté des résultats riches en informations sur la nature des cellules et particules en cours de sédimentation en milieu profond. Le bottle-net est un filet à plancton de taille de maille de 20 μm , logé dans une bouteille niskin modifiée, qui peut être ouvert puis fermé sur une tranche d'eau donnée. Il permet de concentrer des cellules dont la densité est extrêmement faible (<10 cellules L^{-1}) dans la couche méso- et bathypélagique, et d'obtenir une densité de plusieurs centaines de milliers à quelques millions de cellules dans 60 ml d'eau de mer, grâce au volume très important de la colonne d'eau filtrée (plusieurs m^3). Il permet ainsi de décrire pour la première fois l'abondance, la taxonomie et l'activité individuelle des cellules en cours de sédimentation en milieu profond. Les résultats issus de la collecte des particules, et comparés aux filets à plancton de surface sont présentés dans Leblanc et al., 2021.

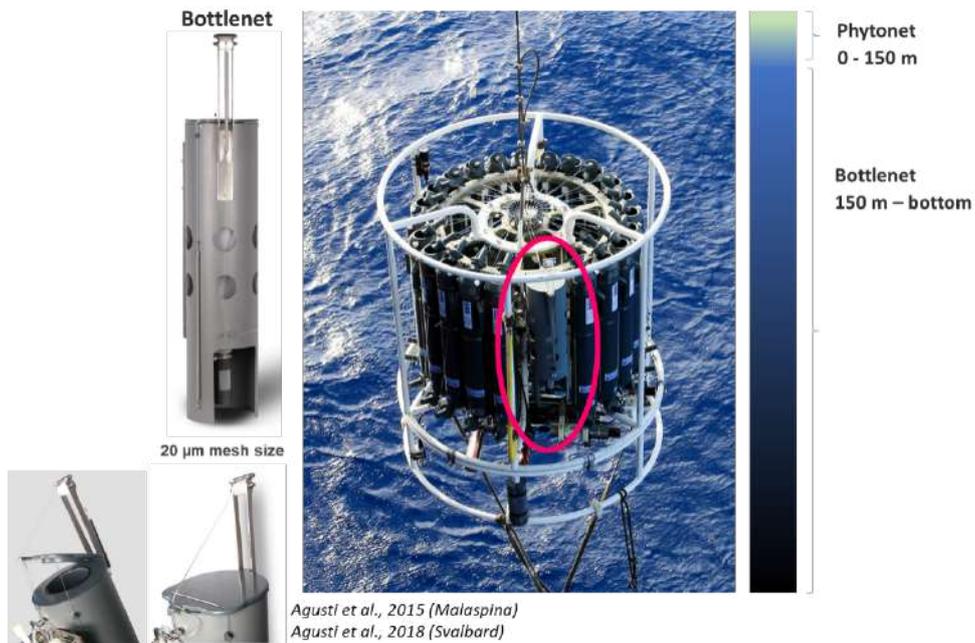


Figure 29 : Bottle-net utilisé sur la campagne MOBYDICK.

Les résultats principaux de ce programme sont les suivants :

- Deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées dans la couche de mélange : l'une située au-dessus du plateau naturellement fertilisé (M2), l'autre située dans les eaux HNLC avoisinantes (M1/M3/M4). Ce résultat confirme le rôle du fer dans la structuration des communautés de diatomées. Malgré de faibles concentrations en acide orthosilicique, la station M2 est marquée par le développement de larges chaînes de *Corethron inerme* très faiblement silicifiées, associé à une augmentation d'un facteur trois de la biomasse carbonée des diatomées au cours de la période d'échantillonnage. À l'extérieur du plateau, les communautés sont dominées par *Cylindrotheca closterium*, *Actinocyclus/Thalassiosira*, et différentes espèces appartenant au genre *Fragilariopsis*.
- Les diatomées de la zone HNLC sont davantage silicifiées et présentent des rapports stœchiométriques Si:C plus élevés, ce qui s'explique d'une part par la composition taxonomique de l'assemblage qui est composé d'espèces connues pour leur fort degré de silicification (e.g. *Fragilariopsis* spp.), d'autre part par une réponse physiologique induite par la limitation en fer. En effet, le marquage au PDMPO a révélé que pour une même espèce, les diatomées actives sont davantage silicifiées à l'extérieur du plateau (Figure 27). À la station M3, le développement d'espèces de petite taille caractérisées par un faible biovolume (e.g. *Fragilariopsis pseudonana*) pourrait également favoriser l'augmentation des rapports Si:C. Ces résultats mettent en évidence la diversité des réponses associées à une limitation en fer. Malgré les forts rapports Si:C mesurés aux stations M1/M3/M4 en comparaison de la station M2, seule la station de référence HNLC (M4) se distingue par des rapports plus élevés de la matière particulaire. Ceci peut s'expliquer par la faible contribution des diatomées à la biomasse aux stations M1 et M3, diluant de ce fait leur signal en Si élémentaire.
- La forte corrélation entre les rapports BSi:POC de la matière particulaire et la fraction de frustules vides confirme l'importance de l'état physiologique des cellules dans le contrôle des propriétés de la matière particulaire. La proportion de cellules intactes diminue de manière importante sous la couche de mélange, ce qui entraîne une augmentation des rapports BSi:POC. Cependant, l'intensité de la reminéralisation de la matière organique n'est pas identique entre les stations. De nombreuses spores et cellules végétatives de *Chaetoceros*

encore intactes ont été observées à M2 en profondeur, alors que dans la zone HNLC la majorité des cellules sont vides ou cassées. L'accumulation dans le gradient de la pycnocline de frustules vides appartenant aux espèces *Fragilariopsis kerguelensis* et *Chaetoceros atlanticus* favorise le fonctionnement d'une pompe à silicium particulièrement efficace.

- Près de 93 % des particules >20 µm collectées par le *Bottle-net* dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m) sont des cellules individuelles de diatomées, alors que seulement 2 % des particules sont des agrégats et des pelotes fécales (Figure 30). Le déploiement de pièges à sédiments lors de la campagne KEOPS II, durant tout un cycle saisonnier, montrait au contraire la prépondérance des pelotes fécales au cours de la saison productive (Rembauville et al., 2015b). Nos résultats, plutôt inattendus, confortent de récentes études mettant en évidence l'importance des petites particules dans les flux d'export de la matière (Dall'Olmo & Mork, 2014 ; Agusti et al., 2015 ; Leblanc et al., 2018b). Il est peu probable que ces particules sédimentent uniquement de manière passive, en raison de leur faible vitesse de sédimentation.

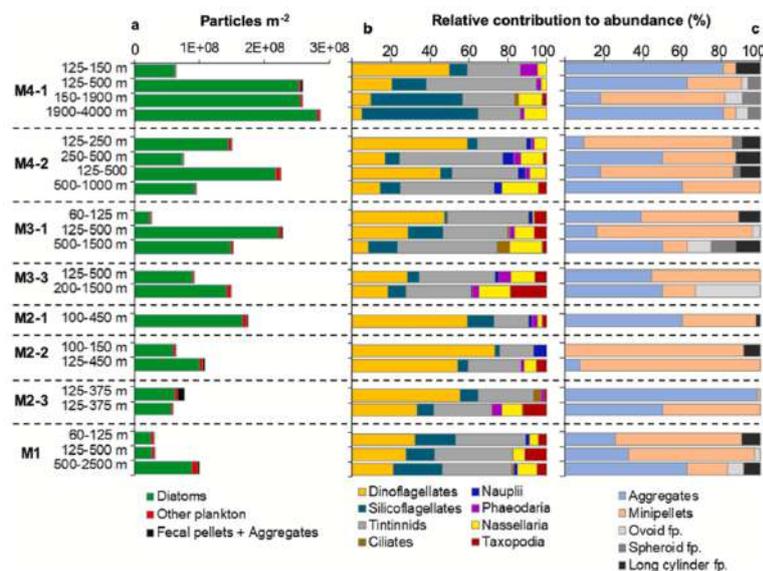


Figure 30 : Résultats des comptages issus des échantillons de *Bottle-net* sur MOBYDICK exprimés en nb de particules m⁻² sur les profondeurs d'intégration échantillonnées aux différentes stations. A. Abondances totales des diatomées, autres planctons et pelotes fécales/agrégats. B. Détails en % du groupe 'autres plancton'. C. Détails en % du groupe pelotes fécales/agrégats.

Au contraire, un mécanisme permettant d'expliquer leur présence à de telles profondeurs serait la formation d'agrégats en surface qui couleraient rapidement avant de se désagréger, entraînant la libération des cellules individuelles en profondeur. En revanche, il n'est pas exclu que la collecte du *Bottle-net* soit sélective et favorise la collecte des plus petites particules ce qui reste à déterminer grâce à un déploiement plus poussé.

- Certains modes de mortalité des diatomées ont été identifiés. Au-dessus du plateau, une infection parasitaire des grandes centriques appartenant principalement à l'espèce *Corethron inerme* a été observée (Figure 31 f-h). L'isolement à bord de cellules infectées et leur séquençage suggèrent que ces parasites seraient des Syndiniales appartenant au groupe des MALV II (Sassenhagen et al., 2020).

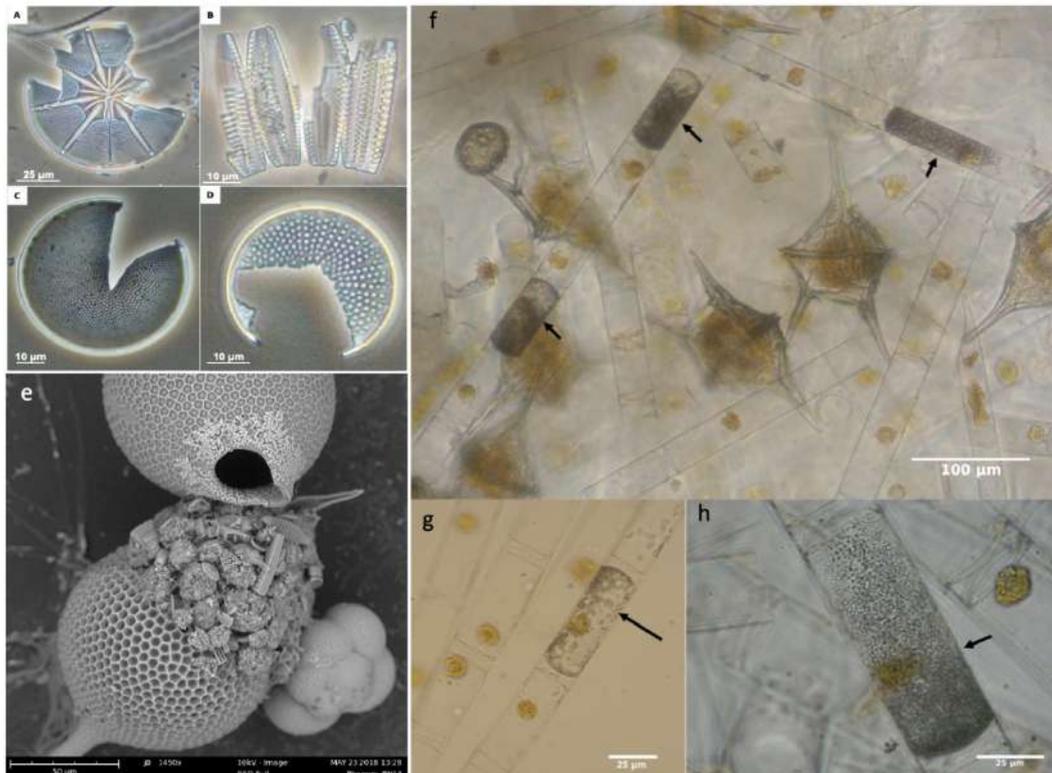


Figure 31 : Illustration des différents modes de mortalité des diatomées. A à d, broutage par du mésozooplancton, traces de mandibules, f à h, attaque par des parasites des colonies de *Corethron inerme* (petits grains noirs dans certaines cellules), e, image MEB du contenu des vacuoles de digestion de *Protocystis* (*Phaeodaria*) contenant des fragments de *F. kerguelensis*.

- L'observation des échantillons frais à bord a permis d'identifier d'autres relations trophiques comme le broutage de l'espèce *Fragilariopsis kerguelensis* par des phaeodaires appartenant au genre *Protocystis*. L'énumération de nombreux frustules croqués et l'analyse du contenu des pelotes fécales au MEB suggèrent également que cette espèce est broutée par le mésozooplancton. Ces observations interrogent sur le paradigme selon lequel les espèces extrêmement silicifiées telles que *F. kerguelensis* seraient particulièrement résistantes au broutage (Hamm et al., 2003 ; Assmy et al., 2013). Les différents modes de mortalité sont illustrés par les observations microscopiques dans la Figure 31. Il est probable que le broutage par les dinoflagellés ait pu être intense mais n'a pu être observé directement. Hormis le broutage des diatomées par le méso-zooplancton, l'ensemble des autres processus de broutage par des organismes de taille similaire ou inférieure reste encore très largement ignoré dans les études de terrain.

- De nombreuses formes hivernales et stades de repos ont été observés, en particulier chez les espèces *Eucampia antarctica*, *Chaetoceros atlanticus*, *Odontella weissflogii* et *Proboscia inermis*. Ces formes de résistance sont davantage silicifiées et accumulent des lipides de réserve, favorisant donc l'export du C et/ou Si. Une expérience de germination menée à bord suggère que le principal facteur déclenchant la formation des spores est la faible concentration en H_4SiO_4 mesurée au-dessus du plateau et aux stations situées à l'ouest, caractérisant la fin de la saison productive.

Outre l'observation au microscope pour le dénombrement et l'identification des cellules, nous avons mesuré la biomasse de chaque groupe planctonique, l'état des cellules, des processus de mortalité (broutage visible sur certains frustules par exemple), le contenu en lipide, la viabilité et l'activité de silicification des diatomées (grâce aux marqueurs fluorescents

Nile Red, Sytox Green et PDMPO). Des mesures chimiques (BSi/POC/PON) ont également été réalisées. Les résultats sont illustrés de manière synthétique dans la Figure 32.

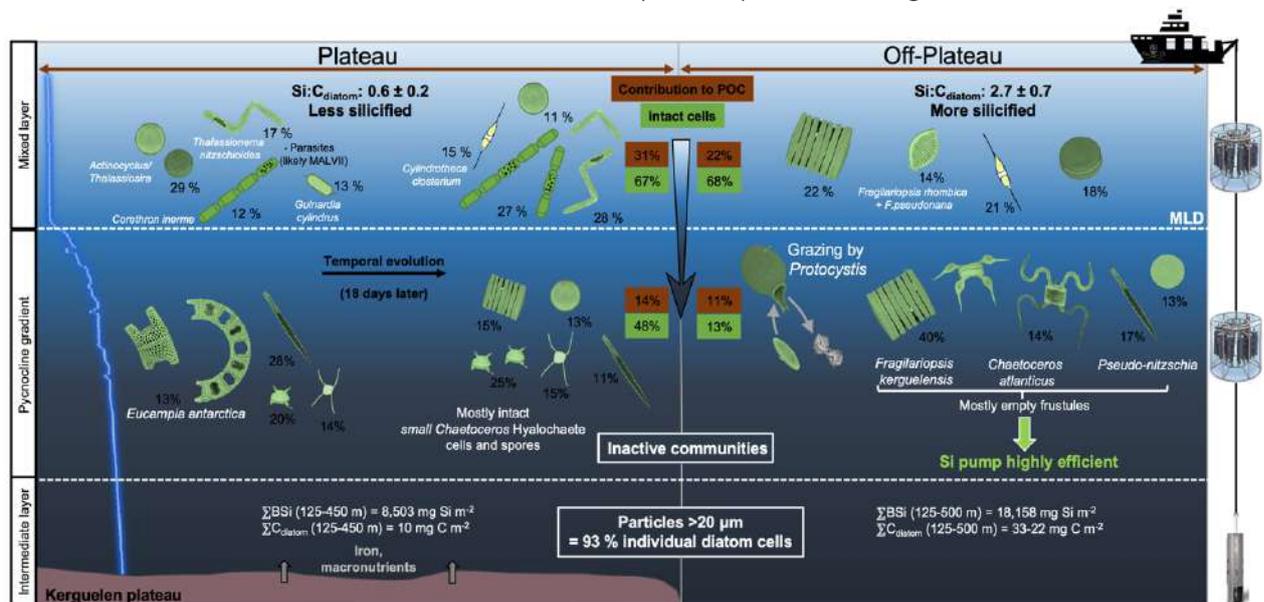


Figure 32 : Schéma conceptuel synthétisant les principaux résultats obtenus à partir de la comparaison entre les stations de référence pour le plateau naturellement fertilisé par le fer (M2) et la zone HNLC (M4). La courbe bleue dans la partie gauche de la figure représente l'évolution de la densité (en kg m⁻³) avec la profondeur à la station M2. Les instruments utilisés pour échantillonner les différentes couches d'eaux sont représentés dans la partie droite de la figure.

Les résultats issus de ces deux programmes ont fait l'objet de diverses publications :

Lasbleiz** M, **Leblanc K.**, Armand L.K., Christaki U., Georges C., Obernosterer I. et Quéguiner B. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean, *FEMS Microbiology Ecology*, 92(11) fiw171.

Trull T.W., Davies D.M., Dehairs F., Cavagna A.-J., Lasbleiz** M., Laurenceau-Cornec E.C., d'Ovidio F., Planchon F., **Leblanc K.**, Quéguiner B. et Blain S. Chemometric perspectives on plankton community responses to natural iron fertilisation over and downstream of the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean, *Biogeosciences*, 12, 1029-1056.

Cavagna A.J., Fripiat* F., Elskens M., Dehairs F., Mangion P., Chirurgien L., Closset* I., Lasbleiz** M., Flores-Leiva L., Cardinal D., **Leblanc K.**, Fernandez C., Lefèvre D., Oriol L., Blain S. et Quéguiner B. Biological productivity regime and associated N cycling in the vicinity of Kerguelen Island area, Southern Ocean. *Biogeosciences*, 12, 6515-6528.

Tremblay L., Caparros J., **Leblanc K.** et Obernosterer I. Origin and fate of dissolved organic matter in a naturally iron-fertilized region of the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 12, 607-621.

Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Blain S., Ras J., Cornet-Barthaux V., Helias-Nunige S. et Quéguiner B. Pigments, elemental composition (C, N, P, Si) and stoichiometry of particulate matter, in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 11, 5931-5955.

Closset* I., Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Cavagna A.-J., Elskens M., Navez J. et Cardinal D. Seasonal evolution of net and regenerated silica production around a natural Fe-fertilized area in the Southern Ocean estimated with Si isotopic approaches. *Biogeosciences*, 11, 5827-5846.

Lafond*, A., **Leblanc, K.**, Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B., 2020. The structure of diatom communities constrains biogeochemical properties in surface waters of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau). *J. Marine Syst.* 212, 103458.

Leblanc, K., Lafond*, A., Cornet, V., Legras, J., Barbara, M., Quéguiner, B., 2021. Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: Insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. *J. Marine Syst.* 222, 103609.

4.2.3. Cycle du silicium dans l'Arctique Canadien lors de la floraison printanière

Le changement climatique a provoqué des modifications majeures des biotopes marins dans l'Océan Arctique (OA). La diminution de l'étendue de la banquise durant l'été a entraîné une augmentation de 20% de la production primaire pan-arctique au cours de la dernière décennie. Les efflorescences de phytoplancton se produisent maintenant plus tôt au printemps dans plusieurs parties de l'OA. Dans d'autres régions, la structure de la communauté phytoplanctonique évolue vers des espèces plus petites, typiques de conditions oligotrophes, et quelques espèces rencontrées dans les eaux plus chaudes migrent désormais vers l'océan Arctique. Le bloom printanier de phytoplancton (BPP) qui se développe en marge des glaces représente > 50% de la production primaire annuelle dans l'OA, et est généralement associée à un transfert important d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs, et à l'exportation de carbone vers les sédiments marins. Les objectifs du projet ANR/LEFE **GREENEDGE** étaient de 1) comprendre les principaux processus physiques, chimiques et biologiques qui régissent le BPP, 2) identifier les espèces clé de phytoplancton impliquées dans le BPP et modéliser leur croissance dans diverses conditions environnementales, et 3) prévoir au cours des prochaines décennies l'évolution du BPP et du transfert de carbone à travers le réseau trophique et vers les sédiments. Un premier BPP a été étudié au printemps 2016 dans la Baie de Baffin (Figure 33), de son apparition avant la fonte des glaces en avril jusqu'à son déclin dans la zone libre de glace en juillet. Des études de processus ont été réalisées à partir d'un « camp de glace » et d'un brise-glace de recherche afin d'évaluer la croissance du phytoplancton, l'assimilation de nutriments et le transfert de carbone à travers la chaîne trophique et vers les sédiments. Dans le cadre de ce programme, et en collaboration avec les collègues du MIO (Véronique Cornet et Bernard Quéguiner) et du LEMAR à Brest (Aude Leynaert et Brivaëla Moriceau) je me suis intéressée à la dynamique des diatomées lors du bloom printanier, afin de déterminer l'impact du réchauffement en cours et de la diminution de l'étendue de la banquise sur leur devenir. Des mesures des stocks de diatomées ont été réalisées par la mesure des concentrations en silice biogénique et l'énumération en microscopie des espèces présentes, ainsi que des mesures de flux de silice totaux (techniques isotopiques de production/dissolution ^{30}Si en HR-ICP-MS et ^{32}Si en scintillation liquide) et à l'échelle de l'espèce (marquage à l'aide du traceur fluorescent PDMPO (Leblanc & Hutchins, 2005).

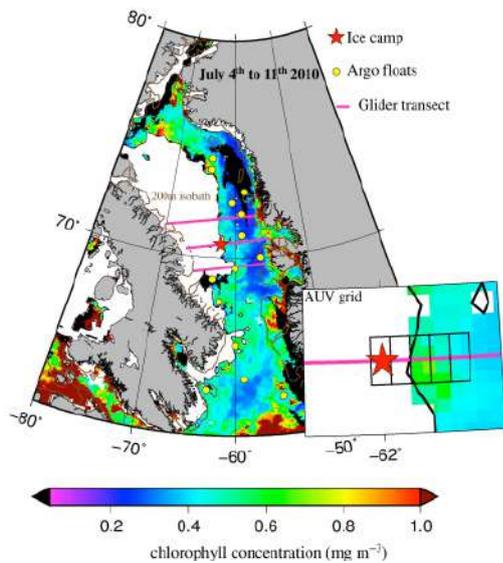


Figure 33 : Carte des transects réalisés sur l'Amundsen

Les mesures de flux de silice à l'échelle cellulaire ont été effectuées sur un nouveau microscope à épifluorescence Zeiss. Une formation sur IMAGEJ effectuée en octobre 2016 m'a permis de développer une macro de quantification de la fluorescence qui permet dorénavant de s'affranchir du matériel constructeur et des logiciels propriétaires associés. Les analyses et traitements de données ont fait l'objet d'un travail de M2 (Justine Legras) et de thèse (Augustin Lafond) et ont été publiés par mon doctorant en 1^{er} auteur (Lafond et al., 2019).

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

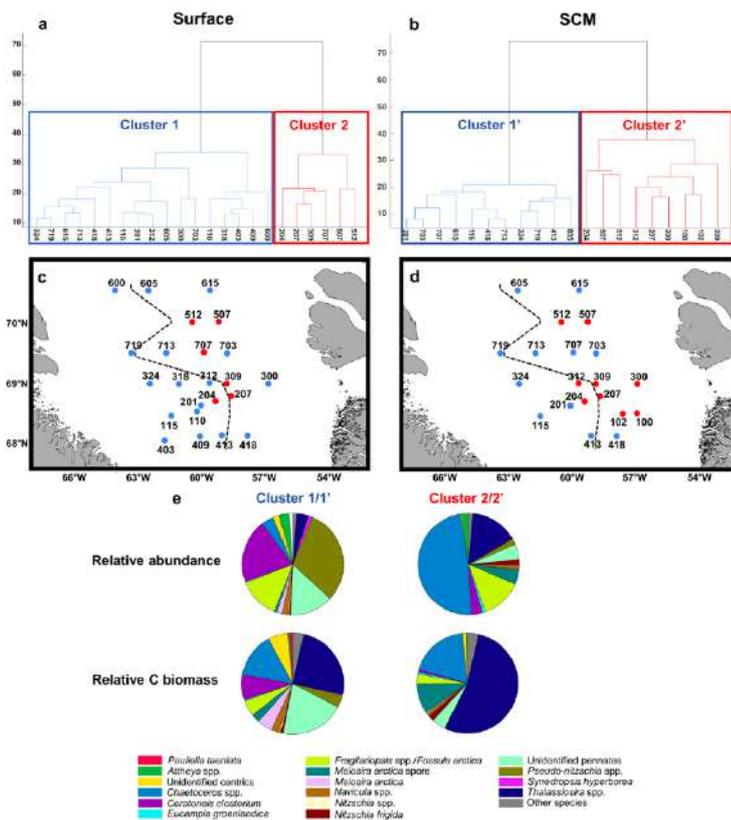


Figure 34 : Analyse en cluster sur les données d'abondance de surface (a) et du maximum de Chlorophylle (SCM) (b). La ligne noire pointillée sur la carte représente la limite approximative de l'étendue de la banquise au moment de l'échantillonnage. La contribution relative moyenne à l'abondance et à la biomasse C des espèces de diatomées est indiquée pour chaque cluster de communautés (e).

• Deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées (Figure 34). Une communauté dominée par des diatomées pennées (e.g. *Ceratoneis closterium*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*) a été identifiée au niveau des stations peu productives et recouvertes par la banquise (condition pré-bloom), situées en eaux libres mais influencées par les eaux en provenance du Pacifique via les îles du nord de la Baie, ou bien situées à l'extrémité est de la baie (condition post-bloom). À l'inverse, une communauté productive dominée par des diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros* spp. *Thalassiosira* spp.) et pennées (e.g. *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*) a été identifiée au niveau des stations situées en lisière des glaces (st. 204, 207, 309, 312) ou en eau libre où la glace a fondu récemment (st. 507, 512).

L'ensemble des étapes du bloom a été documenté. Malgré des

concentrations en silice biogène très faibles sous la banquise, certaines stations présentent des vitesses d'absorption spécifiques du silicium élevées ($0,11 < V_{Si} < 0,23 \text{ j}^{-1}$), révélant un

développement précoce des diatomées. Un bloom de diatomées centriques activement en train de silicifier ($BSi < 2,15 \mu\text{mol L}^{-1}$; $\rho Si < 0,19 \mu\text{mol Si L}^{-1}$) a été mis en évidence à la lisière des glaces et au niveau des eaux ouvertes où la glace a fondu récemment. Le développement du bloom peut débuter sous la glace, comme cela a été observé à la station 312, totalement recouverte par la banquise et située à 20-30 km de la lisière des glaces. Le bloom de diatomées est généralement associé à un bloom de *Phaeocystis* spp. Cependant, alors que les faibles concentrations en nutriments à l'est de la baie limitent progressivement le développement des diatomées, *Phaeocystis* spp. continue de se développer, formant un maximum de chlorophylle *a* en subsurface. Les vestiges d'un bloom passé de diatomées, vraisemblablement en train de sédimenter dans la colonne d'eau, ont été observés à certaines stations situées à l'extrémité est de la baie, traduisant des conditions post-bloom.

- Les diatomées centriques formant un bloom (cluster 2/2') présentent des traits fonctionnels qui leur sont propres (Figure 35). Contrairement aux diatomées associées aux stations peu productives (cluster 1/1'), les espèces atteignant des abondances élevées possèdent la particularité de former des colonies, de produire des spores de repos lorsque les conditions du milieu deviennent défavorables, et présentent des extensions siliceuses (e.g. soies des *Chaetoceros* spp.) ou chitineuses (e.g. processus des *Thalassiosira* spp.).

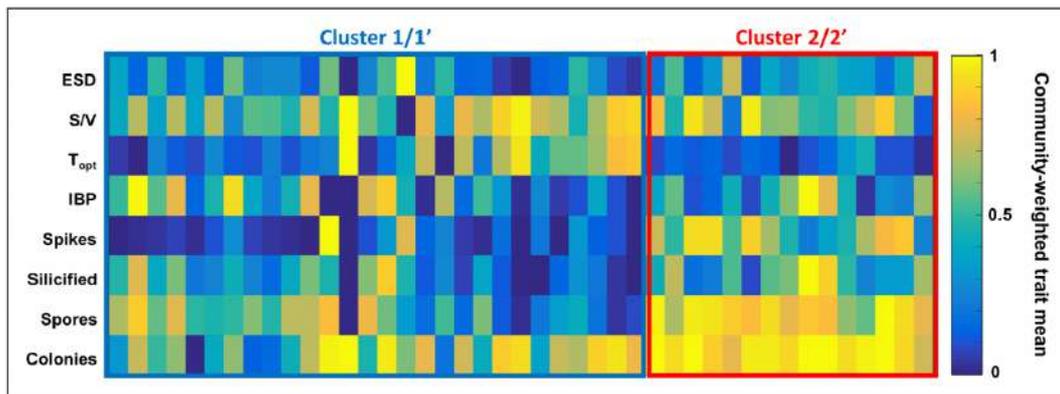


Figure 35 : Traits fonctionnels pondérés pour chaque communauté des clusters 1/1' et 2/2'. Analyse basée sur celle présentée dans Fragoso et al. (2018). ESD (Equivalent Spherical Diameter), IBP (Ice-binding Protein), S/V (Surface/Volume).

Cette étude a permis de montrer que la présence de banquise n'est pas le seul facteur contrôlant le développement des diatomées dans la baie de Baffin (Figure 36). Les stations productives (cluster 2/2') sont en effet corrélées négativement aux paramètres environnementaux ANP (index en % d'eaux d'origine Atlantique vs Pacifique) et à la bathymétrie, ce qui signifie que le bloom de diatomées est associé à des eaux peu profondes situées au-dessus du plateau et du talus groenlandais et influencées par les eaux Atlantiques. L'échantillonnage des deux derniers transects à la fin de la saison de fonte a permis d'étudier le développement des diatomées dans les eaux profondes situées au-dessus de la plaine abyssale et majoritairement influencées par les eaux Pacifiques. Au moment de leur échantillonnage, ces stations étaient en eaux libres et la glace avait fondu récemment ($0 < DOW50 < 6$), ce qui suggère que le développement des diatomées n'était pas limité par la banquise. Le développement contrasté des diatomées entre les eaux influencées par le Pacifique et l'Atlantique peut s'expliquer par les différentes propriétés de ces masses d'eau (e.g. température, salinité, nutriments, etc.), bien que les eaux provenant du Pacifique soient enrichies en acide orthosilicique, ce qui devrait au contraire favoriser le développement des diatomées. Il est difficile d'incriminer une variable en particulier, favorisant ou non le développement des diatomées, en raison de l'effet confondant de certains paramètres environnementaux dans la direction est-ouest. La bathymétrie pourrait également jouer un

rôle dans l'initiation du bloom, en favorisant la resuspension en surface de spores de diatomées au niveau des stations peu profondes situées au-dessus du plateau Groenlandais. Cette hypothèse est appuyée par le fait qu'un important évènement de sporulation a été observé chez l'espèce *Melosira arctica* en fin de bloom, et que la plupart des espèces associées au bloom produisent des spores de repos.

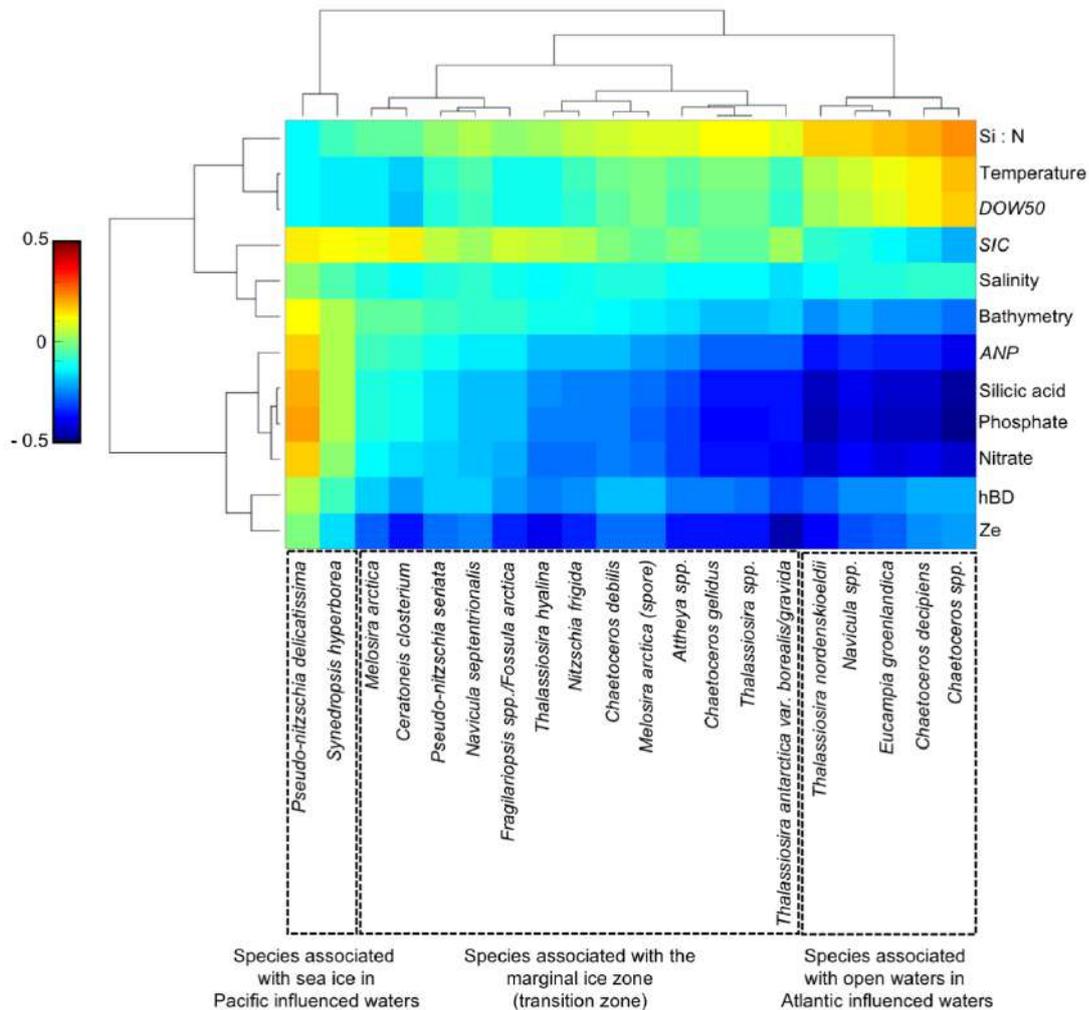


Figure 36 : Heatmap réalisée à partir des coefficients de corrélation des régression sPLS entre les taxons de diatomées et les variables environnementales.

Lafond*, A., **Leblanc, K.**, Quéguiner, B., Moriceau, B., Leynaert, A., Cornet, V., Legras, J., Ras, J., Parenteau, M., Garcia, N., Babin, M., Tremblay, J.-E., 2019. Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. *Elemental Science of the Anthropocene* 7.

4.3. Cycle du Silicium en milieu oligotrophe

4.3.1. Cycle du silicium en Méditerranée

Depuis ma thèse, j'ai eu l'opportunité de travailler sur divers programmes de recherche en Méditerranée, dans des milieux contrastés. La Méditerranée est une mer semi-fermée ne représentant qu'un très faible volume de l'océan mondial, mais est souvent considérée comme un océan en miniature, avec des processus d'intérêt comme entre autres une convection thermo-haline sur l'ensemble du bassin, des zones de formation d'eaux profondes, un gradient

d'oligotrophie très marqué d'ouest en est avec l'existence d'un maximum profond de Chlorophylle, et une marge continentale peu profonde au niveau du Golfe du Lion recevant des apports fluviaux importants.

A l'époque de mes travaux de thèse, relativement peu d'études étaient disponibles sur le cycle du silicium en Méditerranée. Les principales données existantes étaient relatives aux mesures d'acide orthosilicique à l'échelle du bassin (Béthoux et al., 1998) et de silice particulaire en Méditerranée Nord-Occidentale (MNO), tandis ce qu'aucune mesure d'absorption de Si n'était disponible. Seules trois études contenant des mesures de silice biogénique dans la colonne d'eau avaient été publiées quelques années auparavant (Copin-Montégut, 1988 ; Peinert and Miquel, 1994 ; Price et al., 1999) ainsi que deux autres sur des données de flux de silice biogénique dans des pièges à particules (Monaco et al., 1990 ; Miserocchi et al., 1999). Les mesures d'acide orthosilicique faisant état de concentrations toujours $> 1 \mu\text{M}$ dans les eaux de surface, cet élément n'était pas considéré comme limitant au regard des concentrations souvent indétectables de phosphates et de nitrates. De la même façon, très peu d'études avaient alors documenté la structure des communautés de diatomées lors de campagnes de terrain, hormis les travaux de Margalef et Estrada dans les années 1960-1980 au large des côtes espagnoles, et seules quelques stations marines effectuaient des comptages en microscopie à des sites de suivi côtiers. Des analyses pigmentaires révélaient la dominance de diatomées en zones frontales ou côtières en MNO (Barlow et al., 1997), mais les eaux du large oligotrophes étaient généralement considérées comme dominées par le pico- et nano-phytoplancton. Quant au suivi des apports fluviaux en Si, seul l'apport sous forme dissoute était intégré au suivi long-terme du Rhône (Figure 37).



Figure 37 : Carte de programmes de recherche auxquels j'ai participé en Méditerranée

Lors du programme **SOFi** (1999-2000), j'ai pu étudier pour la première fois en Méditerranée le cycle saisonnier du Silicium à un site côtier soumis à l'influence du Courant Nord Méditerranéen oligotrophe, par une analyse simultanée des stocks de Si particuliers et dissous (BSi , LSi , Si(OH)_4), des flux de production de silice (^{32}Si) et de cinétiques d'absorption (K_s et V_{max}), des flux d'export dans des pièges à particules (56 et 142 m), ainsi que la structure des communautés de diatomées associée à ces mesures. Lors de sorties mensuelles de terrain, les cycles du C, N et P étaient étudiés en parallèle par les collègues du laboratoire (P. Raimbault, N. Garcia, F. Diaz). Ce site, situé à 20 miles au sud du phare du Planier, et localisé en bordure de pente du plateau continental du Golfe du Lion, est principalement soumis à l'influence du Courant Nord Méditerranéen, même si ponctuellement impacté par les eaux du Rhône, et est

ainsi caractérisé par un régime principalement oligotrophe. Les principaux résultats issus de ce programme ont fait l'objet de 2 articles et sont les suivants :

- Un cycle saisonnier a pu être clairement établi dans la production de silice biogénique avec des stocks plus élevés au printemps et en été, tandis que les stocks de silice lithogénique étaient plus élevés en hiver et en automne.
- Le phytoplancton siliceux (diatomées + silicoflagellés) représentait en moyenne sur l'année 57 % de l'abondance du microphytoplancton au maximum de Chla.
- Le flux de production de Si annuel mesuré ($0.14 \text{ mol Si m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) était proche des valeurs les plus basses jamais mesurées, notamment au sein des gyres oligotrophes en Atlantique ($0.10 \text{ mol Si m}^{-2} \text{ an}^{-1}$).
- Les premières cinétiques d'enrichissement en Si réalisées en Méditerranée ont révélé des valeurs de K_S significativement plus élevées que les valeurs ambiantes indiquant un fort degré de limitation par la disponibilité en Si notamment en période automnale.
- Des concentrations en $\text{Si(OH)}_4 <$ à la LD ont été mesurées au mois d'avril sur toute la colonne d'eau, tandis que les concentrations en N et P étaient $>$ à la LD indiquant une forte limitation du bloom printanier de diatomées par les concentrations en Si dissous, ce qui n'était pas habituellement envisagé en Méditerranée.
- Les données de pièges ont révélé une efficacité importante de la pompe à silicates, cad un export accru de Si par rapport au C particulaire vers les sédiments (62% de la silice produite en surface exportée vs 3.5 % du C), à même d'expliquer l'épuisement printanier en Si dissous.
- Les mesures de pièges ont également mis en évidence un épisode très intense d'export de silice biogène dès la mi-février, avant la mise en place de la stratification thermique et manqué par l'échantillonnage de surface, révélant l'existence de pics de production intenses et à haute-fréquence en période hivernale.
- Les observations et comptages en microscopie ont montré la dominance d'espèces telles que *Leptocylindrus mediterraneus*, *Pseudo-nitzschia seriata* et *P. delicatissima* ainsi que *Chaetoceros curvisetum* dans le développement printanier et estival de diatomées.

Leblanc, K., Quéguiner, B., Garcia, N., Rimmelin, P., Raimbault, P. (2003). Silicon cycle in the NW Mediterranean Sea: seasonal study of a coastal oligotrophic site. *Oceanol. Acta* 26, 339-355.

Leblanc, K., Quéguiner, B., Raimbault, P., Garcia, N. (2005). Efficiency of the silicate pump at a coastal oligotrophic site in the Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 2, 219-229.

Cette étude du Golfe du Lion a été complétée par le programme **SPECIMED** (2010-2013), qui a permis un échantillonnage régulier pendant une durée de 3 ans à plusieurs sites au large de Marseille et Banyuls dans le Golfe du Lion et permettront une analyse temporelle haute fréquence des changements de structure de communautés planctoniques associés aux cycles biogéochimiques. Des données très détaillées d'énumération des différents groupes planctoniques et d'estimation de leur biomasse carbonée sont disponibles et ont été traitées par une stagiaire de M2, qui reprend l'ensemble de la série temporelle de plancton au site SOMLIT avec les données SPECIMED, dans l'objectif d'aboutir à une publication des résultats marquants (Figure 38).

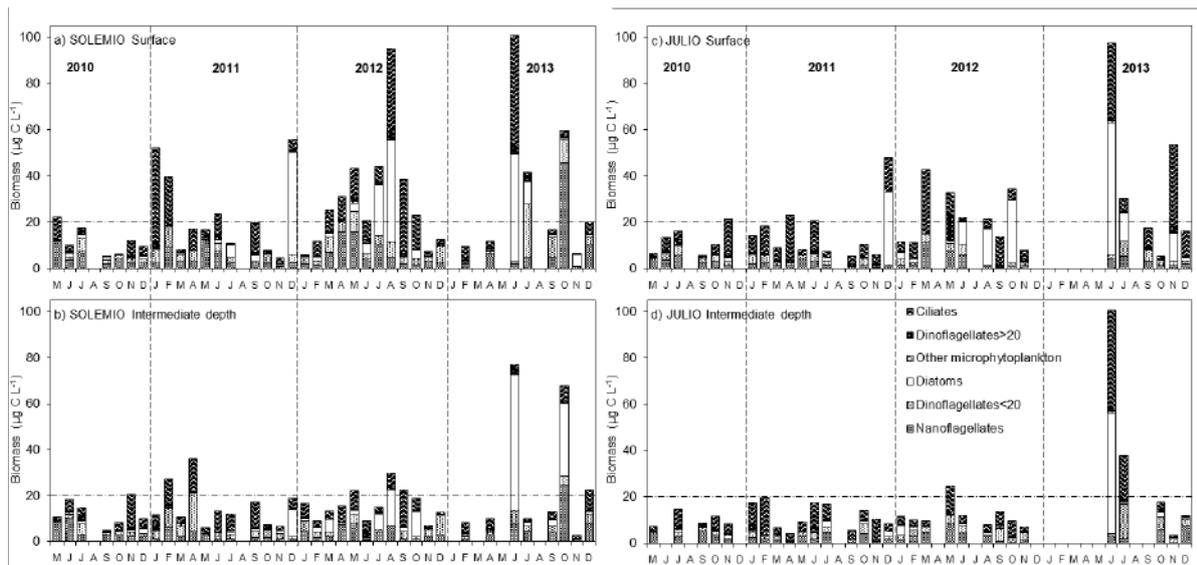


Figure 38 : Biomasse carbonée ($\mu\text{g C L}^{-1}$) du nano- et du microplancton en surface et au DCM au site côtier SOLEMIO et au site du large JULIO (proche du site SOFI).

Au cours du programme **ALMOFRONT II** (1997-1998), un bilan complet du cycle du silicium en termes de stocks (Si dissous et particulaire) et de flux (production et export) a pu être établi dans un tourbillon anticyclonique en mer d'Alboran, au niveau de la zone frontale d'Almeria-Oran à l'est du détroit de Gibraltar (Figure 39). Lors de cette campagne aucune donnée concernant les communautés de diatomées n'était disponible, en revanche des analyses effectuées au cours d'Almofront I en période printanière (mai 1991), avaient permis d'identifier les genres dominants dans cette région, tels que *Rhizosolenia*, *Proboscia alata*, *Chaetoceros*, *Nitzschia*, *Thalassiosira* et *Leptocylindrus*.

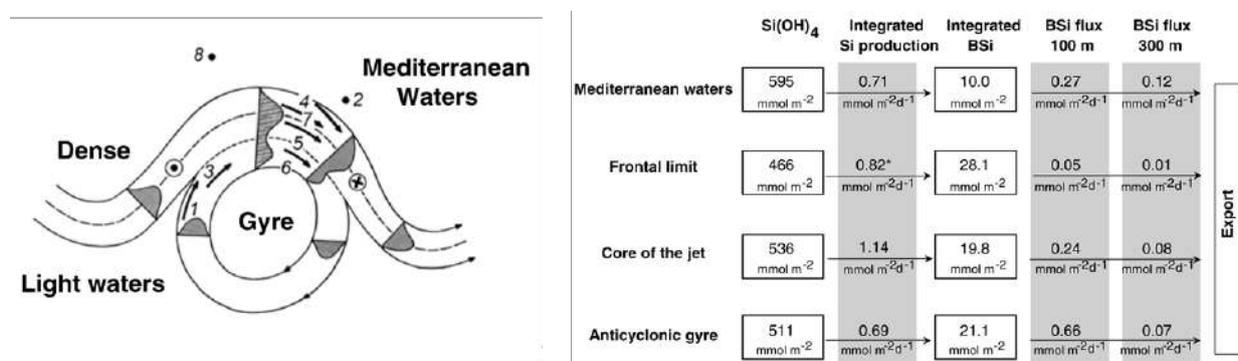


Figure 39 : Bilan de silicium dans le tourbillon d'ALMOFRONT II.

Leblanc, K., Quéguiner, B., Prieur, L., Claustre, H., Oubelkheir, K., Bruyant, F. (2004). Siliceous phytoplankton production and export related to trans-frontal dynamics of the Almeria-Oran frontal system (western Mediterranean Sea) during winter. *Journal of Geophysical Research*, 109, C07010.

Deux autres programmes, menés respectivement en 1999 (**PROSOPE**) et 2008 (**BOUM**), m'ont permis d'aborder une étude du cycle du silicium à plus grande échelle en Méditerranée, avec des échantillonnages très similaires le long d'un gradient d'oligotrophie jusqu'au bassin Est méditerranéen. Les résultats de ces deux campagnes ont fait l'objet d'un article de synthèse publié par mon étudiant en thèse, Yann Crombet, en 2011.

Mes travaux durant ces deux campagnes ont montré l'existence intermittente d'un maximum profond de silice biogénique le long du gradient d'approfondissement du maximum de Chla, classiquement considéré comme dominé par des organismes non-siliceux pico- et nano-planctoniques en milieu ultra-oligotrophe. Ces résultats rejoignent en réalité les précédents travaux effectués par le groupe de Mark Brzezinski et Dave Nelson en Atlantique et Pacifique Equatorial, montrant un rôle non négligeable des diatomées en profondeur, à la base de la nutricline ainsi que des observations faites dans l'Austral (Quéguiner, 2001; Leblanc et al., 2002; Quéguiner and Brzezinski, 2002; Beucher et al., 2004; Mosseri et al., 2008).

Si les diatomées en milieu oligotrophe ne représentent souvent qu'autour de 5% de la biomasse phytoplanctonique, leur contribution à la production primaire peut cependant augmenter jusqu'à 20%, tandis ce que leur contribution à l'export peut atteindre >30% (Brzezinski, 1985). Nous avons également relevé la présence de DDA (Diatom Diazotroph Associations) typiques de ces milieux, avec la présence des diatomées centriques *Hemiaulus hauckii* ou encore *Rhizosolenia styliformis* en association avec la diazotrophe *Richelia intracellularis*, et ce dans les deux bassins, ouest et est Méditerranéen, ce qui constitue une adaptation écologique permettant aux diatomées de se maintenir en milieu carencé en azote (Figure 40).

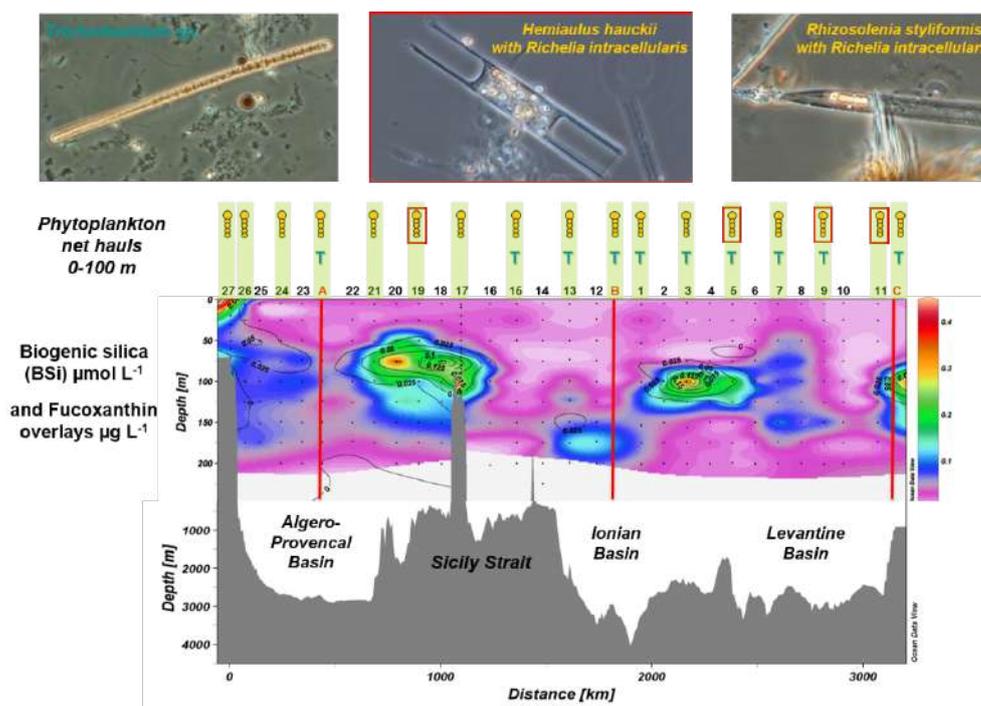


Figure 40 : En haut : Illustration des principaux organismes diazotrophes et associations diatomées-diazotrophes observés dans les filets phytoplanctoniques. En bas : Concentrations en silice biogénique (couleur) avec superposition des isolignes de concentrations en fucoxanthine le long du gradient ouest-est durant le programme BOUM. Les barres vertes indiquent les stations où ont été réalisés des traits verticaux de phytoplancton. Les pictogrammes symbolisent la présence dans ces filets des diazotrophes : *Richelia intracellularis* en association avec *Rhizosolenia* (cellules orange), en interaction avec *Hemiaulus hauckii* (cellules orange encadrées en rouge), et filaments de *Trichodesmium* (lettre T en bleu).

Si l'on considère la définition d'un bloom phytoplanctonique donnée par Wilson (2003) comme la persistance de concentrations de Chla $> 0.15 \text{ g L}^{-1}$, le bassin Méditerranéen pourrait être le siège d'un bloom de diatomées profond ($>100 \text{ m}$), non visible par imagerie satellite, amenant ainsi à moduler la caractérisation en éco-régions proposées par Ribera d'Alcalà et al. (2009) plaçant l'essentiel du bassin en zone de 'non bloom'.

Crombet, Y., **Leblanc, K.**, Queguiner, B., Moutin, T., Rimmelin, P., Ras, J., Claustre, H., Leblond, N., Oriol, L., Pujol-Pay, M. (2011). Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 459-475.

En 2013, j'ai pu étudier la zone de convection hivernale située au large du Golfe du Lion en Méditerranée et centrée autour du site 42°N 5°E lors du programme **DEWEX**. Ce site est le siège d'une intense floraison phytoplanctonique printanière, pour laquelle très peu de données étaient disponibles. Selon les années, les coups de Mistral intenses et froids sur la région peuvent engendrer des convections hivernales de grande ampleur. En 2013, l'épisode de convection a atteint son ampleur maximale en atteignant le plancher océanique à 2400 m. Un upwelling apportant des quantités élevées de sels nutritifs a fertilisé l'ensemble de la zone et déclenché une floraison phytoplanctonique importante qui a pu être étudiée au cours de deux campagnes en hiver et au printemps (Figure 41). Les teneurs en silice biogénique et en fucoxanthine ont montré une contribution importante des diatomées lors de la floraison printanière. Par analogie avec d'autres milieux mésotrophes comme l'Atlantique Nord, nous nous attendions à observer des assemblages typiques de diatomées centriques coloniales à longues chaînes telles que *Chaetoceros* ou *Thalassiosira* qui se développent habituellement dans ces milieux. Or de façon surprenante, le développement de Chl*a* centré autour de 42°N 5°E était essentiellement constitué de petites cellules individuelles de tailles nano-planctoniques. Grâce aux analyses de silice biogénique, de fucoxanthine et de microscopie optique et électronique, nous avons pu mettre en évidence le développement inhabituel d'une des plus petites espèces de diatomées centriques connue à ce jour, *Minidiscus*, avec un mélange de deux espèces *M. trioculatus* et *M. comicus*, comprises entre 2 et 5 µm. De façon plus surprenante encore, nous avons retrouvé des concentrations importantes de *Minidiscus* dans des échantillons de pièges à sédiments profonds, placés juste sous le centre de la zone de bloom (42°N 5°E).

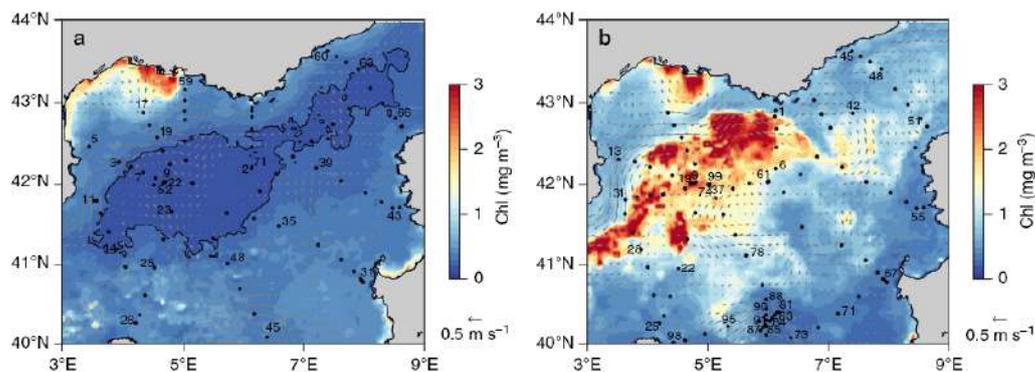


Figure 41 : Carte de concentrations en Chl*a* de surface entre les legs 1 (hiver) et 2 (printemps) des campagnes DEWEX

Ces résultats amènent à plusieurs conclusions intéressantes, mais allant plutôt à rebours du schéma généralement établi, à savoir que :

- Des diatomées de taille nano-planctoniques (2-5 µm) peuvent former des efflorescences printanières massives et quasi monospécifiques en conditions eutrophes et turbulentes.
- Ces diatomées peuvent se retrouver dans les échantillons de pièges profonds (2400 m) très rapidement après leur développement en surface (moins d'un mois), ce qui implique des vitesses de chute extrêmement élevées dont les mécanismes restent à être explicités.

- Le genre de diatomées *Minidiscus*, jusqu'ici très peu documenté, peut en réalité être extrêmement abondant en milieu marin comme l'ont révélé les données de séquençage du programme Tara-Océans, qui placent ce genre parmi les 20 genres dominants la couche éclairée, mais également prépondérant dans la couche mésopélagique.

Ces résultats ont fait l'objet d'une publication synthétique dans *Nature Communications* en 2018 :

Leblanc K., Quéguiner B., Diaz F., Cornet V., Michel-Rodriguez** M., Durrieu de Madron X., Bowler C., Malviya S., Thyssen M., Grégori G., Rambauville M., Grosso O., Poulain J., de Vargas C., Pujo-Pay M. et Conan P. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export, *Nature Communications*, 9, 953.

Depuis ces travaux, plusieurs articles récents ont été publiés sur le genre *Minidiscus*, notamment ceux de Fernandes & Correr-Da-Silva (2020) et d'Arsenieff et al. (2020), qui confirment que les nano-diatomées sont des contributeurs majeurs du phytoplancton en zone côtière tempérée, avec notamment une contribution de *Minidiscus* de 21% aux séquences de diatomées sur une période de 7 ans (2009-2016) au site côtier SOMLIT en Manche.

4.3.2. Cycle du silicium dans l'Océan Pacifique Sub-Tropical

Le phytoplancton siliceux, en particulier les diatomées, est souvent associé avec des écosystèmes eutrophes riches en nutriments. Cependant, le budget global de production de silice biogénique proposé par Nelson et al. (1995) soulignait déjà l'importance de ces organismes dans les zones oligotrophes où, malgré leur faible concentration et du fait de l'importante extension géographique de ces systèmes, leur production intégrée de silice serait comparable à celle de zones très productives surplombant des zones d'importante accumulation de sédiments à diatomées. Cependant, les études qui ont documenté le cycle du Si dans l'océan Pacifique, se sont principalement concentrées sur la région équatoriale, et la gyre subtropicale nord, avec une absence totale de données pour la région équatoriale sud.

J'ai donc pu étudier le cycle du Si et la contribution des diatomées à l'assemblage floristique dans le Pacifique équatorial sud grâce à une expérience de processus en mésocosmes dans le lagon de Nouméa en Nouvelle-Calédonie (**VAHINE**, PI. S. Bonnet), à deux campagnes océanographiques relativement similaires menées à 10 ans d'intervalle (**BIOSOPE** en 2005, PI. H. Claustre et **OUTPACE** en 2015, PI. T. Moutin/S. Bonnet), suivies du programme **TONGA** (PI. S. Bonnet et C. Guieu) dédié à l'étude de la fertilisation de surface par les volcans sous-marins (Figure 42). Le focus scientifique de ces différents programmes étant les organismes diazotrophes et leur modalité de fertilisation, plutôt que les diatomées, ma participation s'est faite au niveau de la collecte d'échantillons, grâce aux collègues du laboratoire et je n'ai pas eu l'opportunité d'embarquer dans cette région du globe. Il ressort toutefois de ces collaborations des résultats novateurs dans cette région très peu étudiée en ce qui concerne le cycle du Si et les diatomées.

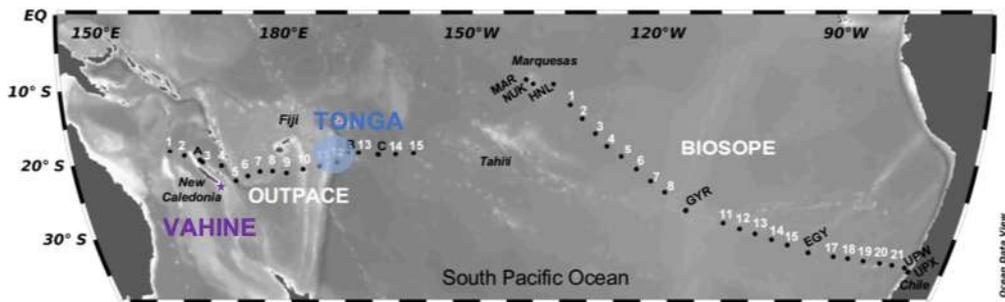


Figure 42 : Carte des stations échantillonnées lors des programmes BIOSOPE (2005), VAHINE (2013), OUTPACE (2015) et TONGA (2019).

Dans le cadre du programme **VAHINE**, trois mésocosmes de 50 m³ ont été déployés pendant 23 j dans le lagon de Nouméa en Nouvelle-Calédonie (Figure 43). L'objectif scientifique de ce projet était de comprendre le rôle des diazotrophes et les voies de transfert de l'azote relargué par ceux-ci vers les autres organismes non-diazotrophes et si *in fine* l'export de C pouvait en être stimulé, grâce à des godets de collecte placés en bas des mésocosmes. Cette expérience est décrite plus bas dans la section 4.4.2.



Figure 43 : Photos des mésocosmes in situ (VAHINE).

A la suite du programme ANR/LEFE CYBER OUTPACE (PI : T. Moutin et S. Bonnet, MIO) réalisé en 2015, j'ai réalisé un article de synthèse des deux programmes **BIOSOPE et OUTPACE**, bien que n'ayant pas participé à BIOSOPE (en post-doc pendant ce programme datant de 2005), car ces deux campagnes se sont déroulées chacune sur une moitié du Pacifique équatorial, avec pour OUTPACE un départ de Nouvelle Calédonie jusque dans la gyre tropicale du Sud Pacifique, et pour BIOSOPE un transect depuis les Marquises jusqu'à l'upwelling du Chili, constituant ainsi une longue section pour les mêmes paramètres dans la région la plus oligotrophe de la planète où n'existait aucune données concernant les stocks et les flux de silice biogène (Figure 44). Les données obtenues au cours de BIOSOPE m'ont été fournies par mes collègues Bernard Quéguiner et Peggy Rimmelin qui ont effectué l'ensemble des mesures à bord et au laboratoire.

L'article de synthèse que j'ai rédigé (Leblanc et al., 2018) présente ainsi le premier ensemble des résultats de terrain de l'océan Pacifique Sud entre 8 et 34°S, s'étendant de la Nouvelle-Calédonie jusqu'à l'upwelling chilien, et traverse notamment, la zone la plus pauvre en Chlorophylle a du monde (Ras et al., 2008) : la gyre du Pacifique Sud (SPG). Les diatomées sont connues pour contribuer le plus à la production primaire dans les systèmes méso- à eutrophes, mais plusieurs études ont souligné que même si elles ne sont pas dominantes dans les régions oligotrophes, elles peuvent encore contribuer à 10 % à 20 % de la production primaire dans le Pacifique équatorial (Blain et al., 1997). Dans la mer des Sargasses (station BATS), leur contribution a été estimée à 26 % à 48 % de la production primaire nouvelle annuelle (Brzezinski & Nelson, 1995) et peut représenter jusqu'à 30% des exportations de carbone organique particulaire, conduisant à une révision de la contribution des gyres oligotrophes aux budgets de Si globaux (Nelson & Brzezinski, 1997). Des études similaires menées dans le Pacifique Nord (station HOT) ont à l'inverse montré une plus faible contribution

des diatomées à la production primaire. Une combinaison des deux bilans des gyres oligotrophes de l'Atlantique et du Pacifique Nord ont entraîné une révision de la contribution de ces zones à $13 \text{ Tmol Si an}^{-1}$, soit une diminution de 51% de l'estimation précédente (Brzezinski et al., 2011).

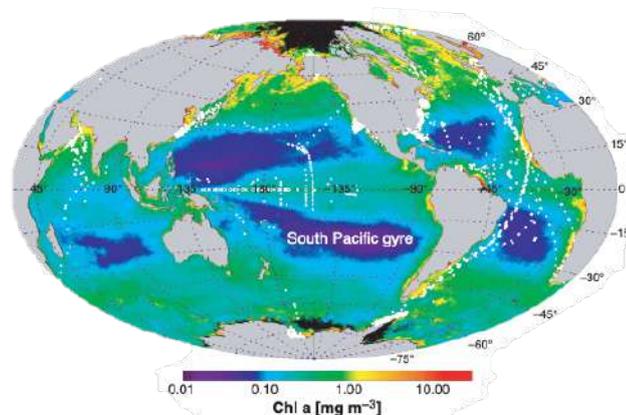


Figure 44 : Gyre du Pacifique Sud où se trouvent les eaux les plus oligotrophes de la planète pour lesquelles aucune donnée de silicium n'était publiée. Illustration de (Claustre & Maritorena, 2003).

Dans le Pacifique équatorial oriental (EEP), il a été démontré que les diatomées subissent une limitation chronique en Si le long de la divergence équatoriale dans le système « High Nutrient Low Silicate Low Chlorophyll » (HNLSiLC) (Dugdale & Wilkerson, 1998), ainsi qu'une colimitation Si-Fe (Blain et al., 1997 ; Leynaert et al., 2001). Dans les zones appauvries en azote, des efflorescences ponctuelles de diatomées sous forme d'associations diatomées-diazotrophes (DDA) sont également connues pour se produire et contribuer à la fois à une production primaire nouvelle (Dore et al., 2008 ; Brzezinski et al., 2011) et à la croissance des diatomées non diazotrophes via l'utilisation de l'azote relargué (Bonnet et al., 2016a ; Leblanc et al., 2016).

Alors que la silice biogénique était classiquement associée à la fraction de taille la plus grande, en particulier au microplancton supérieur à $20 \mu\text{m}$, une série d'études récentes fournissent des preuves du rôle du picophytoplancton comme *Synechococcus* dans le cycle Si, montrant que cette lignée omniprésente dans l'océan mondial est capable d'assimiler et d'accumuler du Si (Ohnemus et al., 2016 ; Krause et al., 2017 ; Brzezinski et al., 2017 ; Wei et al., 2022). Cela a été démontré sur le terrain dans le Pacifique Equatorial, en mer des Sargasses, et dans des expériences en culture, suggérant un rôle dans le cycle du Si pour cet organisme, qui pourrait être relativement plus important dans les environnements oligotrophes où les diatomées sont en faible abondance. Dans l'EEP, et malgré des teneurs en Si cellulaire variable, *Synechococcus* représentait par exemple 40 % de l'inventaire de silice biogénique (BSi) dans la colonne d'eau par rapport aux diatomées en 2004, et deux fois celui des diatomées l'année suivante (Baines et al., 2012). Le rôle des diatomées de taille nano-planctonique a probablement aussi été négligé et nous avons récemment signalé leur distribution générale au niveau mondial et leur importance régionale occasionnelle (section 4.1, Leblanc et al., 2018b). Nos résultats sur ces deux programmes montrent certains des plus bas stocks de BSi jamais mesurés, ce qui peut justifier une nouvelle révision de la contribution des zones oligotrophes au cycle global du Si, et confirment les découvertes récentes d'une absorption biologique active de Si dans la fraction de taille pico- et nano-planctonique.

Ces deux campagnes nous ont permis de réaliser des échantillonnages similaires, et notamment de quantifier les stocks de BSi et de LSi par fraction de taille. Sur la campagne BIOSOPE, du ^{32}Si a pu être utilisé pour réaliser des profils verticaux de production de silice. Dans

cette région où se situent les eaux les plus pauvres en sels nutritifs et en Fer dissous du globe, nous avons en effet mesuré les plus faibles stocks et taux de production jamais enregistrés en milieu marin, en particulier au niveau des stations GYR et EGY, toutes deux situées au milieu de la gyre tropicale sud. Ces résultats sont récapitulés dans le Tableau 2 & Tableau 3 et montrent notamment des valeurs bien plus faibles de stocks et de production de Si dans la gyre sud que dans la gyre nord du Pacifique.

Nous avons ensuite analysé les données de silice biogénique fractionnée (sur 0.2-2 μm sur BIOSOPE et sur 0.4-3 μm sur OUTPACE) et mis en évidence une contribution non négligeable des organismes de tailles pico et nano planctoniques aux stocks de BSi <2-3 μm , de $11 \pm 9 \%$ sur BIOSOPE et de $26 \pm 12 \%$ sur OUTPACE. Bien que la contribution de la petite fraction de taille <2-3 μm puisse être expliquée par la présence de micro-débris siliceux, nous écartons cette hypothèse car les flux d'absorption de Si mesurés durant BIOSOPE sur les 3 classes ont révélé une absorption non négligeable dans la classe de taille pico-planctonique, principalement dans l'upwelling chilien (Tableau 2). Aucun autre organisme en dessous de 2–3 μm n'est connu pour assimiler le Si, à l'exception de quelques petites Parmales, un groupe siliceux proche des diatomées et encore peu étudié qui s'étend sur la classe de taille de 2 à 10 μm , ou encore de petites diatomées nano-planctoniques telles que *Minidiscus* (Leblanc et al., 2018), proches de la limite des 2 μm (Figure 45).

Tableau 2 : Taux intégrés de production de Si ($\Sigma p^{32}\text{Si}$) dans différents systèmes océaniques et comparés avec les régions traversées par la campagne BIOSOPE (2005).

Region	Integrated Si production rate $\Sigma p\text{Si}$ ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	References
Coastal upwellings		
BIOSOPE: Peru–Chile upwelling	42–52 (UPW)	This study
Baja California	89	Nelson and Goering (1978)
Monterey Bay	70	Brzezinski et al. (1997)
Peru	27	Nelson et al. (1981)
Southern California Current coastal waters	1.7–5.6	Krause et al. (2015)
Oceanic area		
BIOSOPE: southeastern Pacific (HNLC)	0.8–5.6 (HNL–MAR)	This study
Gulf Stream warm rings	6.4	Brzezinski and Nelson (1989)
Central equatorial Pacific (HNLC)	3.9	Blain et al. (1997)
North Pacific (OSP)	5.1	Wong and Matear (1999)*
North Atlantic (POMME)	1.7	Leblanc et al. (2005b)
North Atlantic (Bengal)	0.9	Ragueneau et al. (2000)
Mediterranean Sea (SOFI)	0.8	Leblanc et al. (2003)
Oligotrophic area		
BIOSOPE: southeastern Pacific gyre	0.04 (GYR)–0.2 (EGY)	This study
Central equatorial Pacific	0.8–2.1	Blain et al. (1997)
Eastern equatorial Pacific	0.2–2.5	Leynaert et al. (2001); Adjou et al. (2011); Krause et al. (2011), Demarest et al. (2011)
Central North Pacific	0.5–2.9	Brzezinski et al. (1998)
North Pacific subtropical gyre	0.1–1.7	Krause et al. (2013)
North Pacific subtropical gyre (ALOHA)	0.1–0.5	Brzezinski et al. (2011)
Sargasso Sea	0.5	Brzezinski and Nelson (1995)
Sargasso Sea (BATS)	0.1–0.9	Brzezinski and Kosman (1996), Nelson and Brzezinski (1997)

Tableau 3 : Stocks intégrés de silice biogénique sur BIOSOPE et OUTPACE (ΣBSi en mmol m^{-2}) comparés à d'autres régions similaires.

Region	Average integrated Si biomass ΣBSi (mmol m^{-2})	References
Coastal upwellings		
BIOSOPE: Peru–Chile upwelling	65.7 ± 53.8	This study
Southern California Current coastal waters	53.2 ± 39.3	Krause et al. (2015)
Oceanic area		
Southern California Current oceanic waters	1.6 ± 0.3	Krause et al. (2015)
BIOSOPE: southeastern Pacific (HNLC)	11.9 ± 10.9	This study
Oligotrophic area		
Mediterranean Sea (BOUM)	1.1–28.2	Crombet et al. (2011)
Sargasso Sea (BATS)	4.0 ± 6.8	Nelson et al. (1995)
Sargasso Sea	0.9–6.1	Krause et al. (2017)
North Pacific subtropical gyre	1.6–12.8	Krause et al. (2013)
North Pacific subtropical gyre (ALOHA)	3.0 ± 1.1	Brzezinski et al. (2011)
Central North Pacific	7.1 ± 3.0	Brzezinski et al. (1998)
Eastern equatorial Pacific	3.8–18.0	Krause et al. (2011)
BIOSOPE: southeastern Pacific gyre	1.1 ± 1.1	This study
OUTPACE: southwestern Pacific gyre	1.0 ± 0.2	This study
OUTPACE: Melanesian Archipelago	2.4 ± 1.0	This study

La présence de Parmales ou de diatomées nano-planctoniques peuvent expliquer les mesures de BSi dans la classe de taille de 0,4-3 μm pour la campagne OUTPACE, mais ne sont probablement pas responsables de l'absorption de Si mesurée pendant BIOSOPE sur des filtres inférieurs à 2 μm . Pendant OUTPACE, l'imagerie NanoSIMS réalisée sur les cellules de *Synechococcus* triées par cytométrie a démontré une accumulation interne de Si (Figure 45), confirmant leur rôle potentiel dans le cycle du Si dans le sud tourbillon tropical.

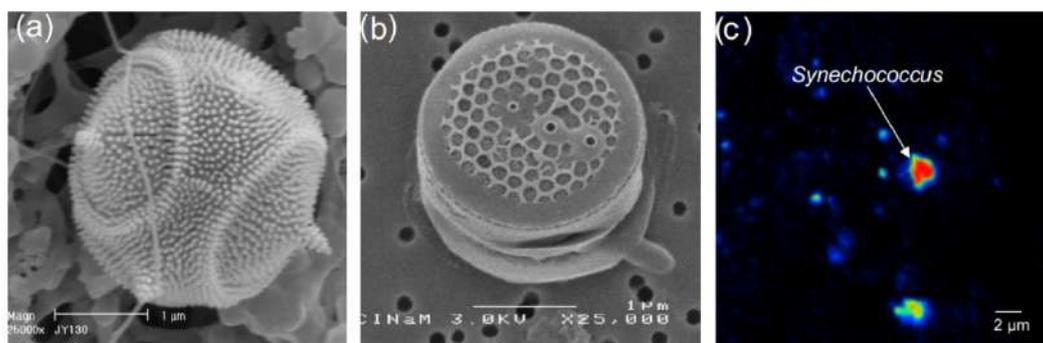


Figure 45 : Organismes potentiellement responsables de l'accumulation de Si particulière dans la classe de taille <2-3 μm . a. Parmale siliceux (*Tetraparma pelagica*), crédit J. Young, b. Diatomée centrique nano-planctonique *Minidiscus trioculatus*, c. Cellule de *Synechococcus* collectée durant OUTPACE montrant une accumulation de Si en NanoSIMS (crédit M. Caffin).

Selon Baines et al. (2012), la teneur en Si de *Synechococcus*, pourrait dans certains cas dépasser celle des diatomées, mais ces auteurs ont suggéré qu'ils pourraient exercer un contrôle plus important sur le cycle du Si dans les eaux pauvres en nutriments où ces organismes sont dominants. Dans la présente étude, la plus grande contribution de la fraction de taille pico à l'absorption absolue de Si se sont produits aux deux extrémités du transect (upwelling Pérou-Chili et station Marquises) (Figure 46) qui correspondaient également aux concentrations les plus élevées de *Synechococcus* observés (Grob et al., 2007). Pourtant, par rapport aux diatomées, cela ne représentait que 1% à 5% de l'absorption totale de Si, ce qui n'est pas susceptible de contribuer significativement à l'épuisement de l'acide orthosilicique dans cet environnement. En revanche, la plus grande contribution de la fraction de taille pico a été mesurée dans le centre de la gyre (sites GYR et EGY), où malgré valeurs de Si très faibles, l'absorption relative de Si entre 0,2 et 2 μm a atteint 16% à 25% (Tableau 4).

Ces stations étant fortement appauvries en acide orthosilicique, avec des concentrations $<1\mu\text{M}$ de la surface jusqu'à 240 m de profondeur, il est alors probable que *Synechococcus* joue un rôle dans l'épuisement du Si des eaux de surface dans cette zone, quasiment dépourvue de diatomées.

Au cours de la campagne OUTPACE, nous n'avons cependant pas pu établir de corrélations entre les distributions de *Synechococcus* et les concentrations de BSi de la classe picoplanctonique. Cela pourrait s'expliquer par la gamme extrêmement large de quotas individuels de Si cellulaire estimée varier entre 1 et 4700 amol Si cell⁻¹ (avec une valeur moyenne de 43) à partir de cellules collectées dans l'Atlantique nord-ouest (Ohnemus et al., 2016). Récemment, une estimation de la contribution de *Synechococcus* au flux de production annuel mondial de Si s'élevait à 0,7 % - 3,5 % (Krause et al., 2017), ce qui est certes faible, mais comparable à d'autres flux importants d'entrée ou de sortie de Si à l'océan (Tréguer & De La Rocha, 2013). En utilisant la gamme de valeurs de Si de 14 à 64 amol Si cell⁻¹ par cellule de *Synechococcus* d'Ohnemus et al. (2016) et les données d'abondance de ce taxon quantifiées en cytométrie de flux (données avec l'aimable autorisation de S. Duhamel, Lamont Doherty, NY), cela donne une contribution potentielle de 3% à 14% de *Synechococcus* à la petite fraction BSi, ce qui est proche de nos mesures *in situ*.

Tableau 4 : Production intégrée sur la couche euphotique de Si par classe de taille (en mmol Si m⁻² j⁻¹)

Stations	$\Sigma\rho\text{Si} < 2\mu\text{m}$	$\Sigma\rho\text{Si} 2-10\mu\text{m}$	$\Sigma\rho\text{Si} > 10\mu\text{m}$
MAR1	0.15	0.51	4.37
HNL1	0.05	0.12	0.58
GYR2	0.01	0.01	0.02
EGY	0.03	0.07	0.09
UPW2	0.62	2.88	39.66
UPX1	1.07	5.90	13.49

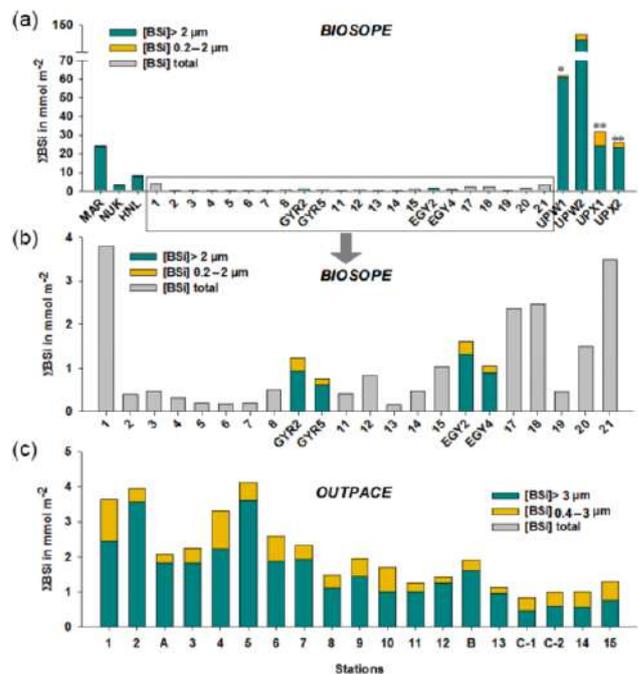


Figure 46 : Stocks de BSi en mmol m⁻² par classe de taille sur les deux transects BIOSOPE et OUTPACE.

Leblanc, K., Cornet, V., Rimmelin-Maury, P., Grosso, O., Hélias-Nunige, S., Brunet, C.*, Claustre, H., Ras, J., Leblond, N., Quéguiner, B., 2018. Silicon cycle in the tropical South Pacific: contribution to the global Si cycle and evidence for an active pico-sized siliceous plankton. Biogeosciences 15, 5595-5620.

J'ai plus récemment profité de la campagne TONGA en 2019 pour redéployer une seconde fois le Bottle-net (le deepnet n'étant pas encore prêt au moment de la campagne) pour observer la nature des particules en cours de chute dans la couche mésopélagique (200-2000 m), et comparer cela aux communautés planctoniques sus-jacentes échantillonnées par des traits de filet à plancton (0-200 m) ainsi qu'aux échantillons de gel traps déployés par F.

Lemoigne. L'échantillonnage hétérogène à bord ne m'a cependant pas permis de valider ces résultats par un article indépendant, mais quelques résultats originaux issus des mesures de silice biogénique et lithogénique déterminés dans les 'gel traps' et des analyses SEM sur le Phenom ont pu être inclus à un article publié.

Benavides M., Bonnet S., Le Moigne F., Armin G., Inomura K., Hallstrøm S., Riemann L., Poletti E., Garel M., Berman-Frank I., Grosso O., **Leblanc K.**, Tamburini C. 2022. Sinking *Trichodesmium* fixes nitrogen in the dark ocean. *The ISME Journal*, 1-8.

J'ai déterminé par une mesure chimique de BSi/LSi par la méthode de triple extraction les quantités de BSi et LSi dans les gels traps déployés aux deux stations longues proches des volcans sous-marins étudiés lors de la mission (stations 5 et 10) à 170, 270 et 1000 m. Les résultats ont été très surprenants avec des quantités en BSi très faibles mais des concentrations en LSi extrêmement élevées notamment à la station 10 (Figure 47), et des ratios Si/Al lors de la deuxième extraction totalement anormaux puisqu'ils étaient en moyenne de 38 et en augmentation entre les deux premières extractions. La composition chimique moyenne des aluminosilicates lithogéniques varie généralement entre 2 et 4 et dans toutes les analyses précédemment réalisées on observe toujours une diminution du rapport Si/Al entre la première et la deuxième extraction puisqu'on s'affranchit du signal biogénique pour se rapprocher de la signature crustale lithogénique.

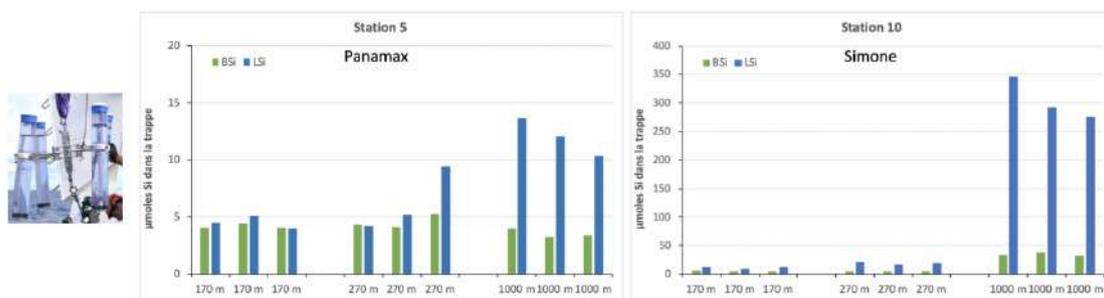


Figure 47 : Concentrations en BSi/LSi dans les gels traps (photo de gauche) à 170, 270 et 1000 m aux stations 5 et 10 proches des volcans sous-marins.

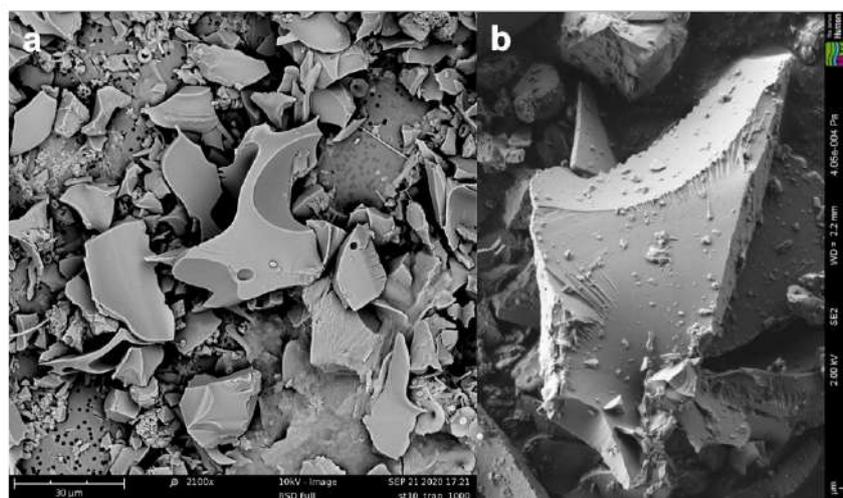


Figure 48 a. Photos en SEM (Phenom) des particules de verre volcanique collectées durant TONGA (photo K. Leblanc). b. Particule volcanique provenant de l'éruption du volcan islandais Grimsvotn collectée en mai 2011 à Aberdeen (taille des particules entre 2 et 30 µm) Crédit photo James Hatton Institute.

En observant la nature des particules échantillonnées, grâce à des filtres SEM préparés sur les mêmes échantillons de gel traps, j'ai pu montrer la présence en abondance croissante avec la profondeur de particules de verres volcaniques, correspondant à l'augmentation des concentrations de LSi avec la profondeur et aux deux stations, qui sont à l'origine de ces signatures lithogéniques inhabituelles (Figure 48). Je n'ai en revanche pas pu corroborer ce ratio Si/Al de 38 avec une quelconque signature volcanique, toutes les données publiées dans la littérature se situant bien en-dessous de cette valeur, mais il est probable qu'il s'agisse de rhyolites dont le contenu en Si est connu pour être le plus élevé (~80 wt % SiO₂, (Vogel et al., 2017). Etant donné l'augmentation avec la profondeur des quantités de particules, il semble que l'hypothèse de leur provenance des volcans sous-marins soit la plus plausible, bien qu'on ne puisse exclure une origine volcanique aérienne suivie d'une sédimentation des particules en profondeur.

Assemblages taxonomiques du Pacifique tropical sud

Si les DCM sont en général bien connus dans les régions oligotrophes, les communautés y sont souvent dominées par du pico-phytoplancton (Chavez et al., 1996) et les études documentant les communautés planctoniques dans le Pacifique tropical Sud sont extrêmement rares. Dans la revue des principales biocénoses marines de Guillard & Kilham (1977), faisant la synthèse de plusieurs milliers d'articles parus, il est indiqué pour cette zone « No species given (flora too poor) ». Les premières données taxonomiques quantitatives du micro-plancton disponibles pour cette région sont celles publiées par Gómez et al. (2007) à l'occasion de l'issue spéciale BIOSOPE et que nous reprenons en y ajoutant celles d'OUTPACE (Tableau 5) dans l'article de synthèse (Leblanc et al., 2018a).

Tableau 5 : Structure de communautés de diatomées dans les régions étudiées

Cruise	Oceanic system	Dominant diatom species
OUTPACE	Melanesian Archipelago	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. & <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i> , <i>Mastogloia woodiana</i> , <i>Leptocylindrus mediterraneus</i> , <i>Hemiaulus membranaceus</i> , <i>Chaetoceros</i> spp. (<i>hyalochaete</i>), <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , <i>Climacodium frauenfeldianum</i> , <i>Planktoniella sol</i>
	South Pacific gyre	<i>Climacodium frauenfeldianum</i> , <i>Pseudo-nitzschia</i> spp., <i>Chaetoceros</i> spp. (<i>hyalochaete</i>), <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> , <i>Mastogloia woodiana</i>
BIOSOPE	Western HNLC area (Marquesas)	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> , <i>Rhizosolenia bergonii</i> , <i>Thalassiothrix longissima</i> , <i>Plagiotropis</i> spp., <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> , <i>P. subpacific</i>
	Tropical South Pacific	<i>Nitzschia bicapitata</i> species complex, <i>Nitzschia</i> sp., <i>Thalassiothrix longissima</i> , <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>
	South Pacific gyre	<i>Hemiaulus hauckii</i> , <i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Bacteriastrum</i> cf. <i>comosum</i>
	Eastern gyre	<i>Pseudo-nitzschia</i> cf. <i>delicatissima</i> , <i>Pseudo-nitzschia</i> cf. <i>subpacific</i> , <i>Pseudoeunotia</i> sp.
	Peru–Chile upwelling	<i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Bacteriastrum</i> sp., <i>Thalassiosira subtilis</i> , <i>Chaetoceros</i> cf. <i>diadema</i> , <i>Skeletonema</i> sp., <i>Pseudo-nitzschia</i> sp.

Une liste beaucoup plus fournie bien que non exhaustive de taxons de l'ensemble des groupes microplanctoniques imagés à la suite des projets OUTPACE et TONGA sont également disponibles sur le site <https://plankton.mio.osupytheas.fr/>. L'accès au microscope électronique Phenom à Roscoff (I. Probert) m'a permis d'imager et d'identifier plus finement un plus grand nombre de taxons sur les échantillons de TONGA (notamment une très belle diversité de

coccolithophoridés et de dinoflagellés). Grâce à ces photos, une collaboration à un papier de taxonomie sur un rare dinoflagellé m'a été proposée :

Castro-Cera L., Vega-Díaz D., Eriksen R.S., **Leblanc K.**, Hallegraeff G.M. Soumis à *Botanica Marina*. New observations on the rare tropical dinoflagellates *Tripos lanceolatus* (Kofoid) F.Gómez and *Tripos schroeteri* (B.Schröder) F.Gómez from the Colombian Caribbean, South Pacific and Indian Ocean.

Lors de ces différentes études menées dans le Pacifique, j'ai pu m'intéresser de plus près aux DDA et à leur cortège floristique et constater la grande diversité d'interactions symbiotiques entre cyanobactéries diazotrophes et diatomées d'une part ainsi que d'autres interactions moins décrites dans la littérature. Les principales DDA, très abondantes dans la région de l'archipel mélanésien sont représentées essentiellement par 4 taxons principaux, *Climacodium frauenfeldianum* en symbiose avec *Croccosphaera* sp., *Guinardia cylindrus*, *Hemiaulus* sp. et *Rhizosolenia* spp. en symbiose avec *Richelia intracellularis*, et plus rarement *Chaetoceros* spp. en association avec des diazotrophes externes (*Calothrix* ou *Richelia*) se fixant entre les cellules des chaînes (Figure 49). A noter que tous ces genres sont des diatomées centriques, pour lesquelles une évolution particulière a probablement permis ces interactions avec des diazotrophes unicellulaires et filamenteuses.

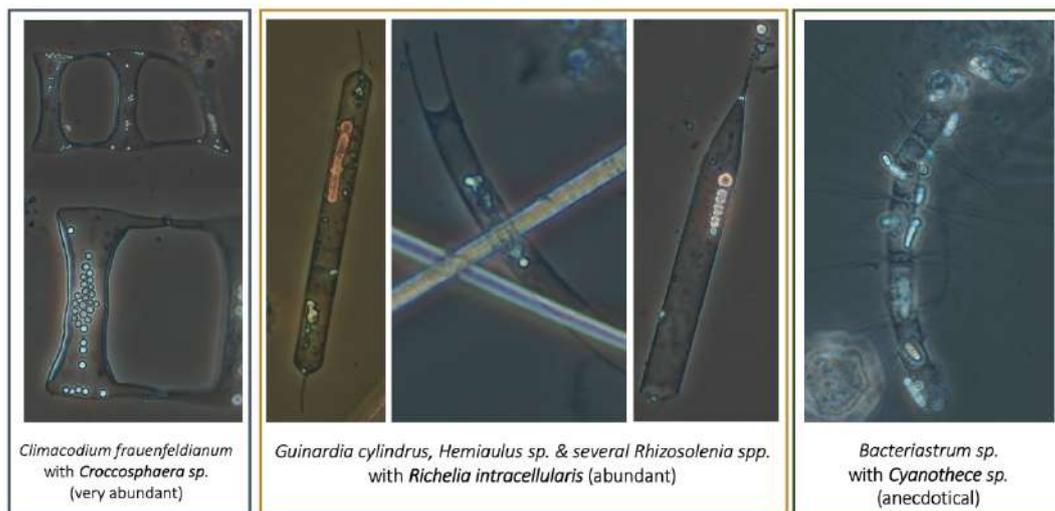


Figure 49 : Illustrations des diatomées en symbiose avec des diazotrophes sur les campagnes OUTPACE et TONGA.

En revanche j'ai pu observer d'autres interactions très peu décrites, notamment l'association récurrente de la petite pennée peu silicifiée *Cylindrotheca closterium* avec des diazotrophes, à la fois unicellulaires comme avec les *Croccosphaera* dans l'expérience VAHINE ou encore avec des filamenteuses telles que *Trichodesmium* pendant OUTPACE. En soutien de cette hypothèse, des développements massifs de *Cylindrotheca* ont déjà été observés dans le Pacifique sud-est près des côtes de Goa (Inde) pendant des efflorescences de *Trichodesmium* (Devassy et al., 1979 ; Bonnet et al., 2016b). Lors de deux expériences de fertilisation en métaux traces conduites pendant mon post-doctorat, j'avais par ailleurs déclenché une croissance rapide de ce taxon au détriment des *Pseudo-nitzschia* par un simple ajout de Zn (Leblanc et al., 2005). Suite à ces observations, on peut proposer l'hypothèse que *Cylindrotheca* est un genre à croissance rapide et particulièrement adapté à exploiter le DDN des diazotrophes présents dans le milieu, probablement sous forme de NH_4^+ .

J'ai également pu observer un autre type d'interaction potentielle sur les échantillons collectés pendant TONGA, entre la diatomée pennée *Mastogloia*, très répandue dans le Pacifique central et équatorial, et des diazotrophes filamenteuses avec plusieurs observations récurrentes d'agglomération de *Mastogloia* épiphytes sur la gange mucilagineuse entourant les filaments de *Trichodesmium* sp. ou de *Katagnymene* sp (Figure 50). Cette fixation épiphyte pourrait à la fois permettre à *Mastogloia* d'exploiter le DDN mais peut être également de fixer des polysaccharides comme certaines diatomées mixotrophes peuvent le faire (*Nitzschia*, *Navicula* et *Hantzschia*) bien que cela ne soit pas documenté.

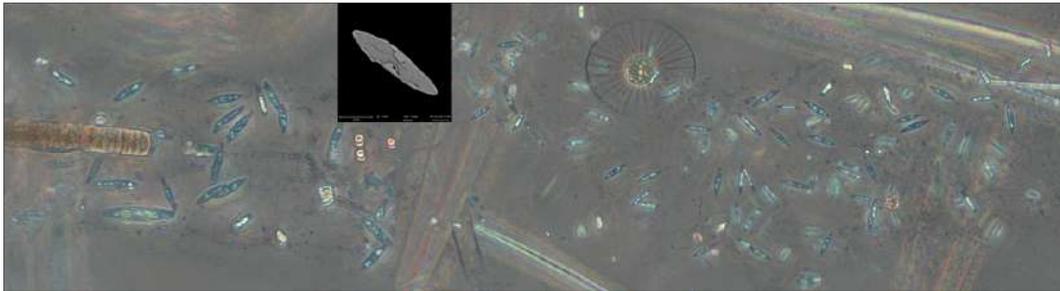


Figure 50 : Photos de *Mastogloia woodiana* épiphytes sur une gangue de mucus autour des cyanobactéries filamenteuses *Katagnymene* (à gauche) et *Trichodesmium* (à droite). Photo en MEB de *Mastogloia* au centre (K. Leblanc), avec ses deux *partecta* (chambres siliceuses latérales) caractéristiques permettant la sécrétion de mucilage.

En conclusion un rapprochement très net peut être établi entre les flores de diatomées présentes dans les gyres oligotrophes du Pacifique équatorial sud et celles observées dans les régions oligotrophes de Méditerranée (programme BOUM), notamment avec les mêmes associations de DDA centriques et la présence caractéristique d'un maximum très profond de silice biogénique et de fucoxanthine (jusqu'à 130 m) souvent associé au maximum de Chl α . On a pu démontrer avec ces différents résultats une présence non négligeable des diatomées dans ces régions oligotrophes qu'on estimait entièrement dominées par les organismes picophytoplanctoniques, ainsi qu'un rôle probable du picophytoplancton dans l'assimilation du Si.

4.4. Cycle du silicium en milieu mésotrophe

4.4.1. Atlantique Nord

J'ai effectué plusieurs campagnes dans l'Atlantique Nord, au cours de ma thèse (programme POMME, PI. L.Memery) et de mon post-doctorat (programme NASB, PI. D.A. Hutchins). Les résultats des campagnes POMME effectuées en 2001 ont montré une importante variabilité saisonnière du compartiment phytoplanctonique siliceux en Atlantique Nord-Est, de même qu'une variabilité spatiale suivant un gradient sud-nord, en relation avec la disponibilité des sels nutritifs. La variabilité qui aurait pu être induite par les structures hydrologiques (tourbillons cycloniques, anticycloniques, zone frontale...) n'a pas été observée et semble avoir été gommée par le gradient sud-nord. Au mois de mars, caractérisé comme la période hivernale en raison de la profondeur importante des couches de mélange, les stocks de Chl α observés se sont révélés équivalents voire légèrement supérieurs à ceux quantifiés pour le mois d'avril, indiquant un démarrage précoce de la floraison, avant la stratification de la couche de surface. La contribution des diatomées à l'assemblage phytoplanctonique n'est alors que très minoritaire et doit résulter d'une limitation par la disponibilité en acide orthosilicique. En effet les valeurs de K $_s$ Si (1.77 à 5.92 μ M) mesurées à cette période sont relativement élevées, et supérieures aux concentrations ambiantes, indiquant une probable

limitation du taux d'absorption de Si des diatomées ainsi que de leur taux de croissance. En période printanière, les diatomées restent peu abondantes sur la zone POMME, excepté en un site au nord de la zone (43.5°N), où une situation de bloom a été observée début mai. Les faibles concentrations en acide orthosilicique, par ailleurs déficitaires par rapport aux nitrates et aux phosphates, semblent être la principale cause de la limitation de la croissance des diatomées. Au sud de la zone, une importante consommation des nitrates au mois d'avril est susceptible d'avoir induit une co-limitation Si/N du microphytoplancton siliceux. En automne, l'épuisement complet de tous les macronutriments entraîne une forte diminution des stocks de Chl a et de la production primaire et une dominance du picophytoplancton sur les fractions nano- et microphytoplanctoniques.

Les expériences d'enrichissement réalisées au cours des deux premières campagnes ont par ailleurs mis en évidence de possibles processus de co-limitation de la croissance des diatomées par le fer et les macronutriments. Les ajouts de fer combinés aux macronutriments (Si, N, P) ont en effet systématiquement stimulé l'accumulation de biomasse siliceuse de même que les vitesses spécifiques et absolues d'absorption de Si par rapport aux seuls ajouts de macronutriments ou de fer. Les concentrations en fer dissous inférieures à 1 nM sont généralement considérées comme pouvant limiter la croissance phytoplanctonique, ainsi les concentrations mesurées sur la zone POMME, comprises entre 0.10 et 0.64 nM, s'avèrent potentiellement limitantes. Les deux expériences de co-limitation Fe/Si réalisées en hiver et au printemps semblent indiquer un impact des ajouts de fer sur les cinétiques d'absorption du Si, avec dans un cas une augmentation des V_{max} , et dans l'autre une diminution des K_S , ce qui tend à renforcer l'hypothèse du rôle du fer dans l'absorption du silicium. Les bilans de production estimés pour la zone POMME au cours des trois saisons (Figure 51) sont à rapprocher de ceux établis pour la gyre oligotrophe de l'Atlantique Nord-Ouest (Gulf Stream et mer des Sargasses) et confirment l'important degré de limitation nutritionnel de la croissance des diatomées. Les flux d'exportation moyens de la BSi sont comparables en période printanière aux flux mesurés lors de précédentes campagnes dans la même région de l'Atlantique Nord-Est (PAP, NABE).

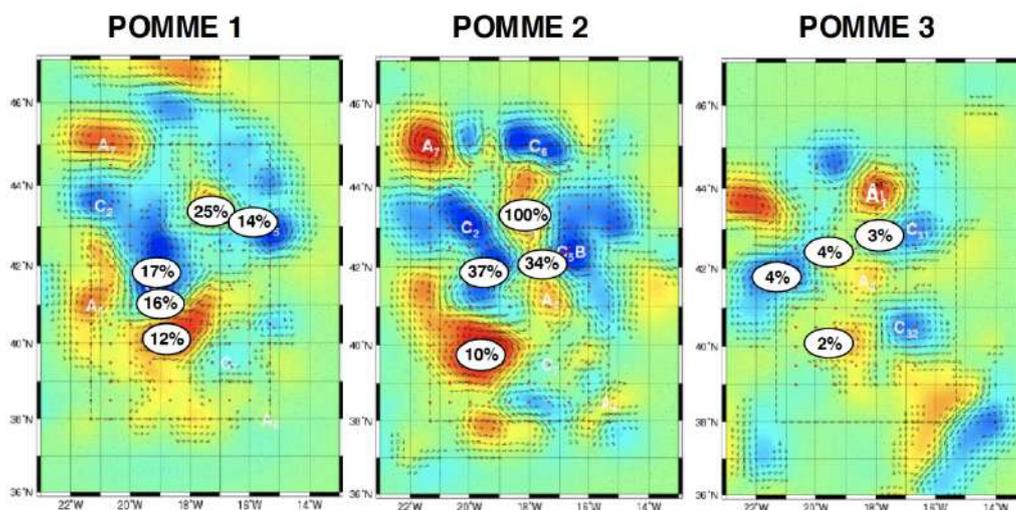


Figure 51 : Contribution relative des diatomées à la production primaire aux 3 campagnes POMME (hiver, printemps, fin d'été) aux 4 sites d'étude.

A la fin du premier programme NABE en Atlantique Nord en 1989, il n'était pas clair si l'épuisement séquentiel du Si et de l'N était courant ou si cette année était une année inhabituelle (Sieracki et al., 1993). Depuis, plusieurs autres programmes menées en Atlantique Nord tels que BIOTRANS, BOFS, PRIME ainsi que POMME (2001) et NASB (2005) auxquels j'ai

participé, ont signalé un épuisement du Si avant l'épuisement de N plus tard dans la saison, ainsi que des rapports Si:N toujours faibles dans la couche de surface (Lochte et al., 1993 ; Sieracki et al., 1993 ; Passow & Peinert, 1993 ; Taylor et al., 1993; Savidge et al., 1995 ; Bury et al., 2001) bien en deçà de la demande de 1:1 pour les diatomées (Brzezinski, 1985). Durant le programme POMME, il a été montré que la disponibilité hivernale de l'acide silicique en surface entre 40 et 45°N était déjà inférieure de 2 à 3 μM à celle des nitrates et que ce déficit augmentait avec la profondeur, avec 5–7 μM de différence entre les concentrations DSi et DIN à 1000 m (Leblanc et al., 2005). Les cinétiques d'absorption mesurées dans cette région ont également suggéré une limitation potentielle de la croissance des diatomées par concentrations ambiantes de Si (Leblanc et al., 2005). Ces faibles les rapports Si:N de surface peuvent refléter le déficit en Si par rapport au N des eaux intermédiaires et profondes de l'Atlantique Nord, comme être observé sur les sections WOCE entre 30 et 60°N (Sarmiento et Gruber, 2006). La limitation modérée de Fe qui a été invoquée dans l'AEN et observée à travers plusieurs expériences d'enrichissement (Blain et al., 2004 ; Moore et al., 2006 ; Leblanc, données non publiées) pourraient améliorer en outre l'efficacité de la pompe Si dans cette région. Malgré cela, la floraison printanière est initiée par les diatomées dans cette région, qui consomment rapidement le Si disponible avant d'être concurrencées par les coccolithophoridés, un groupe physiologiquement plus adapté aux conditions stratifiées et oligotrophes qui se produisent plus tard dans la saison (Iglesias-Rodriguez et al., 2002). Même si la disponibilité de Si ne contrôle pas directement l'initiation de la floraison des coccolithophores, il joue un rôle majeur rôle dans la structuration des communautés phytoplanctoniques au cours de la saison productive. Comprendre la succession de ces grands

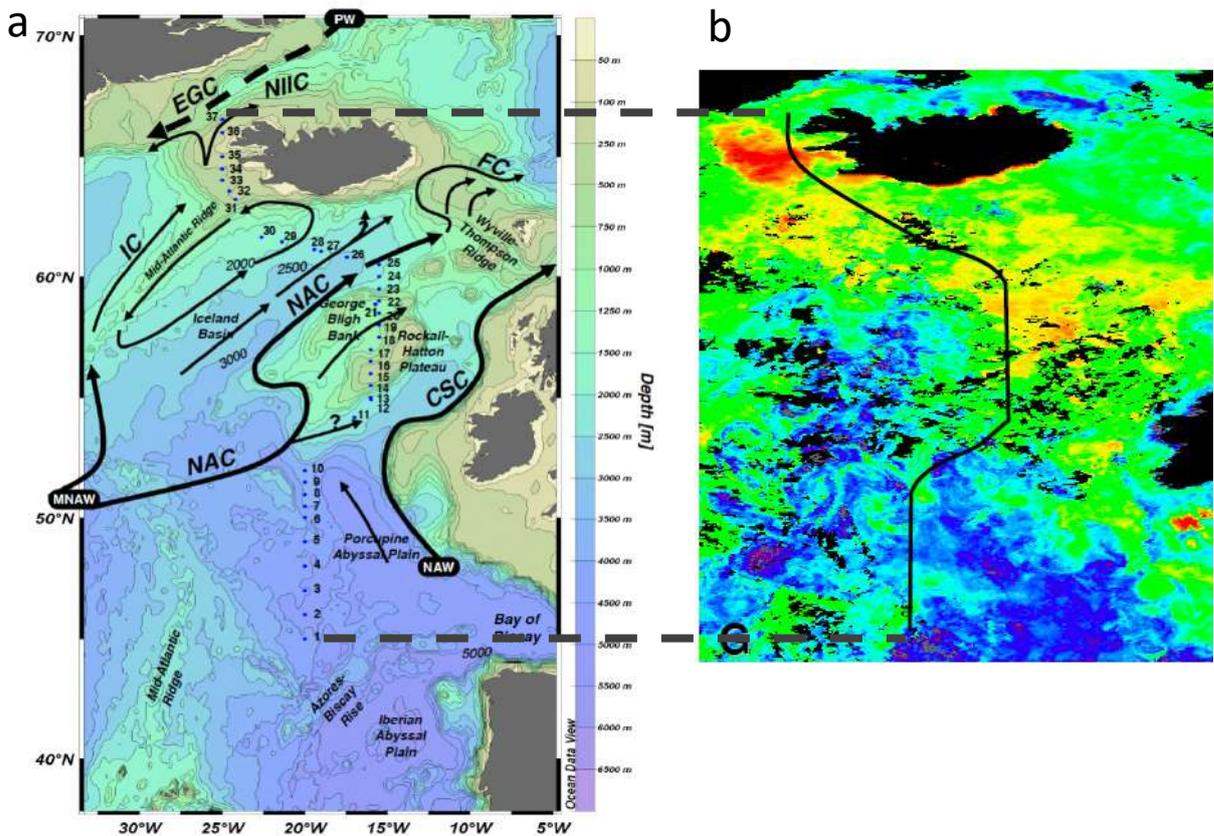


Figure 52 : Carte des stations échantillonnées lors de la campagne NASB (Juin-Juillet 2005) avec les courants principaux et topographie sous-marine. b. Image satellite de la distribution en calcite de cette zone en Juin 2005.

groupes biominéralisants dans ce milieu très productif région de l'Amérique du Nord est une des clés pour comprendre et quantifier les processus d'exportation de C à l'échelle du bassin.

La succession saisonnière du bloom phytoplanctonique printanier dans l'Atlantique du Nord-Est semble désormais mieux comprise. Les données de la NASB présentées ici corroborent les observations précédentes recueillies pendant l'ère JGOFS et les programmes de suivi menés dans cette région océanique, ainsi que des modèles pour la floraison printanière. La floraison est initiée par les diatomées au début de la stratification et de l'atténuation de la limitation par la lumière. Le développement des diatomées est rapidement limité par la limitation en Si dans la couche de surface (Figure 53). L'intensification de la stratification conduit alors au développement des coccolithophores sur une large zone souvent localisée sur le RHP et proche de l'Islande. Nous concluons que la combinaison unique de l'appauvrissement précoce en Si, ainsi que des niveaux suffisants de N et de P et une stratification de l'eau processus peuvent être la raison pour laquelle nous observons un des proliférations de coccolithophores les plus étendues de la planète dans le AEN. L'accent doit maintenant être porté sur les modes d'exportation de cette biomasse produite. D'autres études nécessitent d'élucider la contribution nette des diatomées et des coccolithophoridés à l'export de C grâce à une meilleure quantification l'impact relatif des processus tels que le broutage, la production de TEP, les événements de floculation et de downwelling. Enfin un défi consistera à comprendre comment la dynamique de l'efflorescence nord-atlantique réagira aux changements futurs du forçage climatique, une question qui a été abordée lors de notre étude par des expériences parallèles en chémostats pour examiner la réponse des communautés

échantillonnées l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ et de la température (Feng et al., 2009 ; Lee et al., 2009 ; Rose et al., 2009).

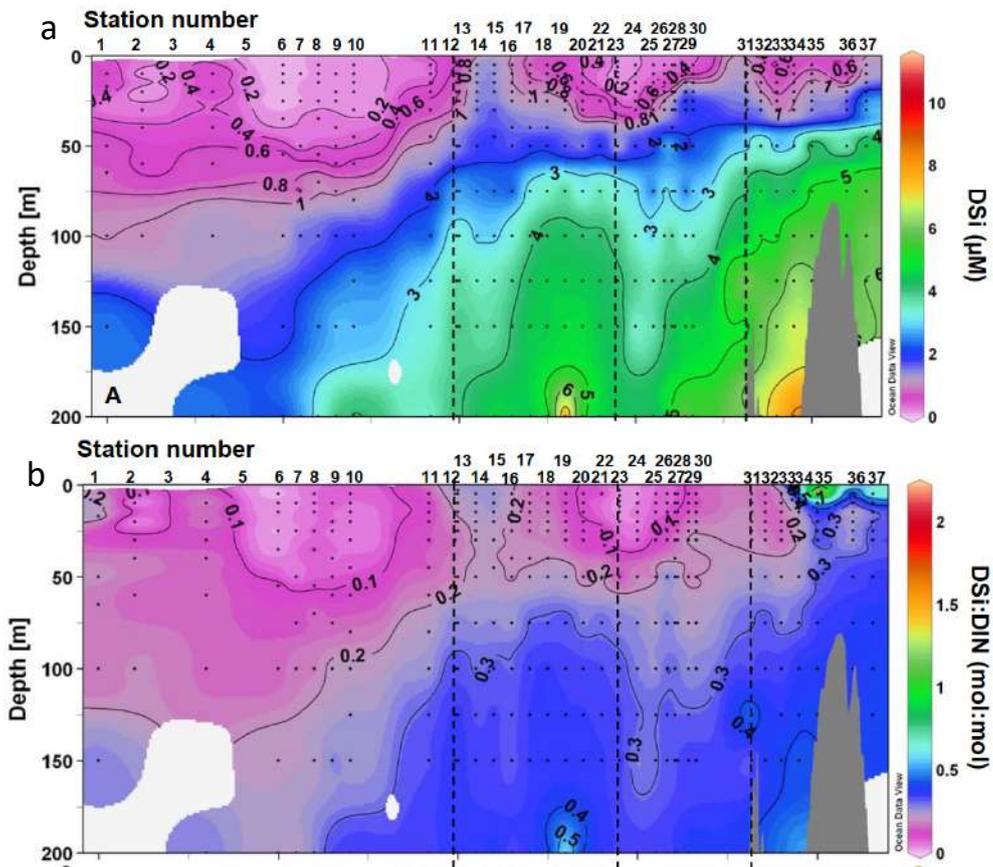


Figure 53 : a. Transect vertical des concentrations en acide orthosilicique (DSi en μM) durant la campagne NASB (2005), b. transect des rapports de concentration d'acide orthosilicique et d'azote (Si:N en mol:mol).

4.5. Facteurs de contrôle de la croissance

4.5.1. Les expériences en chémostat $p\text{CO}_2/T^\circ$ embarqués ou en laboratoire

4.5.1.1. Rôle des perturbations de température et de $p\text{CO}_2$ sur les communautés naturelles de diatomées

Les principaux résultats issus des expériences effectuées au cours de la floraison printanière du phytoplancton de l'Atlantique Nord en 2005 à l'aide de chémostats embarqués indiquent que l'élévation de T° et de $p\text{CO}_2$ simulées sont à même d'induire des modifications dans la structure des communautés planctoniques. En ce qui concerne les effets « bottom-up », l'augmentation de la T° de 4°C a augmenté l'activité photosynthétique de la communauté algale globale ainsi que la production de carbone organique particulaire (POC) par unité de chlorophylle *a* (Chl*a*). Ce traitement a par ailleurs entraîné une diminution de la quantité de silice biogénique produite par unité de POC, indiquant une diminution de la contribution des diatomées. L'élévation simultanée de la T° ($+4^\circ\text{C}$) et de la $p\text{CO}_2$ (690 ppm) dans le traitement dit « greenhouse » a largement stimulé la croissance des coccolithophoridés mais paradoxalement, la production de carbone inorganique particulaire (calcite) a été réduite, ce qui pourrait impliquer une diminution de l'export de CaCO_3 par unité de POC de ces organismes (Figure 54). La stimulation de la croissance des coccolithophoridés a par ailleurs résulté en une augmentation de la production de DMSP_p (diméthylsulfoniopropionate), composé précurseur du DMS (diméthylsulfide), gaz actif dans l'effet de serre. Au niveau trophique secondaire (« top-down »), des effets essentiellement indirects liés aux changements des communautés de phytoplancton ont pu être observés. L'ensemble de ces résultats ont été publiés dans MEPS en 2009 sous la forme de 3 articles associés dans lesquelles j'étais co-auteur.

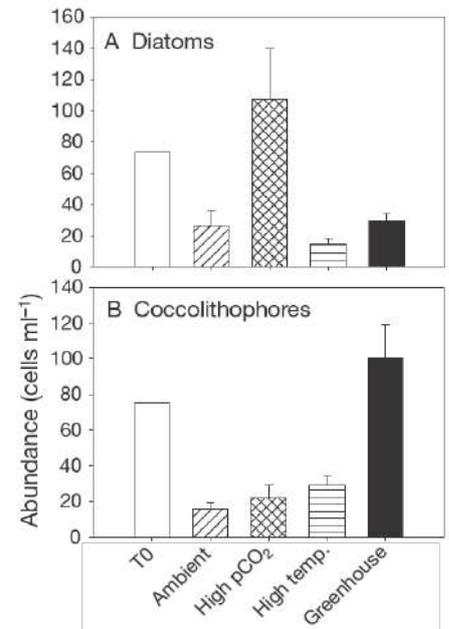


Figure 54 : a. Abondance cellulaire (en cellules ml^{-1}) des diatomées et b. des coccolithophoridés dans l'expérience de réchauffement et acidification conduite durant la campagne NASB à T_{final} .

Feng, Y., Hare, C.E., **Leblanc, K.**, DiTullio, G.R., Lee, P.A., Wilhelm, S.W., Sun, J., Rose, J. M., Zhang, Y., Nemcek, N., Gueguen, C., Tortell, P., Benner, I., Passow, U., Hutchins, D.A. (2009). The effects of increased $p\text{CO}_2$ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom I. Phytoplankton community. Marine Ecology Progress Series, 388:13-25, doi:10.3354/meps08133.

Rose, J.M., Feng, Y., Gobler, C.J., Gutierrez, R., Hare, C.E., **Leblanc, K.**, Hutchins, D.A. (2009). The effects of increased $p\text{CO}_2$ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom. II. Microzooplankton dynamics. Marine Ecology Progress Series, 388:27-40, doi:10.3354/meps08134.

Lee, P.A., Rudisill, J.R., Neeley, A.R., Maucher, J.M., Hutchins, D.A., Feng, Y., Hare, C.E., **Leblanc, K.**, Rose, J.M., Wilhelm, S.W., Rowe, J.M., DiTullio, G.R. (2009). Effects of increased $p\text{CO}_2$ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom. III. Diméthylsulfoniopropionate. Marine Ecology Progress Series, 388:41-49, doi:10.3354/meps08135.

4.5.1.2. Rôle des ajouts de Fe et de Zn sur les communautés naturelles de diatomées

Au cours de mon post-doctorat chez D.A. Hutchins, la thématique de l'impact des métaux traces sur les taux de croissance a été explorée dans deux systèmes sub-antarctiques au cours de deux programmes, un en mer de Bering dans un milieu riche en Si mais pauvre en Fe et Zn et dans l'Océan Austral sub-antarctique (SAZ) au large de la nouvelle-Zélande, dans un environnement LSi-HNLC avec de très faibles concentrations en Fe et Zn mais également en Si (<0.45 μM). Les mêmes expériences d'enrichissement ont pu y être conduites et les résultats ont donné lieu à une publication commune.

Les deux systèmes HNLC à haute latitude ont été contrôlée par des nutriments limitants contrastés pendant l'été. Les résultats des expériences de perturbation en mer de Bering indiquent une nette limitation par le Fe, car les macronutriments étaient suffisants pour permettre une forte augmentation de l'abondance de diatomées. L'atténuation de la limitation du Fe a également conduit à une diminution de la teneur moyenne en Si cellulaire par un facteur de 2 à 3, supportant les précédents études (Hutchins et Bruland, 1998 ; Takeda, 1998 ; De La Rocha et al., 2000 ; Franck et al., 2000, 2003 ; Firme et al., 2003). Cependant, les ajouts de Fe n'ont pas modifié la structure des communautés de diatomées.

Dans la SAZ, le Si semblait être le premier facteur limitant pour la communauté des diatomées en été, avec une limitation secondaire par le Fe. La limitation en Si qui se produit dans la partie nord de la SAZ pourrait donc potentiellement contrer l'impact d'une augmentation des apports de Fe dans les eaux de surface, comme suggéré par Coale et al. (2004) et Boyd (2004) pendant l'expérience SOFeX. Les résultats d'incubation obtenus dans cette zone constituent en outre les premières preuves concluantes de terrain d'un rôle du Zn dans le contrôle de la structure des communautés de diatomées. En effet, dans les traitements +Zn, un shift important de dominance a été observé, les colonies de *Pseudo-nitzschia* sp. fortement silicifiées ayant été remplacées par de petites *Cylindrotheca closterium* très peu silicifiées (Figure 55).

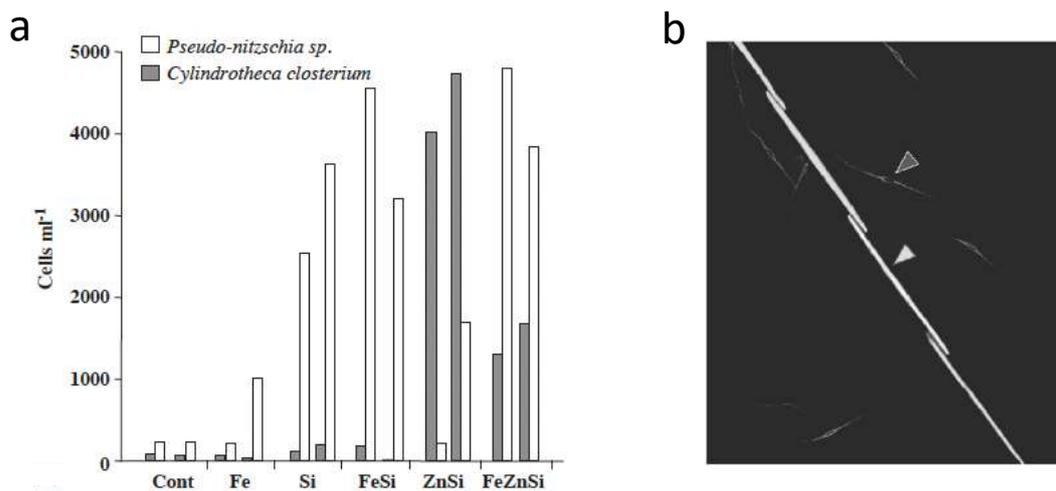


Figure 55 : a. Abondance totale des deux diatomées pennées dominantes à T_{final} ($T+7$) dans l'expérience d'enrichissement en mer de Bering dans les traitements en duplicats. b. Marquage au PDMPO à $T+7$ des deux principaux genres de diatomées (*Pseudo-nitzschia* sp., flèche blanche et *Cylindrotheca closterium*, flèche grise) montrant la différence de taille et de degré de silicification de ces deux espèces.

4.5.1.3. Rôle des ajouts de B12 et de métaux traces sur une espèce cultivée de diatomée

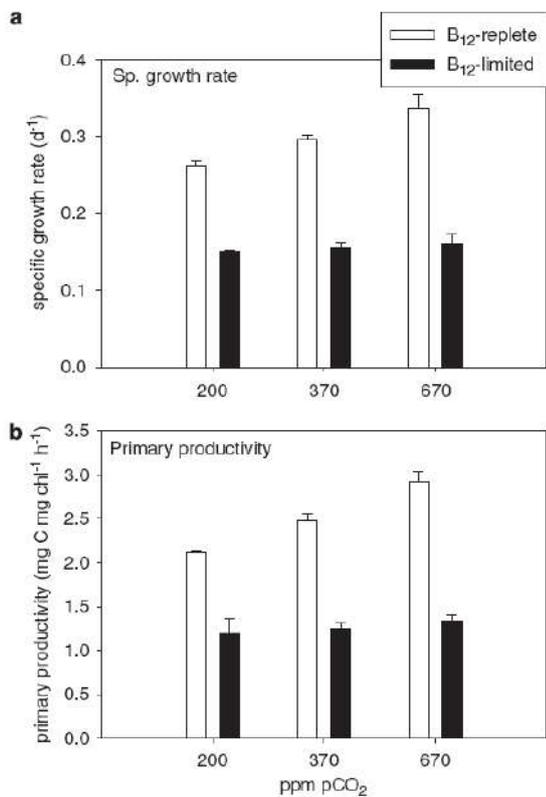


Figure 56 : a. Taux de croissance spécifique et b. Production primaire mesurés à T_{final} dans les traitements avec et sans B₁₂ pour la diatomée *Attheya sp.*

Une expérience réalisée à USC (University of South California) dans le laboratoire de D.A. Hutchins en 2006 sur une souche de diatomée isolée dans le Pacifique sub-arctique (*Attheya sp.*) visait à mieux comprendre les interactions entre acidification et disponibilité en vitamine B₁₂ sur les besoins métaboliques des cellules, notamment en métaux traces (Fe, Zn, Co, Cd). Les principales conclusions de cette expérience sont qu'en conditions non-limitantes en vitamine B₁₂ et à pCO₂ élevée, les quotas cellulaires en Fe, Zn et Cd sont réduits, et les diatomées utilisent ces métaux plus efficacement que les cellules incubées à faible pCO₂ (Figure 56). A l'inverse, à pCO₂ élevée, les cellules carencées en vitamine B₁₂ montrent un taux de croissance et une activité photosynthétique réduits de 50% et utilisent le Fe moins efficacement (15 fois moins) de même que le Zn et le Cd (3 fois moins) qu'en conditions non-limitantes en B₁₂. Le quota en Co des cellules non-limitées en B₁₂ est 5 à 14 fois supérieur à celui des cellules carencées en vitamine. Ces résultats indiquent que des variations simultanées de la pCO₂ et de la B₁₂, potentiellement limitante dans certaines zones océaniques, peuvent modifier à la fois la croissance, l'activité photosynthétique et le besoin

métabolique en métaux traces des diatomées. Cette expérience a donné lieu à une publication dans ISME, parue en 2011.

King, A.L., Sanudo-Wilhelmy, S.A., **Leblanc, K.**, Hutchins, D.A., and Fu, F. (2011). CO₂ and vitamin B₁₂ interactions determine bioactive trace metal requirements of a subarctic pacific diatom, *International Society for Microbial Ecology*, 1-9.

4.5.2. Les expériences en mésocosmes in situ

Dans le cadre du programme **VAHINE**, trois mésocosmes de 50 m³ ont été déployés pendant 23 j dans le lagon de Nouméa en Nouvelle-Calédonie (Figure 43). L'objectif scientifique de ce projet était de comprendre le rôle des diazotrophes et les voies de transfert de l'azote relargué par ceux-ci vers les autres organismes non-diazotrophes et si *in fine* l'export de C pouvait en être stimulé, grâce à des godets de collecte placés en bas des mésocosmes.

Au démarrage de l'expérience, 1 µM de PO₄ a été ajouté à chaque mésocosme pour stimuler la production des diazotrophes. L'expérience a montré une forte stimulation initiale des diazotrophes suite à l'ajout de PO₄, avec des taux de fixation de N₂ parmi les plus élevés jamais mesurés en océan ouvert. Étonnamment pour un milieu si oligotrophe, les diatomées étaient abondantes en début d'expérience (>50 % de la biomasse micro-phytoplanctonique) avec une présence de DDA (association *Rhizosolenia bergonii*/*Richelia*) co-existant avec des diazotrophes filamenteuses telles que *Trichodesmium*. Cependant l'assemblage était dominé par de grandes centrées adaptées aux eaux chaudes, bien éclairées et pauvres en éléments nutritifs telles que *Pseudo-solenia calcar-avis*, *Cerataulina*, *Guinardia* ou *Hemiaulus*. En revanche des genres dominants plus ubiquistes à croissance rapide tels que *Chaetoceros* et *Leptocylindrus* ont pu bénéficier du relargage de composés azotés fixés par les diazotrophes (DDN : Diazotroph-derived Nitrogen). Dans un second temps et après une dizaine de jours de temps de réponse, la communauté planctonique a évolué favorisant le développement exponentiel de populations de diazotrophes unicellulaires de UCYN-C (*Croccosphaera*) qui se sont rapidement agrégées pour sédimenter dans les collecteurs accompagnés d'un bloom quasi monospécifique de la petite diatomée pennée *Cylindrotheca closterium* et de l'effacement de la plupart des autres espèces diatomées (Figure 57). Ceci est intéressant, car bien que peu décrit, cette diatomée pennée semble être une espèce particulièrement adaptée pour utiliser le DDN, et se trouve souvent associée à des diazotrophes dans la couche de surface.

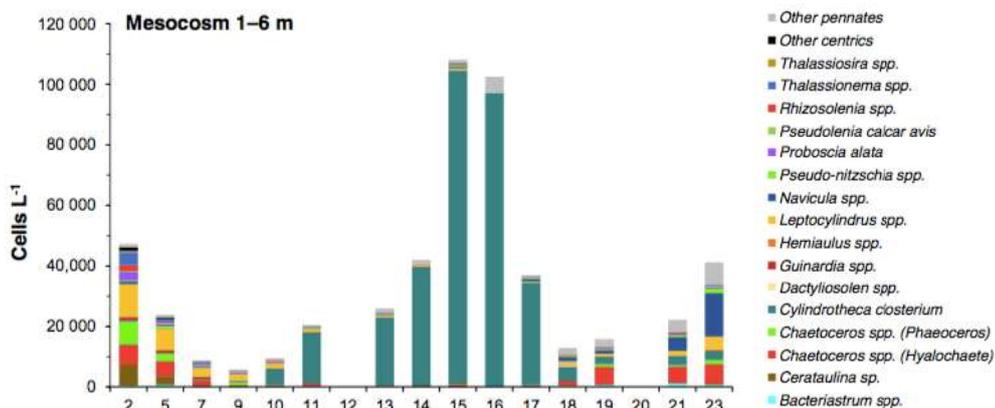


Figure 57 : Evolution de la communauté de diatomées dans un des trois mésocosmes sur les 23 jours de l'expérience.

Ces résultats ont été publiés dans l'issue spéciale de Biogeosciences dédiée au programme VAHINE :

Leblanc, K., Cornet, V., Caffin, M., Rodier, M., Desnues, A., Berthelot, H., Turk-Kubo, K., Heliou, J., 2016. Phytoplankton community structure in the VAHINE mesocosm experiment. *Biogeosciences*, 13, 5205-5219.

4.6. Rôle de la diversité des diatomées dans la pompe biologique de carbone

Suite au colloque SILICAMICS 2, j'ai été invitée à participer à un article de revue par Paul Tréguer sur le rôle de la diversité des diatomées sur l'intensité de la pompe biologique de carbone. On estime à 20-25% la contribution relative globale des diatomées à la production primaire marine, ce qui équivaut à environ 1/4 à 1/5^{ème} de la production d'oxygène sur terre. Les diatomées sont en effet un groupe ubiquiste du plancton marin, formant des efflorescences ou « blooms » importants dans tous les milieux et dont une portion estimée à 40% sédimente rapidement sous forme d'agrégats vers l'océan profond, contribuant ainsi de manière significative à la pompe biologique océanique. Dans cet article de revue, nous développons l'idée que le concept d'un groupe fonctionnel type (PFT, Le Quéré et al., 2005) est devenu insuffisant concernant les diatomées pour décrire et modéliser leur contribution au flux de C. Etant donné leur incroyable diversité de forme, de taille et de modes de vie ainsi que l'étendue de leurs niches écologiques décrites dans un article auquel j'ai collaboré (Brun et al., 2015), il devient nécessaire de revoir certains paradigmes concernant les diatomées. Tout d'abord elles ne sont pas toujours de grande taille, bien que souvent assimilée au microphytoplancton dans la gamme 20-200 μm . En réalité, les diatomées chevauchent toutes les classes de taille du nano- (2-20 μm), du micro- (20-200 μm) et du mésoplancton (200-2000 μm), ce qui équivaut à un écart de 3 ordres de grandeur en ce qui concerne leur taille et jusqu'à 8 ordres de grandeur en ce qui concerne leur biovolume et leur biomasse individuelle. La Figure 58 présentée dans l'article résume les observations tirées de la littérature et de nos observations de terrain sur le rôle de différents traits fonctionnels sur l'efficacité d'export de C en profondeur, la vitesse de chute des diatomées, ainsi que leur rapport Si/C. Plusieurs auteurs ont déjà proposé des distinctions au sein du PFT diatomées avec les groupes 1 vs groupes 2 (Quéguiner, 2013) et les « Si-sinkers vs C-sinkers » (Assmy et al., 2013).

La large gamme de tailles des diatomées a un impact sur leur devenir dans la colonne d'eau avec des variations interspécifiques du volume et des teneurs en carbone des cellules. Elles présentent aussi une incroyable diversité morphologique, y compris des cellules solitaires (rondes ou allongées), des colonies (plates ou en forme de spirale) et la présence ou absence d'épines et de soies. Certaines formes, surtout lorsque combinées à la production de particules d'exopolymères transparentes collantes (TEP), sont propices à la formation de gros agrégats (Alldredge & Jackson, 1995) qui peuvent couler lorsque la silice incorporée donne une densité suffisamment élevée pour compenser la faible densité de TEP (Mari et al., 2017). Les diatomées présentent également des cycles de vie complexes et difficiles à observer car fugaces, ce qui affecte la taille, la morphologie, les quotas de Si/C et l'export. La production d'auxospores issues de la reproduction sexuée des diatomées modifie considérablement les taux d'exportation de silicium par rapport au carbone (Crawford, 1995), alors que production de spores végétatives de repos comme stratégie de survie, souvent dominée par les genres *Chaetoceros* et *Thalassiosira*, est une contribution substantielle à l'export de carbone dans de nombreuses régions côtières, d'upwelling et de haute mer (Rembauville et al., 2015).

Les processus de mortalité peuvent eux aussi moduler l'efficacité de la pompe biologique. Ceux-ci comprennent la sénescence et la mort cellulaire programmée, qui entraînent des événements de sédimentation passive ou une consommation directe par d'autres groupes de plancton. La fin d'un bloom de diatomées peut se produire en raison d'une variété de contrôles par les hétérotrophes, telles que la lyse virale (Nagasaki, 2008), l'infection bactérienne, l'attaque parasitaire zoosporique, la prédation par les flagellés hétérotrophes (Sherr & Sherr, 2007) et enfin le broutage par des copépodes ou euphausiacées, conduisant tous à des modes

d'exportation distincts (Turner, 2015). D'autres processus beaucoup moins étudiés qui pourraient potentiellement moduler les taux d'exportation de silicium et de carbone incluent les interactions biologiques comme les symbioses par exemple les DDA (Diatom-Diazotroph Interactions), ou encore la signalisation chimique entre les copépodes et les diatomées lors du broutage, qui peut entraîner la modification de la silicification des diatomées ou de la longueur des chaînes (Bergkvist et al., 2012 ; Pondaven et al., 2007).

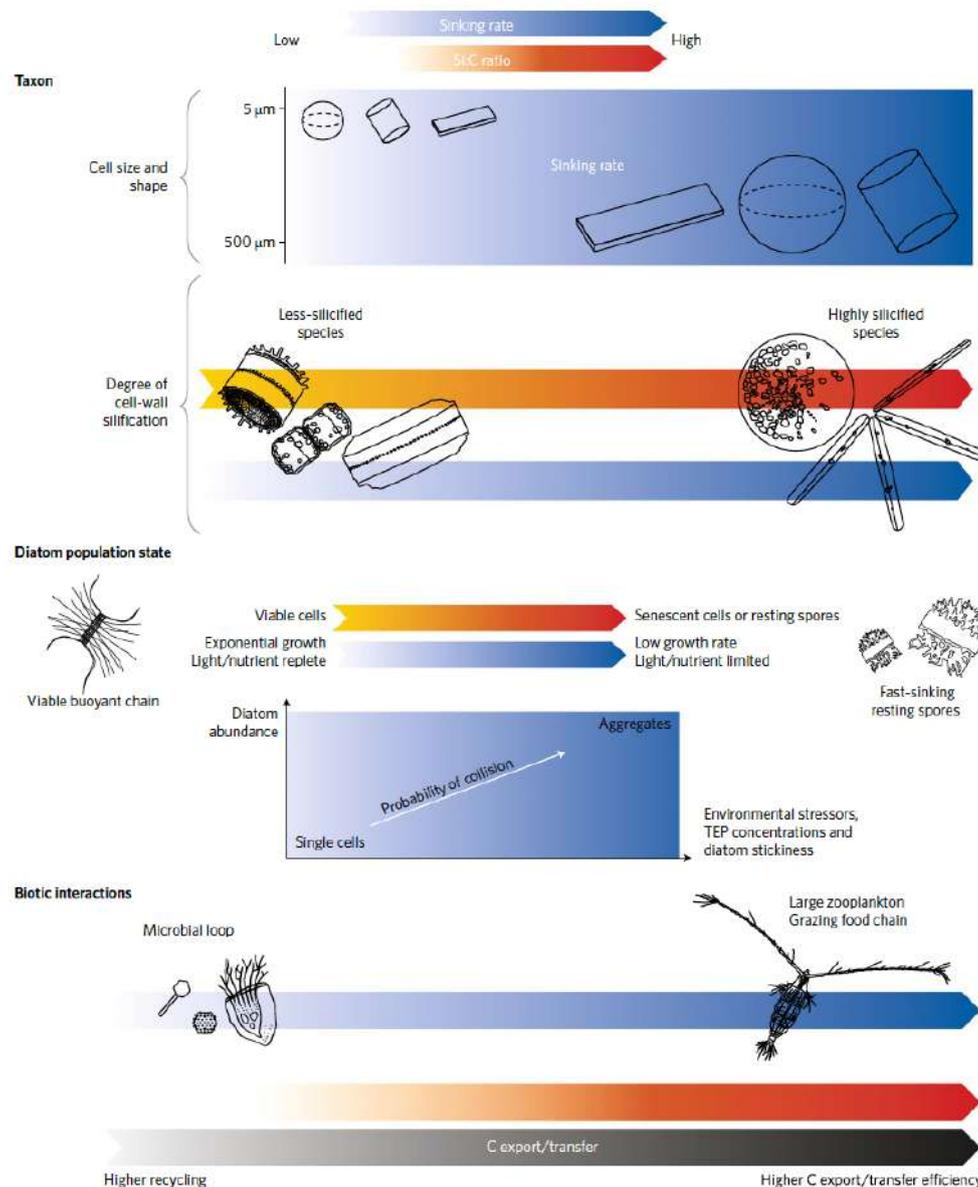


Fig. 2 | Key processes influencing the contribution of diatoms to carbon export/transfer efficiency (CE/TE) potential. Higher contribution of diatoms to this potential is driven by taxonomic differences in cell size, shape or the degree of cell-wall silification. This CE/TE potential is, however, modulated by changes in diatom population states: environmental stresses favour senescence, production of transparent exopolymers (TEP) or resting spores, providing higher probability of collision, scavenging, and aggregate formation. Diatom abundance and stickiness favour sedimentation of silica-balled carbon-rich marine snow. It is also modulated by biotic interactions: grazing of diatoms by large-size zooplankton generates silica ballasted faecal pellets of higher CE/TE. For more details, see Supplementary Section 9.

Figure 58 : Processus clés influençant la contribution des diatomées au rapport export de carbone/efficacité de transfert.

Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., **Leblanc, K.**, Levy, M., Pondaven, P., 2017. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geosciences*, 11, 27-37.

4.7. Importance des diatomées dans les stocks de Carbone

4.7.1. Rôle des diatomées à l'échelle globale

J'ai été sollicitée en début d'année 2010 par Erik Buitenhuis (East Anglia Norwich, UK) pour participer à un projet de compilation de données mondiales d'abondance, converties en biovolumes et biomasses de C des principaux PFTs (Plankton Functional Types) (Le Quéré et al., 2005) explicitement retenus dans les modèles globaux biogéochimiques du type DGOM (Dynamic Green Ocean Model). Ces modèles permettent d'explorer les interactions entre écosystèmes marins et variations du climat à différentes échelles de temps. La paramétrisation des PFTs dans les modèles requièrent un grand nombre d'observations. Le projet MAREMIP "MARine Ecosystem Model Intercomparison Project" (MAREMIP) a pour objectif de développer les modèles basés sur les PFTs et d'améliorer le lien entre observateurs et modélisateurs, ainsi que de promouvoir l'acquisition de données permettant de mieux paramétrer les modèles. Typiquement on trouve des bases de données d'abondance des diatomées par exemple, mais très peu de données comportent des indications de taille, et sont ainsi rarement converties en biomasse de C, qui est un des paramètres clés utilisé dans les modèles. J'ai pris le leadership du travail de compilation des données globales d'abondance de diatomées, qui s'est concrétisé par la publication en premier auteur d'un article du n° spécial d'ESSD (Earth System and Science Data) consacré à ce groupe taxonomique. Ce travail a abouti à l'obtention d'une base d'environ 200 000 données géoréférencées, indiquant l'abondance d'une espèce de diatomée à un point géographique, une date et une profondeur donnée. L'ensemble des espèces répertoriées représente environ 600 taxons différents, pour lesquels il a fallu, à l'aide de la littérature, trouver les dimensions min et max, afin de calculer un range de biovolume pour chaque espèce, puis utiliser une formule de conversion en biomasse de C. La base de données est accessible sur le site de Pangaea.

Leblanc K., J. Arístegui, L. Armand, P. Assmy, B. Beker, A. Bode, E. Breton, V. Cornet, J. Gibson, M.-P. Gosselin, E. Kopczynska, H. Marshall, J. Peloquin, S. Piontkovski, A. J. Poulton, B. Quéguiner, R. Schiebel, R. Shipe, J. Stefels, M. A. van Leeuwe, M. Varela, C. Widdicombe, and M. Yallop. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world oceanSea. *Earth Syst. Sci. Data*, 5, 147-185, 2012.

Les principaux résultats de ce premier article descriptif de la base de données montrent la répartition des données disponibles à l'échelle mondiale (et notamment les zones sous ou surreprésentées en données – Figure 59), leur distribution zonale, méridienne, temporelle et sur la profondeur. Des cartes de la répartition de la biomasse des diatomées sont également présentées (à l'échelle globale – Figure 60, et par tranche de profondeurs).

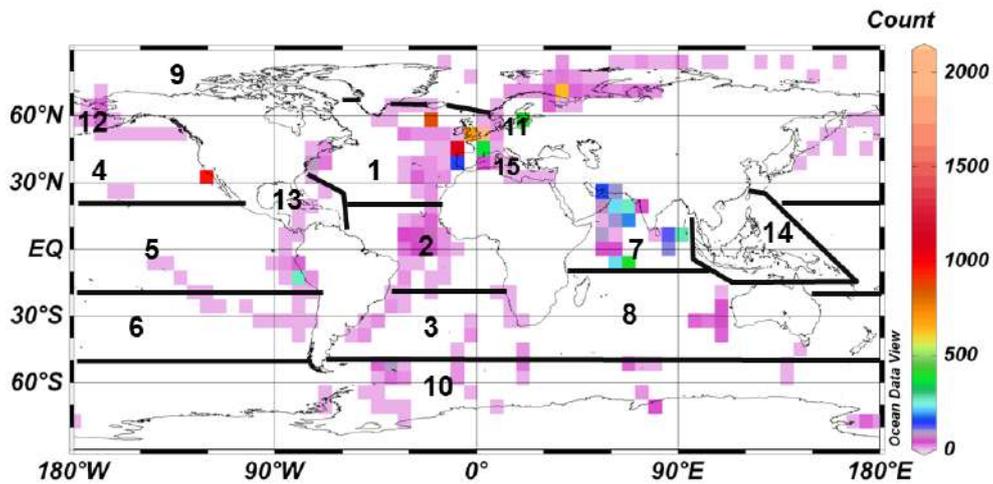


Figure 59 : Carte représentant le nombre de points géoréférencés disponibles dans la base. Un point unique peut représenter un grand nombre de données quand le détail sur la colonne d'eau est disponible, ou lorsqu'il s'agit d'une série temporelle de plusieurs années (par exemple le point SOMLIT dans la baie de Marseille).

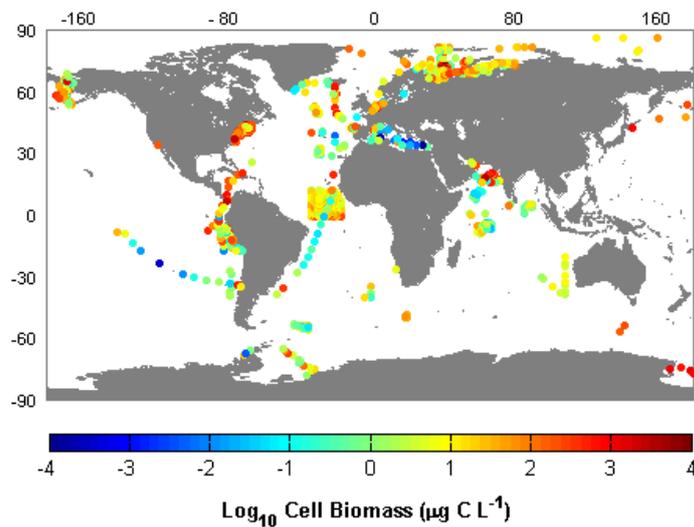


Figure 60 : Données log-normalisées des biomasses de surface des diatomées dans l'océan mondial.

Un travail sur la taxonomie a également permis d'identifier que sur 136 genres différents identifiés dans la base, seuls 32 contribuent à plus de 99 % de la biomasse totale des diatomées (Tableau 6), représentant en tout moins de 50 espèces (Tableau 7).

Tableau 6 : Contribution relative des genres les plus abondants en termes de biomasse dans l'océan mondial.

Genera	% contribution to total	Genera	% contribution to total
<i>Rhizosolenia</i>	17.4	<i>Denticulopsis</i>	0.7
<i>Chaetoceros</i>	14.5	<i>Fragilariopsis</i>	0.7
<i>Thalassiosira</i>	12.6	<i>Paralia</i>	0.6
<i>Pennate</i>	8.2	<i>Pseudo-nitzschia</i>	0.6
<i>Dactyliosolen</i>	7.6	<i>Asterionellopsis</i>	0.5
<i>Guinardia</i>	7.3	<i>Pleurosigma</i>	0.5
<i>Centric</i>	6.6	<i>Eucampia</i>	0.4
<i>Detonula</i>	4.2	<i>Bacteriastrum</i>	0.4
<i>Coscinodiscus</i>	3.1	<i>Actinocyclus</i>	0.3
<i>Leptocylindrus</i>	3.0	<i>Thalassionema</i>	0.2
<i>Nitzschia</i>	2.3	<i>Navicula</i>	0.2
<i>Skeletonema</i>	1.8	<i>Amphiprora</i>	0.2
<i>Lauderia</i>	1.3	<i>Corethron</i>	0.2
<i>Cerataulina</i>	1.1	<i>Thalassiothrix</i>	0.2
<i>Proboscia</i>	1.0	<i>Cyclotella</i>	0.1
<i>Ditylum</i>	0.9	<i>Cylindrotheca</i>	0.1

Tableau 7 : Contribution relative des espèces les plus abondantes en termes de biomasse dans l'océan mondial.

Species	% contribution to total biomass	Species	% contribution to total biomass
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	13.6	<i>Proboscia alata</i>	0.9
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	10.8	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	0.8
<i>Guinardia striata</i>	8.1	<i>Guinardia flaccida</i>	0.8
<i>Detonula pumila</i>	7.7	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	0.7
<i>Guinardia delicatula</i>	4.5	<i>Fragilariopsis oceanica</i>	0.7
<i>Leptocylindrus danicus</i>	4.2	<i>Nitzschia longissima</i>	0.6
<i>Skeletonema costatum</i>	3.4	<i>Thalassiosira gravida</i>	0.6
<i>Rhizosolenia chunii</i>	3.0	<i>Eucampia zodiacus</i>	0.5
<i>Chaetoceros socialis</i>	2.6	<i>Proboscia inermis</i>	0.5
<i>Rhizosolenia setigera</i>	2.5	<i>Rhizosolenia hebetata</i>	0.5
<i>Lauderia annulata</i>	2.5	<i>Chaetoceros debilis</i>	0.5
<i>Rhizosolenia robusta</i>	2.4	<i>Chaetoceros decipiens</i>	0.5
<i>Cerataulina pelagica</i>	2.1	<i>Chaetoceros didymus</i>	0.4
<i>Ditylum brightwellii</i>	1.8	<i>Guinardia cylindrus</i>	0.4
<i>Chaetoceros compressus</i>	1.6	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	0.4
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	1.6	<i>Proboscia indica</i>	0.4
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i>	1.4	<i>Thalassiosira rotula</i>	0.4
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	1.3	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	0.4
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>	1.3	<i>Nitzschia closterium</i>	0.3
<i>Paralia sulcata</i>	1.1	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	0.3
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	1.0	<i>Detonula confervacea</i>	0.3
<i>Chaetoceros affinis</i>	0.9		

Cette base a permis de faire une évaluation globale de la biomasse représentée par les diatomées à l'échelle mondiale (Tableau 8) en masse de carbone et de silicium.

Tableau 8 : Contribution en biomasse de C et de Si des diatomées à l'échelle globale.

Global ocean diatom biomass	All data 0–100 m		All data 0–200 m	
	Geometric mean	Arithmetic mean	Geometric mean	Arithmetic mean
Tg C	488	2942	470	3023
Tmol C	41	245	39	252
Tmol Si	3.8	22.8	3.6	23.4
Si biomass turnover rate (d ⁻¹)	0.17	0.03	0.18	0.03

Deux autres articles en co-auteurs sont issus de ce travail et sont détaillés ci-après.

Buitenhuis E.T., M. Vogt, R. Moriarty, N. Bednaršek, S.C. Doney, **K. Leblanc**, C. Le Quéré, Y.-W. Luo, C. O'Brien, J. Peloquin, R. Schiebel, and C. Swan. MAREDAT: towards a world atlas of MARine Ecosystem DATa. Earth Syst. Sci. Data, 5, 227-239, 2013.

Dans ce papier de synthèse des différents articles du numéro spécial MAREDAT, E. Buitenhuis détaille la contribution relative de chaque PFT étudié à la biomasse, ce qui lui a permis d'établir des pyramides trophiques, pour l'océan global, l'océan ouvert et côtier (exemple pour l'océan global Figure 61), en incluant les données des diatomées (en vert).

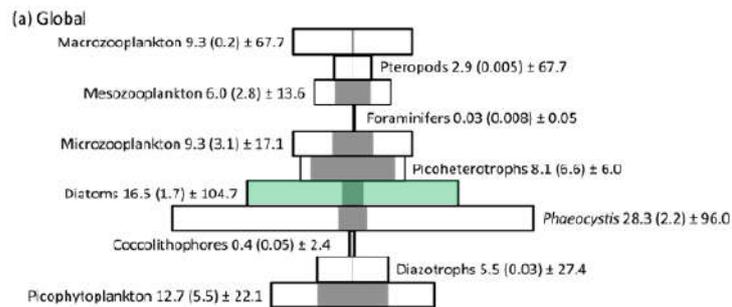


Figure 61 : Pyramide trophique des PFTs autotrophes et hétérotrophes. La moyenne et la médiane (zone grisée, valeurs entre parenthèses) de la biomasse de chaque PFT sont données pour les 200 premiers m de l'océan mondial en $\mu\text{g C L}^{-1}$.

Un troisième article s'est intéressé plus particulièrement à la notion de niches écologiques occupées par les principaux groupes phytoplanctoniques dont les diatomées :

Brun, P., Vogt, M., Payne, M.R., Gruber, N., O'Brien, C.J., Buitenhuis, E.T., Le Quéré, C., **Leblanc, K.**, Luo, Y.-W., 2015. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. Limnology and Oceanography 60, 1020-1038.

Cet article permet de visualiser la niche écologique réalisée de toutes les espèces identifiées dans 4 bases (picophytoplankton, *Phaeocystis*, diatomées et coccolithophoridés) avec la moyenne et l'écart type des conditions environnementales dans lesquelles elles sont observées. La figure ci-dessous (Figure 62) est un des principaux résultats de cet article et permet d'accéder à une information fine au niveau écologique des facteurs environnementaux propices au développement des espèces majeures du plancton. Elle montre notamment la répartition des « spécialistes », généralement caractérisés par un faible écart-type aux extrémités des ranges des facteurs environnementaux (T° , MLD, PAR, PO_4 , NO_3 , salinité) et des espèces plus « ubiquistes », situées en milieu de gamme et dont l'écart-type est souvent beaucoup plus large. Ces informations peuvent être regroupées sur les mêmes diagrammes (Figure 63) permettant de visualiser la distribution de chaque PFTs par rapport aux autres.

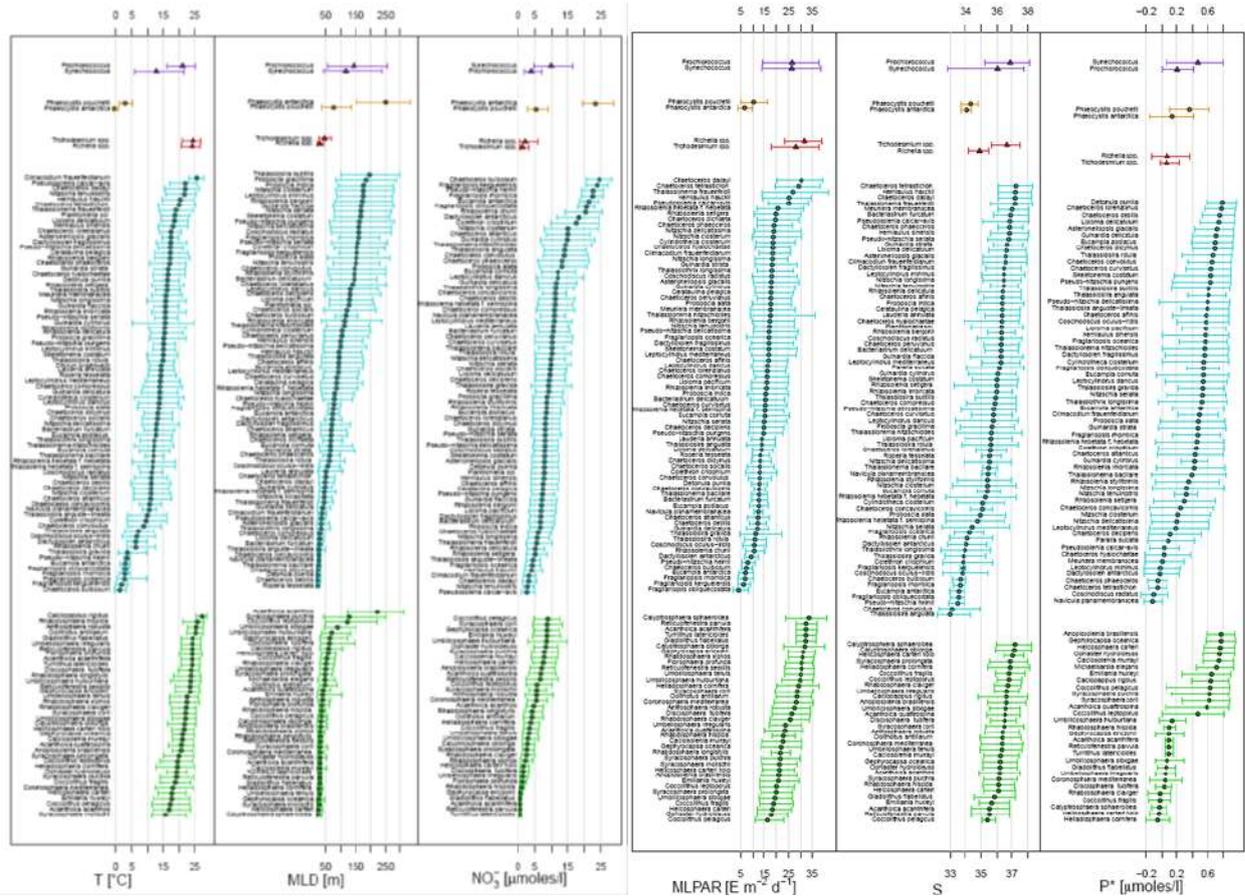


Figure 62 : Données extraites de 2 bases de données (bleu : diatomées et vert : coccolithophoridés) montrant les niches écologiques réalisées d'un certain nombre d'espèces au sein de ces différents groupes pour les 5 facteurs environnementaux expliquant le mieux la distribution de ces espèces.

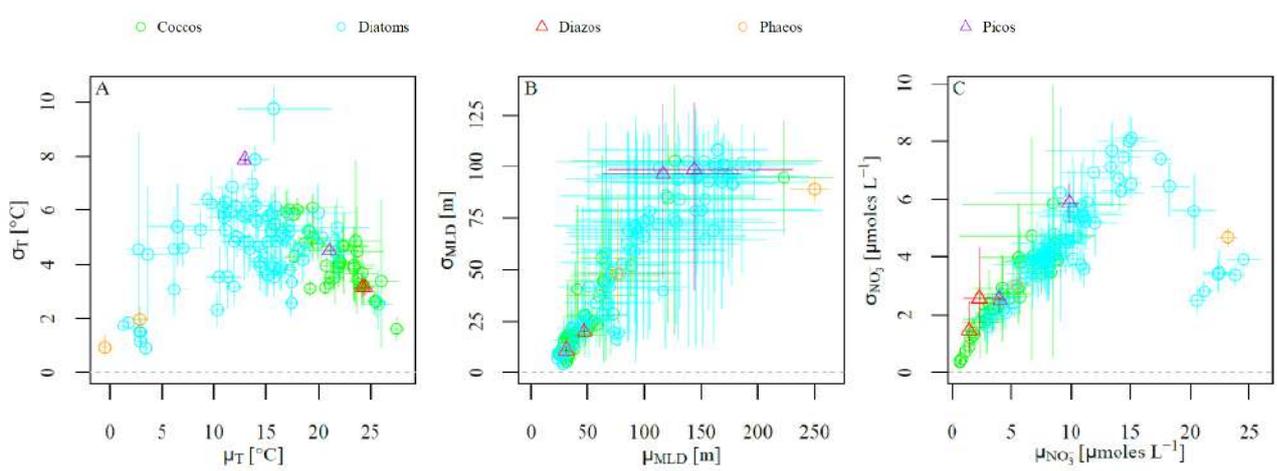


Figure 63 : Niches écologiques moyennes (μ) et écart-type (σ) pour les mêmes espèces regroupées sur un seul diagramme (exemple ici de la T° en $^\circ\text{C}$, Mixed Layer Depth (MLD) en m et des NO_3 en μM).

4.8. Reconnaissance Automatisée du Plancton

Le projet ITEM AMU **RAP4MEDSHIFTS** vise à étudier les effets des changements environnementaux récents sur les communautés planctoniques dans la région sentinelle qu'est le Golfe du Lion (modifications de leur composition spécifique, altération des spectres de taille

et des biomasses...). Pour cela, nous proposons d'explorer à haute résolution la dynamique de ces communautés en s'appuyant sur (1) les systèmes d'observation nationaux pérennes auxquels participe l'OSU Pythéas (SNO SOMLIT, et MOOSE), utilisant les moyens à la mer de l'OSU (N/O Antédon) et notamment une des plate-forme labellisée AMU (PRECYM) et (2) l'application et la standardisation de méthodes de traitement d'images à haut débit. L'analyse de ces séries haute fréquence est facilitée par la mise en place d'une chaîne de traitements d'images pour les principaux groupes taxonomiques du plancton sur des images produites par les instruments d'imagerie du consortium (microscopes automatisés, Cytosense, Flowcam, Zooscan, Lisst-holo, Planktoscope) ainsi que d'analyse des données exploratoires, permettant de détecter l'apparition/disparition de nouvelles espèces.

Ce programme a permis d'encadrer un grand nombre de stages (5 licences en 2020 et 2021), un master 2 en 2022, et **une post-doc** en co-direction avec Luc Beaufort (démarrage avril 2022). Il s'agit de développer l'outil Particle Trier en lien avec son concepteur (post-doc Ross Marchant/PI : Thibaut de Garidel) pour automatiser la reconnaissance de vignettes de plancton acquises sur les différents sites d'intérêt du Golfe du Lion. Une étudiante de M2 a travaillé sur la série de phytoplancton du site SNO SOMLIT en baie de Marseille de 1994 à 2021 en lien avec la base de données de biogéochimie/hydrologie, dans le but d'identifier des tendances sur les principaux PFTs. Elle a pu comparer les identifications réalisées grâce à un nouvel automate lowcost, le Planktoscope (analogue au FLOWCAM) et l'utilisation des réseaux de neurones convolutionnels (CNN) via un logiciel développé au CEREGE (Figure 64) avec les comptages réalisés en microscopie classique. Dans un second volet du programme, une post-doctorante a démarré en avril un travail sur l'analyse en microscopie automatisée de la série temporelle de pièges à particules LIONCEAU (déployée au large de Golfe du Lion, PI. X. Durrieu de Madron) et qui permettra d'identifier d'éventuels changements dans les communautés exportés à 2400 m depuis les années 1990.

Depuis 2 ans, et sur la base de mon expertise taxonomique, je m'investis fortement pour construire une base d'images correctement annotées, provenant de multiples instruments imageurs de plancton (CYTOSENSE, FLOWCAM, ZOOSCAN etc...) pour une mise en commun avec le consortium d'utilisateurs du projet RAPP. Ce travail fondamental est en train d'aboutir avec une base de 266 classes taxonomiques réparties sur 26 grands groupes appartenant au microphytoplancton et au microzooplancton pour un total d'environ 600 000 images triées et annotées. Ce travail servira de base au déploiement des automates imageurs sur les prochains projets embarqués (APER0, BIOSWOT, POLARPOD ou encore MAP-IO, voir la section perspectives).

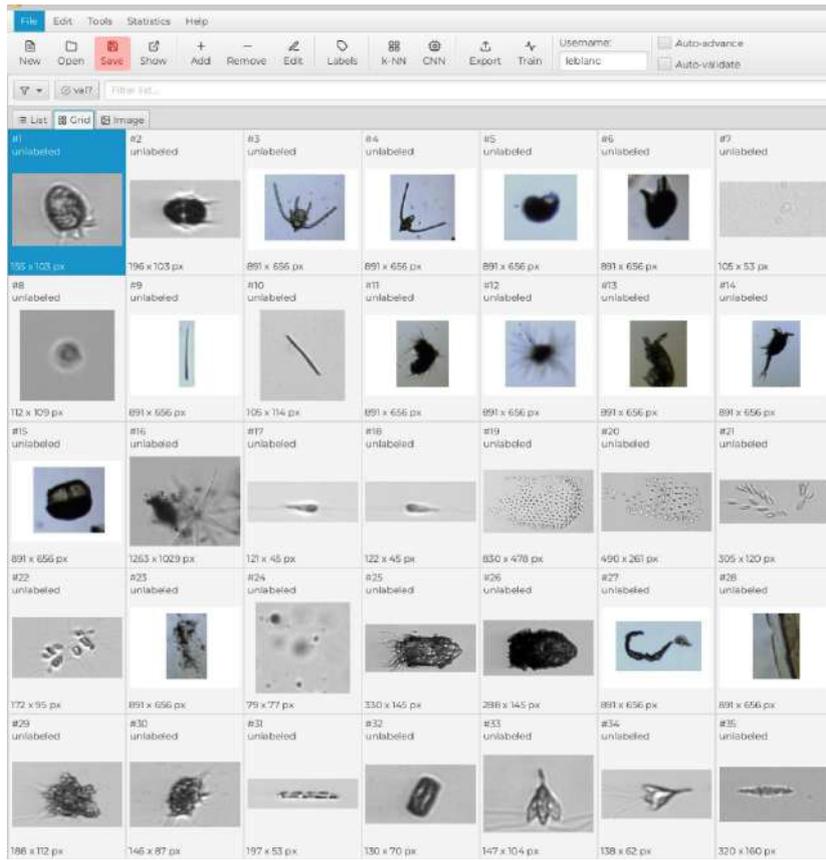


Figure 64 : Illustrations du logiciel Particle trier développé par Ross Marchant et T. de Garidel Thoron (CEREGE).

DEUXIEME PARTIE - RESUME DE LA CARRIERE

1. Etat civil

Née le 26/12/1975 (43 ans) à Boulogne Billancourt (92). Double nationalité franco-danoise. Pacsée, 2 enfants (nées en 2012 et 2015), une année à 80% après chaque enfant.

2. Emplois

- 2005-present** Chargée de recherches (CR1) au CNRS au LOPB (Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique) puis au MIO (Institut Méditerranéen d'Océanologie), Marseille, France. 2 ans à temps partiel (80%) suite à la naissance de mes enfants.
- 2002-2005** Post-doctorat au College of Marine Studies, Université du Delaware, USA. Intitulé des recherches : «Biogéochimie du cycle du silicium en milieu marin: introduction de l'outil moléculaire et de l'approche spécifique dans la caractérisation des flux de silicium au sein du compartiment phytoplanctonique», chez le Pr. D.A. Hutchins (USC, Californie).

3. Etudes universitaires

- 2002-1999** Thèse de doctorat intitulée : « Variabilité spatiale et temporelle du cycle du silicium dans divers milieux oligotrophes et mésotrophes. » *Science de l'Environnement Marin, mention Biogéochimie*, Université d'Aix-Marseille II, bourse MRT, soutenue à Marseille en octobre 2002, 292 p. Encadrée par le Pr. Bernard Quéguiner (MIO).
- 1999-1998** DEA *Science de l'Environnement Marin, mention Biogéochimie*, Aix-Marseille II.
- 1998-1997** Maîtrise *Science de la Terre et de l'Environnement, option Milieu Marin*, Aix-Marseille II.
- 1997-1995** Licence *Science de la Terre et de l'Environnement*, Aix-Marseille II.
- 1995-1994** Première année d'études en Biologie à la faculté de Biologie de Copenhague, Danemark.
- 1994-1993** Cours préparatoires de Physique et de Chimie, Copenhague, Danemark.
- 1993-1992** Baccalauréat international B, Lycée Français de Copenhague, Danemark.

4. Activités d'encadrement et d'enseignement

Co-encadrements (50%) de thèse (3):

- **Augustin Lafond**, (2017-2021): "Etude du rôle de la biodiversité planctonique dans la modulation des flux biogéochimiques de carbone et de silice en milieux polaires arctique et austral (GREENEDGE - MOBYDICK)".
- **Marine Lasbleiz** (2011-2014): "Cycles biogéochimiques (Si, C, N, P) en lien avec la dynamique nutritionnelle du phytoplancton dans la région naturellement fertilisée des Kerguelen". (*Prix de thèse de l'université d'Aix-Marseille*).
- **Yann Crombet** (2008-2013): "Impact du réchauffement climatique et de l'acidification des océans sur les diatomées".

Participation à des jurys de thèse (6) :

- **Ophélie Da Silva**, LOV, 2021
- **Flora Vincent**, ENS, Paris, 2016
- **Kiralee Baker**, Sydney, Australie, 2016
- **Ivia Closset**, LOCEAN, Paris, 2014
- **Maxime Suroy**, LMGEM, Marseille, 2013
- **François Fripiat**, VUB, Bruxelles, 2010

Participation à des comités de thèse (5) :

- **Madj Habib**, 2021
- **Romane Scherrer**, UNC, Nouméa, 2020
- **Natascha Llopolis-Montferrer**, LEMAR, Brest, 2018
- **Soumaya Boussabat**, MIO, Marseille, 2012-2017
- **Adrien Villain**, MIO, Marseille, 2017

Encadrement d'étudiants avant la thèse (16) :

- **Laurane Inquel** (M2) en 2022
- **Julie Jaubert** (M2), 2020
- **Justine Legras** (M2), 2017
- **Camille Brunet** (M2), 2016
- **Alban Thelliez** (M2), 2012
- **Matthieu Coudeville** (M2), 2009
- **Darcy Rush** (M2), 2008
- **Pétronele Cepukatis** (L3) en 2021
- **Yanis Maire** (L3) en 2021
- **Louisse Gousseau** (L3) en 2021
- **Julie Imbert N'Guyen** (L3), 2020
- **Giorgio Bolchi** (L2), 2019
- **Melissa Tenaille** (L3), 2018
- **Léon Franc** (IUT), 2017
- **Monica Michel Rodriguez** (M1), 2015
- **Narimene Ghanem** (M1), 2013

Enseignement

Cours en ligne (MOOC) pour l'e-school de l'UBO sur la diversité des diatomées (2h) en 2019, reconduit chaque année, intervention au cours d'un séminaire dans la nouvelle UE OBEM 206 « Diversité des protistes marins » du Master « Environnement Marin » de l'OSU Pythéas. Participation prévue pour une quinzaine d'heures chaque année en L3 dans la licence 'Sciences et humanité, UE Habiter la terre'.

5. Activités d'expertise scientifique

- Reviewer pour des revues internationales: Continental Shelf Research, Biogeosciences, Geophysical Research Letters, Progress in Oceanography, Deep-Sea Research II, Limnology and Oceanography, Microbial Ecology, Journal of Geophysical Research Oceans, Fresh Water Biology, Journal of Plankton Research, Marine Biology, Marine Ecology Progress Series, Oceanological and Hydrobiological Studies.
- Reviewer pour des projets scientifiques: NSF (USA), EC2CO, LEFE CYBER, CSOA, ANR jeune chercheur, Emergence UPMC, German Israeli Foundation, SCOR Working groups, Israel Science Foundation, ARC Rhône Alpes.

6. Responsabilités administratives et collectives

6.1. Membre de comités scientifiques

- Membre de la **section 19** du CoCNRS de 2019 à 2021.
- Membre du **CS de CYBER-LEFE** (CNRS) d'octobre 2009-2011 et de 2015-2021
- Membre du comité de suivi de la cellule pièges (Villefranche) 2010-2011.
- Membre du CS du LOPB (UMR 6535) 2009-2011.

6.2. Responsable de plateaux techniques et plateformes

- Responsable de la plate-forme "Cultures expérimentales" du MIO de 2015 à 2019.
- Responsable du plateau technique "Stœchiométrie des éléments biogènes" de l'équipe CYBELE de 2012 à 2015.
- Personne compétente en radioprotection (PCR) sources scellées et non scellées du LOPB, puis du MIO de 2005 à 2015. Montage complet du dossier d'habilitation à détenir et manipuler des sources radioactives dans les nouvelles installations du MIO (OCEANOMED), plans et supervision de la livraison aux normes de cette plate-forme en janvier 2015.
- Implication importante (plusieurs mois temps plein) dans la migration vers le nouveau bâtiment OCEANOMED construit sur le campus en 2015, responsable organisations, plans, aménagements d'une quinzaine de laboratoires, ainsi que d'achats d'équipements FEDER (96 keuros chimie élémentaire, 40 Keuros plateforme culture, 102 Keuros microscopie et 110 Keuros radioactivité).

6.3. Engagement collectif

- Membre de labos1point5, animation active sur Aix-Marseille de plusieurs groupes de réflexions et d'actions (laboratoire, campus, OSU, AMU). Réalisation du bilan C du laboratoire (en cours). Membre d'Atécopol Marseille.

7. Travaux et publications

7.1. Articles publiés dans des revues de rang A

La liste ci-dessous présente par ordre chronologique décroissant et par année la liste de mes publications dans des revues internationales de rang A. Une astérisque indique le nom d'un.e étudiant.e dont j'ai encadré certains aspects des travaux (souvent technique au laboratoire ou lors de missions océanographiques), deux astérisques montre l'encadrement d'étudiant.e.s en Master ou un co-encadrement de thèse.

2022

[50] Benavides, M., Bonnet, S., Le Moigne, F.A.C, Armin, G., Inomura, K., Hallstrøm, S., Riemann, L., Berman-Frank, I., Poletti, E., Garel, M., Grosso, O., Leblanc, K., Guigue, C., Tedetti, M., Dupouy. Sinking Trichodesmium fixes nitrogen in the dark ocean. *The ISME Journal*, 16, 2398-2405.

[49] Bruyant, F., ... **Leblanc, K.**, ...Lafond**, A., Babin, M., >50 co-auteurs. 2022. The Green Edge cruise: Understanding the onset, life and fate of the Arctic phytoplankton spring bloom. *Earth Syst. Sci. Data*. 2022, 1-47.

2021

[48] **Leblanc, K.**, Lafond**, A., Cornet, V., Legras**, J., Barbara, M., Quéguiner, B., 2021. Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: Insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. *J. Marine Syst* 222.

2020

[47] Lafond**, A., **Leblanc, K.**, Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B., 2020. The structure of diatom communities constrains biogeochemical properties in surface waters of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau). *J Marine Syst*, 103458.

[46] Massicotte, P., ... Cornet-Barthaux, V., ...Lafond, A., ...**Leblanc, K.**, ...Quéguiner, B., Babin, M., 2020. Green Edge ice camp campaigns: understanding the processes controlling the under-ice Arctic phytoplankton spring bloom. *Earth System Science Data* 12, 151-176.

2019

[45] Lafond**, A., Quéguiner, B., Moriceau, B., Leynaert, A., Cornet, V., Legras, J., Babin, M., Parenteau, M., Ras, J., Garcia, N., Tremblay, J.E., **Leblanc, K.** Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. *Elementa, Science of the Anthropocene*, 7:44.

2018

[44] **Leblanc K.**, Cornet V., Rimmelin-Maury P., Grosso O., Hélias-Nunige S., Brunet** C., Claustre H., Ras J., Leblond N. et Quéguiner B. Silicon cycle in the tropical South Pacific:

contribution to the global Si cycle and evidence for an active pico-sized siliceous plankton. *Biogeosciences*, 15(18), 5595-5620.

[43] Moutin T., Wagener T., Caffin M., Fumenia* A., Gimenez A., Baklouti M., Bouruet-Aubertot P., Pujo-Pay M., **Leblanc K.**, Lefevre D., Helias Nunige S., Leblond N., Grosso O. et de Verneil A. Nutrient availability and the ultimate control of the biological carbon pump in the Western Tropical South Pacific Ocean, *Biogeosciences*, 15, 2961-2989.

[42] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Diaz F., Cornet V., Michel-Rodriguez** M., Durrieu de Madron X., Bowler C., Malviya S., Thyssen M., Grégori G., Rambauville M., Grosso O., Poulain J., de Vargas C., Pujo-Pay M. et Conan P. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export, *Nature Communications*, 9, 953.

2017

[41] Tréguer P., Bowler C., Moriceau B., Dutkiewicz S., Gehlen M., Aumont O., Bittner L., Dugdale R., Finkel Z., Iudicone D., Jahn O., Guidi L., Lasbleiz* M., **Leblanc K.**, Levy M. et Pondaven P. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump, *Nature Geoscience*, 11, 27-37.

[40] Leroux R., Grégori G., **Leblanc K.**, Carlotti F., Thyssen M., Dugenne M., Pujo-Pay M., Conan P., Jouandet M.-P., Bhairy N. et Berline L. Combining laser diffraction, flow cytometry and optical microscopy to characterize a nanophytoplankton bloom in the northwestern Mediterranean, *Progress in Oceanography*, 163, 248-259.

2016

[39] Lasbleiz* M., **Leblanc K.**, Armand L.K., Christaki U., Georges C., Obernosterer I. et Quéguiner B. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean, *FEMS Microbiology Ecology*, 92(11) fiw171.

[38] **Leblanc K.**, Cornet V., Caffin M., Rodier M., Desnues A., Berthelot H., Turk-Kubo K. et Heliou J. Phytoplankton community structure in the VAHINE mesocosm experiment, *Biogeosciences*, 13(18), 5205–5219.

2015

[37] Trull T.W., Davies D.M., Dehairs F., Cavagna A.-J., Lasbleiz** M., Laurenceau-Cornec E.C., d'Ovidio F., Planchon F., **Leblanc K.**, Quéguiner B. et Blain S. Chemometric perspectives on plankton community responses to natural iron fertilisation over and downstream of the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean, *Biogeosciences*, 12, 1029-1056.

[36] Berthelot H., Moutin T., L'Helguen S., **Leblanc K.**, Hélias S., Grosso O., Leblond N., Charrière B. et Bonnet S. Dinitrogen fixation and dissolved organic nitrogen fueled primary production and particulate export during the VAHINE mesocosm experiment (New Caledonia lagoon), *Biogeosciences*, 12(13), 4099–4112.

[35] Cavagna A.J., Fripiat* F., Elskens M., Dehairs F., Mangion P., Chirurgien L., Closset* I., Lasbleiz** M., Flores–Leiva L., Cardinal D., **Leblanc K.**, Fernandez C., Lefèvre D., Oriol L., Blain S. et Quéguiner B. Biological productivity regime and associated N cycling in the vicinity of Kerguelen Island area, Southern Ocean. *Biogeosciences*, 12, 6515-6528.

[34] Tremblay L., Caparros J., **Leblanc K.** et Obernosterer I. Origin and fate of dissolved organic matter in a naturally iron-fertilized region of the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 12, 607-621.

[33] Brun P., Vogt M., Payne M.R., Gruber N., O'Brien C., Buitenhuis E.T., Le Quéré C., **Leblanc K.** et Luo Y-W. Ecological niches of open phytoplankton taxa. *Limnology and Oceanography*, 60(3), 1020-1038.

2014

[32] Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Blain S., Ras J., Cornet-Barthaux V., Helias-Nunige S. et Quéguiner B. Pigments, elemental composition (C, N, P, Si) and stoichiometry of particulate matter, in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 11, 5931-5955.

[31] Closset* I., Lasbleiz* M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Cavagna A.-J., Elskens M., Navez J. et Cardinal D. Seasonal evolution of net and regenerated silica production around a natural Fe-fertilized area in the Southern Ocean estimated with Si isotopic approaches. *Biogeosciences*, 11, 5827–5846.

2013

[30] Buitenhuis E.T., Vogt M., Moriarty R., Bednaršek N., Doney S.C., **Leblanc K.**, Le Quéré C., Luo Y.-W., O'Brien C., O'Brien T., Peloquin J., Schiebel R. et Swan C. MAREDAT: towards a world atlas of MARineEcosystem DATa. *Earth System Science Data*, 5, 227-239.

2012

[29] **Leblanc K.**, Arístegui J., Armand L., Assmy P., Beker B., Bode A., Breton E., Cornet V., Gibson J., Gosselin M.-P., Kopczynska E., Marshall H., Peloquin J., Piontkovski S., Poulton A. J., Quéguiner B., Schiebel R., Shipe R., Stefels J., van Leeuwe M. A., Varela M., Widdicombe C. et Yallop M. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth System Science Data*, 4, 149-165.

2011

[28] Loisel H., Vantrepotte V., Norkvist K., Mériaux X., Kheireddine M., Ras J., Pujo-Pay M., Crombet** Y., **Leblanc K.**, Dall'Olmo G., Mauriac R., Desailly D. et Moutin, T. Characterization of the bio-optical anomaly and diurnal variability of particulate matter, as seen from scattering and backscattering coefficients, in ultra-oligotrophic eddies of the Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 8, 3295-3317.

[27] Fripiat* F., **Leblanc K.**, Elskens M., Cavagna A.-J., Armand L., André L., Dehairs F. et Cardinal D. Efficient silicon recycling in summer in both the Polar Frontal and Subantarctic Zones of the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 435, 47-61.

[26] Crombet** Y., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Moutin T., Rimmelin P., Ras J., Claustre H., Leblond N., Oriol L. et Pujo-Pay M. Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 8, 459-475.

[25] King A.L., Sanudo-Wilhelmy S.A., **Leblanc K.**, Hutchins D.A et Fu F. CO₂ and vitamin B₁₂ interactions determine bioactive trace metal requirements of a subarctic Pacific diatom. *International Society for Microbial Ecology (ISME) Journal*, 5, 1388–1396.

[24] De Madron Durrieu X., Guieu C., Sempéré R., Conan P., Cossa D., D'ortenzio F., Estournel C., Gazeau F., Rabouille C., Stemmann L., Bonnet S., Diaz F., Koubbi P., Baklouti M., Carlotti F., Charrière B., Gaertner J.C., Jacquet S., **Leblanc K.**, Lefèvre D., Moutin T., Petrenko A., Poggiale J.C., Pulido-Villena E., Raimbault P., Rontani J.F., Tamburini C., Taupier-Letage I., Tedetti M. et Van Wambeke F. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress In Oceanography*, 91, 97-166.

2009

[23] **Leblanc K.**, Hare C.E., Feng Y., Berg G.M., DiTullio G.R., Neeley A., Benner I., Sprengel C., Beck A., Sanudo-Wilhelmy S.A., Passow U., Klinck K., Rowe J.M., Wilhelm S.W., Brown C.W. et Hutchins D.A. Distribution of calcifying and silicifying phytoplankton in relation to environmental and biogeochemical parameters during the late stages of the 2005 North East Atlantic Spring Bloom. *Biogeosciences*, 6, 2155-2179.

[22] Feng Y., Hare C.E., **Leblanc K.**, DiTullio G.R., Lee P.A., Wilhelm S.W., Sun J., Rose J.M., Zhang Y., Nemcek N., Gueguen C., Tortell P., Benner I., Passow U. et Hutchins D.A. The effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom I. Phytoplankton community. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 13-25.

[21] Rose J.M., Feng Y., Gobler C.J., Gutierrez R., Hare C.E., **Leblanc K.** et Hutchins D.A. The effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom. II. Microzooplankton dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 27-40.

[20] Lee P.A., Rudisill J.R., Neeley A.R., Maucher J.M., Hutchins D.A., Feng Y., Hare C.E., **Leblanc K.**, Rose J.M., Wilhelm S.W., Rowe J.M. et DiTullio G.R. Effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic Spring Bloom. III. Dimethylsulfoniopropionate. *Marine Ecology Progress Series*, 388, 41-49.

[19] Fripiat* F., Corvaisier R., Navez J., Elskens M., Schoemann V., **Leblanc K.**, André L. et Cardinal D. Measuring production–dissolution rates of marine biogenic silica by ³⁰Si-isotope dilution using a high-resolution sector field inductively coupled plasma mass spectrometer. *Limnology and Oceanography Methods*, 7, 470-478.

2008

[18] Panzeca C., Beck A.J., **Leblanc K.**, Taylor G.T., Hutchins D.A. et Sañudo-Wilhelmy S.A. Potential cobalt limitation of vitamin B₁₂ synthesis in the North Atlantic Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 22, GB2029.

2007

[17] Hare C.E., **Leblanc K.**, DiTullio G.R., Kudela R.M., Zhang Y., Lee P.A., Riseman S. et Hutchins, D.A. Consequences of increased temperature and CO₂ for algal community structure in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 9-16.

2006

[16] Shaked Y., Xu Y., Ho T.-Y., Milligan A.J., **Leblanc K.** et Morel F.M.M. (2006). Can Zn availability limit alkaline phosphatase activity in the ocean and cause Zn-P co-limitation of phytoplankton? *Limnology and Oceanography*, 51 (1), 299-309.

[15] Tamburini C., Garcin J., Grégori G., **Leblanc K.**, Rimmelin P. et Kirchman D.L. Pressure effects on surface Mediterranean prokaryotes and biogenic silica dissolution during a diatom sinking simulation experiment. *Aquatic Microbial Ecology*, 43, 267-276.

[14] Frew, R.D., Hutchins, D.A., Nodder, S., Sañudo-Wilhelmy, S.A., Tovar-Sanchez, A., **Leblanc, K.**, Hare, C.E. et Boyd, P.W. Particulate iron dynamics during FeCycle in Subantarctic waters southeast of New Zealand. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB1S93.

2005

[13] **Leblanc K.** et Hutchins D.A. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnology and Oceanography Methods*, 3, 462-476.

[12] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Raimbault P. et Garcia N. Efficiency of the silicate pump at a coastal oligotrophic site in the Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 2, 1-11.

[11] **Leblanc K.**, Hare C.E., Boyd P.W., Bruland K.W., Sohst B., Pickmere S., Lohan M.C., Buck K., Ellwood M. et Hutchins D.A. Fe and Zn effects on the Si cycle and diatom community structure in two contrasting high and low- silicate HNLC areas. *Deep-Sea Research I*, 52, 1842-1864.

[10] Fu F., Zhang Y., **Leblanc K.**, Sañudo-wilhemly S. et Hutchins D.A. The biological and biogeochemical consequences of phosphate scavenging onto phytoplankton cell surfaces. *Limnology and Oceanography*, 50(5), 1459–1472.

[9] **Leblanc K.**, Leynaert A., Fernández I.C., Rimmelin P., Moutin T., Raimbault P., Ras J. et Quéguiner B. A seasonal study of diatom dynamics in the North Atlantic during the POMME experiment (2001): evidence for Si limitation of the spring bloom. *Journal of Geophysical Research*, vol 110, C07S14.

[8] Maixandeau A., Lefèvre D., Karayanni H., Christaki U., Vanwambeke F., Thyssen M., Denis M., Fernández I.C., Uitz J., **Leblanc K.** et Quéguiner B. Microbial community production, respiration, and structure of the microbial food web of an ecosystem in the northeastern Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110, C07S17.

[7] Boyd P.W., Law C.S., Hutchins D.A., Abraham E.R., Croot P.L., Ellwood M., Frew R.D., Hadfield M., Hall J., Handy S., Hare C., Higgins J., Hill P., Hunter K.A., **Leblanc K.**, Maldonado, M.T., McKay R.M., Mioni C., Oliver M., Pickmere S., Pinkerton M., Safi K., Sander S., Sañudo-Wilhelmy S.A., Smith M., Strzepek R., Tovar-Sanchez A. et Wilhem S.W. FeCycle: Attempting an iron biogeochemical budget from a mesoscale SF6 tracer experiment in unperturbed low iron waters. *Global Biogeochemical Cycles*, vol 19, GB4S20.

2004

[6] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Prieur L., Claustre H., Oubelkheir K. et Bruyant F. Siliceous phytoplankton production and export related to trans-frontal dynamics of the Almeria-Oran frontal system (Western Mediterranean Sea) during winter. *Journal of Geophysical Research*, 109, C07010.

[5] Blain S., Guieu C., Claustre H., **Leblanc K.**, Moutin T., Quéguiner B. et Sarthou G. Availability of iron for phytoplankton in the North-East Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 49(6), 2095-2104.

2003

[4] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Garcia N., Rimmelin P. et Raimbault P. Silicon cycle in the Northwestern Mediterranean Sea: seasonal study of a coastal oligotrophic site. *Oceanologica Acta*, 26, 339-355.

[3] Fiala M., Delille B., Dubreuil C., Kopczynska E., **Leblanc K.**, Morvan J., Quéguiner B., Blain S., Caillau C., Conan P., Corvaisier R., Denis M. et Oriol L. Mesoscale surface distribution of biogeochemical characteristics associated with a frontal system in the Crozet Basin during austral summer 1999. *Marine Ecology Progress Series*, 249, 1-14.

2002

[2] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Fiala M., Blain S., Morvan J. et Corvaisier R. Particulate biogenic silica and carbon production rates and particulate matter distribution in the Indian sector of the Subantarctic Ocean. *Deep-sea Research II*, 49, 3189-3206.

[1] Claustre H., Morel A., Hooker S.B., Babin M., Antoine D., Oubelkheir K., Bricaud A., **Leblanc K.**, Quéguiner B. et Maritorea S. Is desert dust making oligotrophic waters greener? *Geophysical Research Letters*, vol 29 (10).

7.2. Articles soumis

[1] New observations on the rare tropical dinoflagellate *Tripos lanceolatus* (Kofoid) F. Gómez from the Caribbean, South Pacific and Indian Ocean Luis Castro-Cera, Darío Vega-Díaz, Ruth S. Eriksen, **K. Leblanc**, Gustaaf M. Hallegraeff. Soumis à J. Mar. Biol. Ass. UK.

7.3. Mémoires ayant donné lieu à une soutenance de diplôme

Leblanc K. Variabilité spatiale et temporelle du cycle du silicium dans divers milieux oligotrophes et mésotrophes. *Thèse de doctorat en Science de l'Environnement Marin, mention Biogéochimie*, Université d'Aix-Marseille II, soutenue à Marseille en 2002, 292 p.

Leblanc K. DEA *Science de l'Environnement Marin*

7.4. Autres publications

- Guide taxonomique du plancton siliceux de la Méditerranée et de l'Océan Austral (700 pages, élaboré sur 4 ans, à usage interne).
- Création du site web <http://plankton.mio.osupytheas.fr/>, qui propose un trombinoscope des principales espèces de diatomées et de microplancton observées au cours des dernières campagnes de terrain dans l'Océan Austral, le Pacifique, la Méditerranée et l'Arctique.

7.5. Communications internationales (colloques, conférences, proceedings)

7.5.1. *Communications orales* (37)

7.5.1.1. En premier auteur (9)

[9] **Leblanc K.**, Quéguiner, B., Lafond** A., Cornet V., Legras, J. Nature of the sinking particle flux during a late summer bloom around the Kerguelen plateau (MOBYDICK). IMBER, Brest 2019.

[8] **Leblanc K.** Small is beautiful but overlooked: role for nanoplanktonic diatoms in spring blooms and carbon export. Conférencière invitée au 25th International Diatom Symposium, Berlin, Allemagne, 2018.

[7] **Leblanc K.** and Quéguiner B. Opening the diatom “black box”. PlankBios meeting, San Sebastian, Espagne, 2017.

[6] **Leblanc K.** and Carlotti F. Main scientific topics of the « Fluid envelopes of the Earth » (LEFE) program: Biogeochemical Cycles, Environment and Ressources IMBER meeting Marseille, France, 2011.

[5] **Leblanc K.**, Crombet** Y., Quéguiner B. and Gomez F. Species-specific silicification rates in a longitudinal nutritional gradient in the Mediterranean Sea during the BOUM cruise. ASLO, Nice, France, 2009.

[4] **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V., Armand L., Rush** D., Quéguiner B., Fripiat* F. and Cardinal D. Species-specific silicification rates using a new fluorescent probe (PDMPO) in the Southern Ocean. ASLO, Orlando, USA, 2008.

[3] **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V., Quéguiner B. and Armand L. Species-specific silicification rates using a new fluorescent probe (PDMPO) in the Sub-Antarctic and Polar Front Zones of the Southern Ocean. 20th International Diatom Symposium, Dubrovnik, Croatie, 2008.

[2] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Blain S., Guieu C. and Moutin T. Si cycle in the north eastern Atlantic ocean during the POMME Experiment (March-April 2001), evidence of co-limitation of phytoplankton growth by the availability of silicon, iron and other nutrients. ASLO, Hawaii, USA, 2002.

[1] **Leblanc K.** and Quéguiner B. Distribution de la silice biogénique et espèces de diatomées dominantes en zone subantarctique (secteur Indien de l’Océan Austral) en période estivale. 18^{ème} Colloque de l’Association des Diatomistes de Langue Française. Nice, France, 1999.

7.5.1.2. En co-auteur (28)

[28] Leynaert A., Moriceau B., Gallinari M., Legras** J., Quéguiner B., **Leblanc K.** and Cornet V. Diatoms in the ice: key actor in the Si cycle ? Arctic Change 2017, Québec, Canada, 2017.

[27] Quéguiner B., Boussabat* S., **Leblanc K.**, Golbol M., Guilloux L., Cornet V., Desnues A., Malengros D., Helias-Nunige S., Sanchez D., Salter I., Maria E., Berline L., Carlotti F., Donoso K., Christaki U., Conan P., Costa A., Devenon J.L., Doglioli A., Grégori G., Monchy S., Obernosterer I., Paireud I., Petrenko A., Rachik S., Bhairy N., Grosso O., Barani A., Pagano M., Botha D. and Banaru D. SPEciMed Project: Relationships between the structures of planktonic ecosystems in the north-western Mediterranean, the physical settings and the biogeochemical cycles –

Feedback on the long-term observation of the pelagic environment. MERMEX meeting, Marseille, France 2015.

[26] Doglioli A., Grégori G., André J.M., Barrier N., Bellomo L., Berline L., Carlotti F., Cornet-Barthaux V., Costa A., d'Ovidio F., Diaz F., Dugenne M., Estournel C., Grosso O., Hélias-Nunige S., **Leblanc K.**, Lefebvre A., Lefèvre D., Malengros D., Marsaleix P., Moutin T., Nencioli F., Nerini D., Pairaud I., Petrenko A., Pinazo C., Pulido E., Quéguiner B., Ross O., Rougier G., Schintu-Jacquet S., Taupier-Letage I., Thyssen M., Wagener T. and Zakardjian. OSCAHR: Observing Submesoscale Coupling At High Resolution. MERMEX meeting, Marseille, France, 2015.

[25] Boussabat* S., Daly Yahia M.N., **Leblanc K.**, Salter Y., Golbol M., Cornet V., Hélias Nunige S., Bhairy N., Malengros D., Grosso O. and Quéguiner, B. Seasonal and interannual variability of diatoms community structure related to particulate organic matter in the Northwestern Mediterranean sea (MISTRALS/ MerMex-SPECiMed project). MERMEX meeting, 2015.

[24] Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V. and Quéguiner B. Interspecific variability of silicifying activity among dominant diatoms of the phytoplankton community in the Southern Ocean (KEOP2 project). SILICAMICS conference, Aber'Wrach, France, 2015.

[23] Boussabat* S., **Leblanc K.**, Cornet V., Daly Yahia N. and Quéguiner, B. Spatio-temporal variability of the relationship between phytoplankton communities and particulate matter stoichiometry in the Gulf of Lion (North Western Mediterranean). SILICAMICS conference, Aber'Wrach, France, 2015.

[22] Vogt M., Psomas N., Zimmermann N., Gruber N., Brandenburg J., Brun E., **Leblanc K.**, Luo Y., O'Brien C. and Swan C. Who lives where and why: global phytoplankton biogeography. OSM, Honolulu, 2014.

[21] Quéguiner B., Carlotti F., **Leblanc K.**, Salter I., Golbol M., Guilloux L., Cornet-Barthaux V., Hélias Nunige S., Malengros D., Grosso O., Boussabat* S., Ben Neji E. Maria E. and Tricoire C. MISTRALS/SPECIMED project: Seasonal and interannual variability of plankton communities structure and biogeochemical cycles in north-western Mediterranean. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 40, 737. 40th CIESM Congress, Marseille, France, 2013.

[20] Quéguiner B., **Leblanc K.**, Espinasse B., Carlotti F., Golbol M., Cornet-Barthaux V., Hélias-Nunige S., Malengros D., Grosso O., Zhou M. and Zhu Y. Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of Lion in spring and autumn. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 40, 743. 40th CIESM Congress, Marseille, France, 2013.

[19] Closset* I., Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Navez J. and Cardinal D. Comparison of Si biogeochemical budget in contrasted southern Ocean regions through silica production - dissolution measurements (KEOPS2). ASLO, New Orleans, USA, 2013.

[18] Closset* I., Lasbleiz**M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Navez J. and Cardinal D. Comparison of Si biogeo-chemical budget in contrasted Southern Ocean regions through silica production - dissolution measurements (KEOPS2). IBIS: Isotopes in Biogenic Silica 2013 meeting, Helsinki, Norvège, 2013.

[17] Armand L., Wilks J., Derriman C., Ballengeer A.M., Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Navez J., Elskens M. And Cardinal D. Comparison of Si biogeochemical budget in contrasted Southern Ocean regions through silica production-dissolution measurements (KEOPS-2). IBIS: Isotopes in Biogenic Silica 2013 meeting, Helsinki, Norvège, 2013.

[16] Lasbleiz** M., Closset* I., Quéguiner B., **Leblanc K.**, Cardinal D. and Navez J. Species-specific contribution of diatoms to Si production in the Fe-fertilized Kerguelen region of the Southern Ocean (KEOPS 2). ASLO, New Orleans, USA, 2013.

- [15] Armand L., Wilks J., Derriman C., Ballengeer A.-M., Lasbleiz** M., **Leblanc K.**, Quéguiner B., Quérroué F. Interweaving the past and present to understand natural iron fertilisation in the Southern Ocean: the KEOPS2 diatom records. Australian Marine Science Association (AMSA), Goald coast, Australia, 2013.
- [14] Zhu Y., Zhou M., Quéguiner B., **Leblanc K.**, Carlotti F., Armand L., Jouandet M.P., Kestenare E., Trull T. and Blain S. Estimates of particle settling and scavenging using LISST-LOPC in Kerguelen Plateau Regions during the 2011 austral spring bloom. ASLO, New Orleans, USA, 2013.
- [13] O'Brien C., Vogt M., **Leblanc K.** and Gruber N. Latitudinal gradients in marine diatom and coccolithophore diversity. EGU, Vienna, Autriche. *Geophysical Research Abstracts*, Vol.15, EGU2013-12448, 2013.
- [12] Vogt M., Brun P., Payne M.R., O'Brien C.J., Bednaršek N., Buitenhuis E.T., Doney S.C., **Leblanc K.**, Le Quéré C., Luo Y., Moriarty R., O'Brien T.D., Schiebel R. and Swan C. Habitat suitability and ecological niches of different plankton functional types in the global ocean. EGU, Vienna, Autriche. *Geophysical Research Abstracts*, Vol. 15, EGU2013-9812, 2013.
- [11] Lasbleiz** M., Closset* I., Quéguiner B., **Leblanc K.**, Cardinal D., Navez and Elskens M. The biogenic silica cycle in the area of interaction between the Antarctic Polar Front and the Kerguelen Plateau (KEOPS 2), 45th International Liege Colloquium on Ocean Dynamics: "The variability of primary production in the ocean: from the synoptic to the global scale" Liège, Belgique, 2013.
- [10] O'Brien C.J., Vogt M., Peloquin J.A., Buitenhuis E.T., Heinle M., **Leblanc K.**, Luo Y., O'Brien T., Rivkin R., Doney S., LeQuéré C. and Gruber N. MAREDAT: A global marine plankton biomass database. Third Advances in Marine Ecosystem Modelling Research Symposium (AMEMR III), Plymouth, UK, June 27-30, 2011.
- [9] King A.L., Fu F., Hutchins D.A., Sañudo-Wilhelmy S., and **Leblanc K.** CO₂ availability and phytoplankton trace metal requirements. IMBER meeting, Crete, Grèce. *IMBER newsletter* Issue 16 Dec, 2010.
- [8] Quéguiner B., **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V. and Armand, L. The nature and location of deep biogenic silica maximum (DSM) in the oceans. ASLO, Nice, France, 2009.
- [7] Quéguiner B., **Leblanc K.** and Cornet-Barthaux V. The nature and location of deep biogenic silica maxima (DSM) in the Southern Ocean. Eur-Oceans, Grèce, 2007.
- [6] Quéguiner B., Baklouti M., Carlotti F., Diaz F., Bonnin E., **Leblanc K.** and Tanaka T. Phytoplankton composition and nutrient colimitation processes in aquatic ecosystems – implications for the design of a modelling tool assessing climate change : Eco3M. Hong-Kong University of Science & Technology, International Conference on "Constrasting Marine Ecosystems", Chine, 2006.
- [5] Quéguiner B., Mosseri J., Armand L., **Leblanc K.** and Cornet-Barthaux V. Natural Fe fertilization : biogeochemical cycle of silicon and control of the biological pump – Results from two recent French programs POMME (NE Atlantic) and KEOPS (Southern Ocean, Indian sector). SCOR/IMAGES WG 124 on Analysing the Links Between Present Oceanic Processes and Paleorecords (LINKS), Allemagne, 2006.
- [4] Quéguiner B., **Leblanc K.**, Blain S., Leynaert A. and Mémery L. Control of diatom production by silicic acid availability in the North-east Atlantic frontal zone of mode water formation (16-22° W, 38-45° W) during the 'POMME' program in spring 2001. AGU, Nice, France, 2003.

[3] Blain S., Guieu C., Claustre H., **Leblanc K.**, Moutin T., Quéguiner B. and Sarthou G. Availability of iron for phytoplankton growth in the north-east Atlantic. AGU, Nice, France, 2003.

[2] Quéguiner B., Barber R.T., Blain S., Boyd P.W., Brzezinski M.A., De Baar H., Franck V.M., Hutchins D.A., **Leblanc K.**, Nelson D.M., Sedwick P.N., Timmermans K.R. and Tréguer P. What did we learn about the limitation of the first trophic level during S.O. JGOFS? New concepts of phytoplankton limitation and their relation to particulate matter properties JGOFS Open Science Conference "A Sea of Change: JGOFS Accomplishments and the Future of Ocean Biogeochemistry Washington, USA, 2003.

[1] Blain S., Guieu C., Claustre H., **Leblanc K.**, Moutin T., Newman S., Quéguiner B., Sarthou G. and Tréguer P. Evidence for iron limitation in the North East Atlantic (Azore-Portugal). Challenge of a Changing Earth", IGBP Open Science Conference, Amsterdam, Pays-Bas, 2001.

7.5.2. Posters (14)

7.5.2.1. En premier auteur (5)

[5] **Leblanc K.**, et al. Silicon stocks and fluxes in the Baffin Bay during the 2016 spring bloom. Gordon Conference, Italy, 2019.

[4] **Leblanc K.**, Cornet V., Brunet** C., Quéguiner B. and Rimmelin-Maury P. Si cycle in the Southern Tropical Pacific. ASLO 2017 Aquatic Sciences Meeting, Honolulu, USA, 2017.

[3] **Leblanc K.** and Crombet** Y. Species-specific silicification rates in a longitudinal nutritional gradient in the Mediterranean Sea during the BOUM cruise. Ocean Science meeting AGU Portland, USA. *Eos Trans. AGU*, 91(26), *Ocean Sci. Meet. Suppl.*, Abstract IT15B-03, 2010.

[2] **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V., Armand L., Rush** D. and Quéguiner B. Species-specific silicification rates using a new fluorescent probe (PDMPO) in the Southern Ocean SCOR 50th anniversary meeting, Woods Hole, USA, 2008. Chercheure invitée.

[1] **Leblanc K.**, Quéguiner B., Blain S. and Fiala M. Dynamics of the siliceous components in the frontal zone of the ACC (Antarctic Circumpolar Current) – Bottom-up control and Si/C decoupling processes. US JGOFS 3rd and final Open Science Conference. Washington, USA, 2003.

7.5.2.2. En co-auteur (9)

[9] Doglioli A.M., Grégori G., André J.M., Barrier N., Bellomo L., Berline L., Carlotti F., Cornet-Barthaux V., Costa A., d'Ovidio F., Diaz F., Dugenne M., Estournel C., Grosso O., Helias-Nunige S., **Leblanc K.**, Lefebvre A., Lefevre D., Malengros D., Marsaleix P., Moutin T., Nencioli F., Nerini D., Pairaud I., Petrenko A., Pinazo C., Pulido E., Quéguiner B., Ross O., Rougier G., Schintu-Jacquet S., Taupier-Letage I., Thyssen I., Wagener T., Zakardjian B. OSCAHR Observing Submesoscale Coupling At High Resolution. MERMEX meeting, Marseille, France, 2015.

[8] Quéguiner B., Chifflet S., Jacquet S., **Leblanc K.**, and Tréguer P. Les maximums profonds de silice biogénique: Stratégie adaptative des diatomées face à l'oligotrophisation? Chantier Arctique Français, 2013.

[7] O'Brien C., Vogt M., **Leblanc K.** and Gruber N. Global Patterns in Marine Phytoplankton Diversity. EGU, Vienna, Autriche, 2013.

[6] Lasbleiz** M., Closset* I., Quéguiner B., **Leblanc K.**, Cardinal D. and Navez J. Species-specific contribution of diatoms to Si production in the Fe-fertilized Kerguelen region of the Southern Ocean (KEOPS2). ASLO, New Orleans, USA, 2013.

[5] Quéguiner B., Carlotti F., Blain S., Obernosterer I., Devenon J-L., Zhou M., Doglioli A., Petrenko A., **Leblanc K.**, Christaki U., Diaz F., Pairaud I., Pagano M., Botha D., Pinazo C., Salter I., Vuillemin R., Banaru D., Harmelin-vivien M., Gregori G. and Van Wambeke F. SPECIMED: a multi-year survey program of mediterranean pelagic coastal ecosystems in a context of global change. OSM, Salt Lake City, USA, 2012.

[4] Fripiat* F., **Leblanc K.**, Elskens M., Quéguiner B., Armand L., Cornet-Barthaux V., André L. and Cardinal D. Investigation of the Si-budget in surface waters in the SubAntarctic and Polar Frontal Zone south of Tasmania during the SAZ-sense experiment. EGU, Vienna, Autriche, 2009.

[3] Crombet** Y., **Leblanc K.**, Quéguiner B. and Moutin T. Silicon cycle in the Mediterranean Sea: occurrence of deep Biogenic silica maxima in oligotrophic regions of the Eastern Basin (BIOCOPE & BOUM cruises). ASLO, Nice, France, 2009.

[2] Quéguiner B., **Leblanc K.**, Cornet-Barthaux V. and Armand L. Vertical discontinuities of biogeochemical properties: The nature and location of DSMs (Deep biogenic Silica Maximums) in the Southern Ocean. IMBIZO, Miami, USA, 2008.

[1] Feng Y., Hutchins D.A., Hare C.E., **Leblanc K.**, DiTullio G.R., Wilhelm S.W., Sun J., Rose J.M., Passow U., Nemcek N., Zhang Y., Gueguen C, Benner I. The interactive effects of increased temperature and pCO₂ on the North Atlantic spring bloom phytoplankton community. ASLO Aquatic Science meeting, Santa Fe, USA, 2007.

7.6. Vulgarisation scientifique

[1] Interventions thématiques en mer sur le gréement “la Flaneûse” autour du plancton: collecte, observations, échange avec le public (octobre 2018).

[2] Fête de la science (novembre 2017) - exposition des différents supports pédagogiques créés pour la JPO et démonstrations d'échantillons de plancton au microscope inversé.

[3] Journées portes ouvertes du MIO (septembre 2017) - implication active, créations de différents supports pédagogiques (quizz de la mer, dépliants sur le plancton, carte holographique des courants marins, expériences de vortex...), démonstrations des outils Planktomania (lunettes réalité virtuelle, réalité augmentée, jeu de cartes), démonstrations d'échantillons de plancton au microscope inversé.

[4] Animations régulières d'ateliers de Fresque du Climat (3h) auprès de différents publics.

TROISIEME PARTIE – PERSPECTIVES DE RECHERCHE

1. Rôle de la diversité des diatomées dans les écosystèmes marins et la pompe biologique de carbone

La diversité des diatomées est exceptionnelle, mais est souvent occultée par la nécessité de regrouper toutes ces espèces dans un seul et même groupe fonctionnel dans les modèles. Les organismes planctoniques, dont la plupart ne s’observent qu’au microscope, sont par essence très difficiles à appréhender pour les biogéochimistes marins, à contrario des écosystèmes terrestres plus facilement observables. En faisant des analogies avec des objets mieux connus de nous, on peut comparer leur gamme de taille à l’écart qui existe entre une puce et un éléphant, tandis ce que la diversité génétique entre les deux premières espèces entièrement séquencées (la centrique *Thalassiosira pseudonana* et la pennée *Phaeodactylum tricornutum*) est plus grande que celle qui existe entre l’Homme et les poissons (Bowler et al., 2008). Cette analogie n’est pas triviale et illustre simplement la gageure qui existe à chercher de les représenter par une seule et même boîte noire et une seule et même fonction dans les modèles. **Les principales idées développées ci-dessous tendent toutes fondamentalement à démontrer que l’on ne peut plus considérer les diatomées comme un seul et unique PFT.**

Certains paradigmes concernant les diatomées très prévalents dans la littérature en biogéochimie marine doivent maintenant être dépassés, et je tenterai ici de détailler quelques exemples qui, à mon sens, sont à reconsidérer. Nous avons déjà vu dans l’introduction et dans les résultats que de nombreux organismes autres que les diatomées sont capables de produire de la silice biogène et peuvent, selon l’environnement et selon les profondeurs étudiées représenter une part non négligeable du flux de Si.

Le **premier paradigme** que j’estime à revoir doit être celui de la gamme de **taille** des diatomées. Toujours considérées comme appartenant au microphytoplancton (20-200 μm), elles débordent cependant allègrement de chaque côté de ce spectre. Le plus petit genre connu comme *Minutocellus* a un diamètre qui peut être aussi petit que 1.5 à 2 μm , soit à la limite haute du picophytoplancton. A l’opposé, des cellules du genre *Thalassiothrix* (pennée) peuvent facilement excéder le millimètre de longueur, de même qu’*Ethmodiscus*, une diatomée centrique, dont le diamètre peut atteindre 3 mm (Round et al., 1990).

Cette équation des diatomées à un groupe du microphytoplancton a amené par exemple à généraliser l’usage des pigments diagnostiques (DP) pour quantifier la contribution des classes de taille à la biomasse totale. Cet outil, dérivé du besoin de coller aux classes de taille des modèles biogéochimiques, considère la somme de pigments accessoires caractéristiques de certains groupes clés (Tableau 9), et permet de calculer une proportion de biomasse (BP) relative entre pico, nano et microplancton selon les formules ci-dessous.

Tableau 9 : Tableau repris de (Vidussi et al., 2001) illustrant les principaux pigments diagnostiques utilisés pour caractériser les principales classes de taille du pico-, nano- et microphytoplancton.

Pigments	Abbréviation	Diagnostique taxonomique	Taille
<i>Zeaxanthine</i>	Zea	Cyanobactéries et Prochlorophytes	<2
<i>Chlorophyll b + Divinyl-Chlorophylle b</i>	TChlb	Chlorophycées et Prochlorophytes	<2
<i>19’Hexanoyloxyfucoxanthine</i>	19’HF	Chromophytes et nanoflagellés	2-20
<i>19’Butanoyloxyfucoxanthine</i>	19’BF	Chromophytes et nanoflagellés	2-20
<i>Alloxanthine</i>	Allo	Cryptophytes	2-20
<i>Peridinine</i>	Peri	Dinoflagellés	>20
<i>Fucoxanthine</i>	Fuco	Diatomées	>20

$$DP = Zea + TChlb + Allo + 19'HF + 19'BF + Fuco + Peri$$

$$BP_{\text{micro}} = (Fuco + Peri) / DP$$

$$BP_{\text{nano}} = (Allo + 19'HF + 19'BF) / DP$$

$$BP_{\text{pico}} = (Zea + TChl b) / DP$$

Les diatomées sont ainsi associées aux dinoflagellés (qui souffrent de la même erreur d'attribution de taille, car de très nombreuses espèces se trouvent dans la classe du nanoplancton et d'autres au-delà de 200 µm), et ces deux groupes sont considérés comme diagnostiques de la quantité de microplancton. Comme j'ai pu le montrer grâce aux résultats du programme DEWEX en combinaison avec ceux de Tara-Océans, les diatomées de taille nano-planctoniques peuvent jouer un rôle considérable dans les écosystèmes marins, résultat également démontré dans Arsenieff et al. (2020). Il ne fait nul doute qu'à l'opposé, le rôle des diatomées de très grande taille peut être essentiel mais mal évalué en raison de problèmes d'échantillonnages entre autres.

Il devient évident que l'on ne peut guère plus se contenter d'une seule approche dans l'analyse de la diversité, et que seules différentes approches couplées permettront de mieux caractériser les réseaux trophiques présents dans les systèmes étudiés.

- Les échantillons traditionnels de Niskin fixés au lugol et/ou formol doivent systématiquement être comparés aux échantillons de filet à plancton permettant de mieux échantillonner des micro-couches et zones d'accumulation sur la verticale, ce qui nécessite des développements des techniques de prélèvements.
- Les échantillons doivent être observés à la fois en microscopie optique mais aussi systématiquement en microscopie électronique pour investiguer la classe de taille pico- et nanoplanctonique.
- Les instruments d'imagerie profilants et le développement des outils de reconnaissance automatique du plancton ainsi que les outils OMICS apportent des informations complémentaires et à haute fréquence.

Tout miser sur un seul de ces échantillonnages, outils ou techniques d'analyse, entraîne des biais considérables dans la caractérisation des réseaux trophiques planctoniques. L'expérience de la campagne MOBYDICK m'a également confortée dans **l'incroyable apport des observations à bord**, directement après échantillonnage, **d'organismes vivants non fixés**, permettant d'observer des relations trophiques et des comportements totalement perdus à la fixation et à l'observation décalée de plusieurs mois (au mieux), d'une à deux années (le plus souvent).

Un **deuxième paradigme** clé en biogéochimie marine est largement résumé par le schéma de bifurcation de Legendre & Le Fèvre (1991) qui explicite la répartition du micro- et du nano/picoplancton en fonction d'un gradient d'oligotrophie et les **voies d'export** qui en découlent (Figure 65). Dans ce schéma, le phytoplancton de grande taille (et notamment les diatomées) domine les habitats turbulents et les zones de forts gradients physico-chimiques (ergoclines). Les diatomées sont ainsi considérées comme prédominantes dans la production primaire nouvelle, et aptes à former de larges efflorescences qui sédimentent rapidement. Ces blooms se traduisent par un export important de silice biogène et de POC associé. A l'autre extrémité de ce schéma qui indique un gradient d'oligotrophie croissant de la gauche vers la droite, on trouve l'ultraplancton, défini ici comme inférieur à 5 µm, et qui comprend la boucle

microbienne fonctionnant principalement en production régénérée et résultant en un export accru de DOC ou de DON, mais beaucoup plus faible de POC.

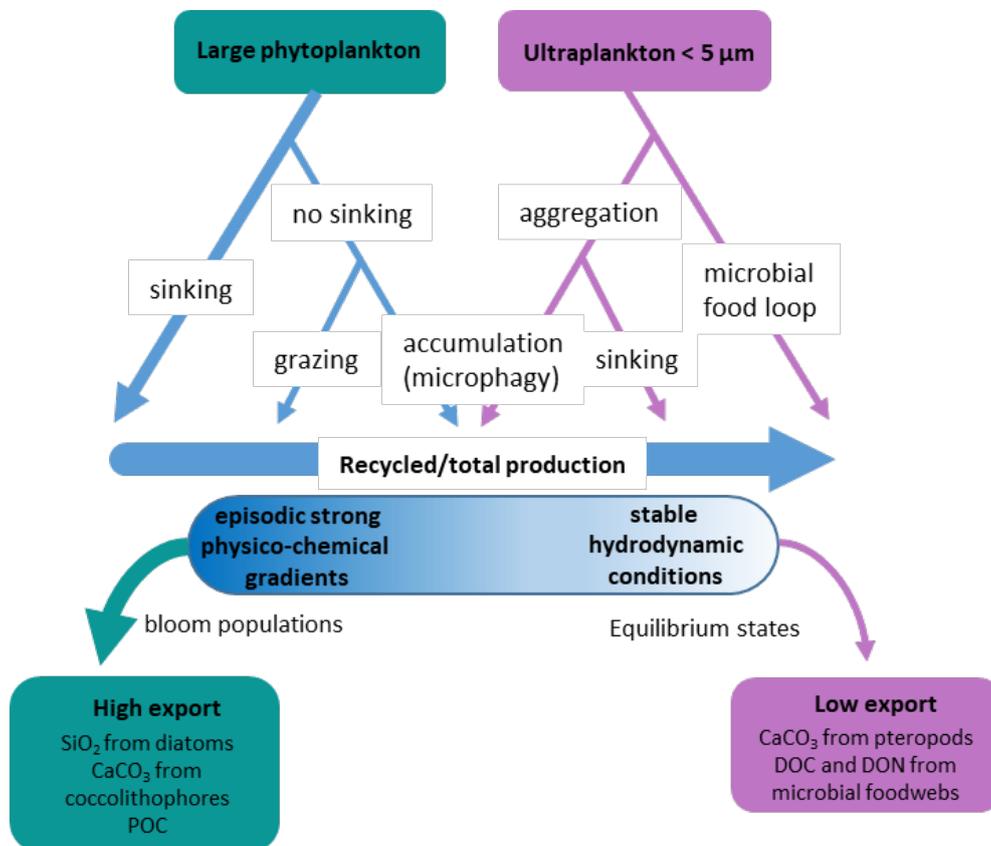


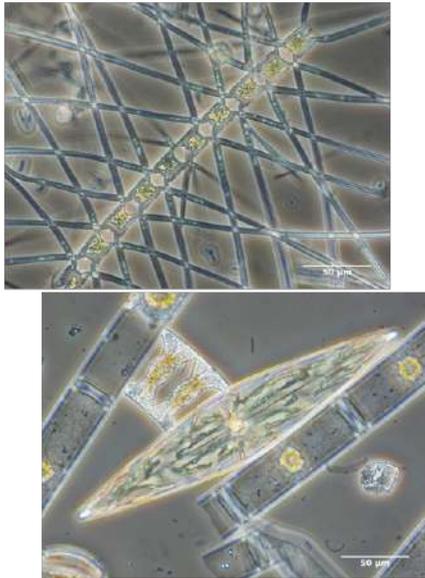
Figure 65 : Schéma de bifurcation de Legendre & Le Fèvre (1991) illustré dans Leblanc (1999).

On constate que ce schéma de bifurcation n'est pas uniquement binaire, mais qu'il décrit également tout un continuum de voies d'export possibles, permettant la reminéralisation du phytoplancton de grande taille dans la couche de surface ou à l'inverse, l'export du picoplancton par agrégation. Cependant, ce type de schéma, qui décrit un cas général de conception des écosystèmes marins, subit des simplifications successives au fil des publications et a souvent été résumé à ses deux extrêmes. Le résultat relativement caricatural souvent relayé dans les introductions des articles scientifiques correspond au final à la simplification suivante (Figure 66) :

- Silicifiants = diatomées = grandes cellules = production nouvelle élevée = fort export.
- Non-silicifiants = boucle microbienne = petites cellules = régimes oligotrophes = faible export.

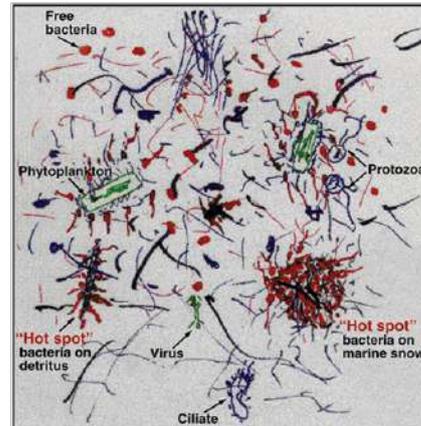
Or comme je l'ai abordé dans la synthèse de mes travaux, on peut remettre en cause pratiquement chacune des égalités de ce schéma binaire et trouver des cas particuliers régionaux ou saisonniers, où celles-ci ne s'appliquent pas.

**Silicifiers = Diatoms = large cells =
productive regimes = high export**



**Non silicifiers = microbial loop = small cells =
oligotrophic regimes = low export**

VS



Azam, 1998

Figure 66 : Simplification binaire du schéma de Legendre & Lefèvre (1991) tel qu'il est souvent repris dans les articles scientifiques.

Cette perception erronée de la classe de taille des diatomées est apparue clairement lors du programme DEWEX, où nous avons étudié l'impact de la convection hivernale profonde en Méditerranée Nord-Occidentale sur la floraison phytoplanctonique printanière et la stœchiométrie des éléments biogènes. Lors des premières analyses microscopiques d'échantillons de surface, nous ne trouvons aucune diatomée, alors que nous avons mesuré des concentrations élevées de silice biogénique, de fucoxanthine et de Chl*a* dans les mêmes échantillons. Nous avons cependant remarqué une très grande abondance de cellules géométriques de très petite taille, analogues en taille aux nanoflagellés (3-5 µm) observés (Figure 67), et que nous avons pu identifier formellement seulement après analyse au microscope électronique à balayage (MEB). Nous étions en présence d'une efflorescence massive du genre *Minidiscus*, avec un mélange de deux espèces indifférenciables en microscopie à lumière transmise, *Minidiscus comicus* et *Minidiscus trioculatus*, dont le diamètre excède à peine les 2 µm (Figure 67).

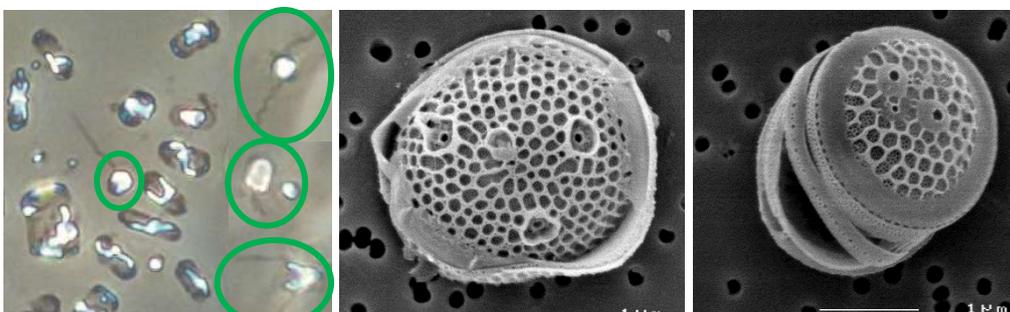


Figure 67 : Gauche, photo en microscopie optique des *Minidiscus* spp. de forme rectangulaire, et à côté d'autres organismes de flagellés nanoplanktoniques (entourés en vert). Centre : photo MEB de *M. comicus*. Droite : photo MEB de *M. trioculatus*. Crédits photos MEB V. Cornet.

Un **troisième paradigme** porte sur description de la succession phytoplanctonique au cours de la saison productive, qui inscrit le schéma de bifurcation non plus seulement dans l'espace mais également dans une succession temporelle, et reproduit là aussi un gradient d'oligotrophie croissant entre le début et la fin du bloom printanier. Il est encore un cas d'école de simplification excessive au cours du temps d'un concept au demeurant tout à fait pertinent, connu sous le nom de **mandala de Margalef** (1978) faisant suite à des travaux publiés en 1967 sur les étapes de succession floristique. Comme le rappellent Kemp & Villareal (2018), gardons à l'esprit que ces travaux sont publiés à une période où les campagnes océanographiques hauturières étaient encore peu fréquentes comparées aux études côtières, et surtout établis sur la base des propres observations de Margalef, dont les zones d'études principales étaient les mers côtières et les rias espagnols, la Méditerranée occidentale et les Caraïbes.

Le schéma original, repris par Kemp & Villareal (2018), montre une séquence floristique partant des diatomées dominant les milieux riches en nutriments et turbulents (en haut à droite du schéma), détaillant au sein des diatomées une succession depuis les petites *Thalassiosira* vers des genres de plus en plus grands (*Chaetoceros*, puis *Rhizosolenia*) au fur et à mesure que l'on progresse le long de la diagonale vers des environnements de plus en plus appauvris et stratifiés pour terminer avec des dinoflagellés à l'autre extrémité du continuum (Figure 68). En termes écologiques, Margalef indique une progression depuis les stratégies « r » (petites cellules à fort taux de croissance provoquant des efflorescences massives) vers des stratégies « k » de plus grande taille et à croissance plus lente.

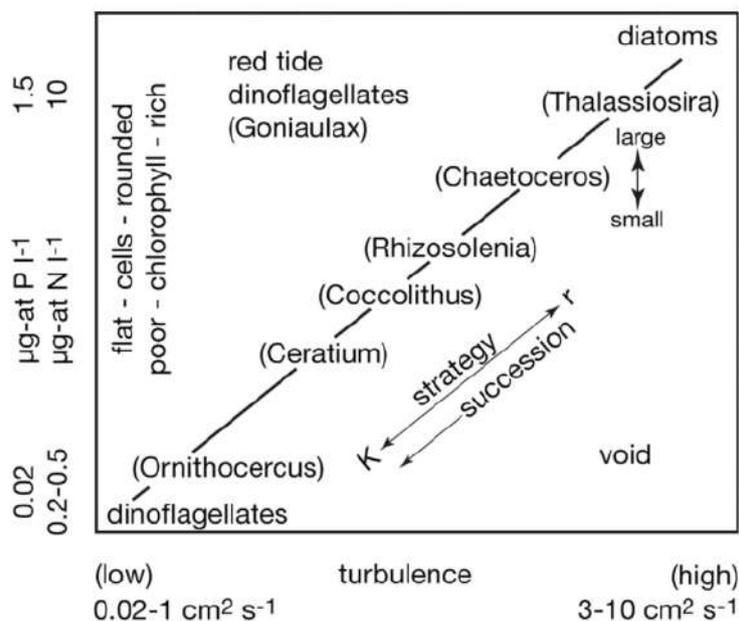


Figure 68 : Schéma original de Margalef (1978).

Guillard & Kilham (1977) ont proposé une réinterprétation des travaux de Margalef de 1958, 1962 et 1967 en ce qui concerne les seules diatomées en détaillant leur succession le long de ce continuum en 3 étapes :

Stade I : Au sortir de l'hiver et dans des conditions de fortes turbulencia y de apports importants en nutriments et quand la pression de broutage par le zooplancton est allégée, se développent en premier les petites diatomées (>10 µm) à forts ratios S/V (~1 µm²/µm³) et à fort taux de croissance atteignant des abondances très élevées (10⁶ à 10⁷ cellules L⁻¹), typiquement des espèces centriques et coloniales, telles que *Thalassiosira* spp., *Skeletonema* spp. ou *Chaetoceros socialis*.

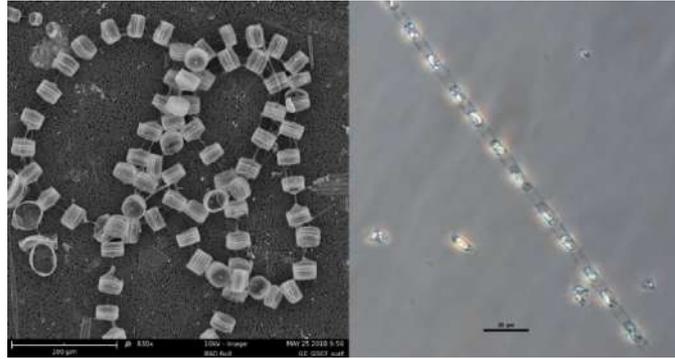


Figure 69 : Illustration d'espèces du stade I.

Stade II : Au fur et à mesure que les nutriments sont consommés, on voit apparaître des genres de tailles intermédiaires, principalement des *Chaetoceros*, dont le rapport S/V tend à diminuer ($0.2-0.5 \mu\text{m}^2/\mu\text{m}^3$). A cette période la richesse spécifique est élevée, et apparaissent d'autres genres tels que *Bacteriastrum*, *Corethron* ou *Rhizosolenia*. Les abondances sont généralement plus basses qu'au stade I (10^4 à 10^5 cellules L^{-1}). Les diatomées ont alors souvent de longues soies rigides et forment de longues chaînes.

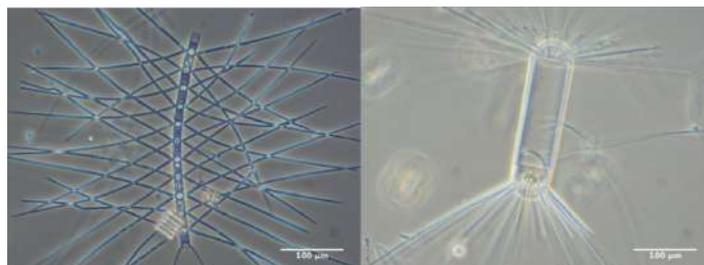


Figure 70 : Illustration d'espèces du stade 2.

Stade III : L'appauvrissement croissant en éléments nutritifs entraîne la sédimentation sous forme de spores de repos de nombreuses espèces, et de moins en moins de diatomées sont présentes dans la colonne d'eau ($<10^4$ cellules L^{-1}). Celles-ci sont principalement à faible taux de croissance et ont un rapport S/V généralement très faible. On retrouve à ce stade de grandes *Rhizosolenia*, parfois en symbiose avec des diazotrophes notamment dans les milieux très limités en N, comme *Hemiaulus hauckii*, *Mastogloia* sp. ...



Figure 71 : Illustrations d'espèces du stade 3.

Dans cette synthèse récente, Kemp & Villareal (2018) ont recensé sur ces 15 dernières années, une augmentation plus rapide du nombre de citations du papier séminal de Margalef (1978), notamment par les partisans du schéma de bifurcation, expliquant que les diatomées dominent en milieux turbulents et riches en nutriments (HT-HN pour High Turbulence-High Nutrient) auxquelles succèdent d'autres groupes dans les milieux oligotrophes et stratifiés. Or, le mandala initial de Margalef de même que les stades de succession de Guillard et Kilham qui s'en sont inspiré, ne réduisent absolument pas la présence des diatomées aux seuls environnements turbulents et riches en nutriments, mais plutôt comme un continuum avec des successions spécifiques vers des espèces présentant des adaptations particulières aux milieux oligotrophes stratifiés. Ceci est très net dans les régions tropicales et sub-tropicales où les diatomées peuvent être abondantes plus en profondeur, en associations fréquentes avec les diazotrophes. Leurs capacités de régulation de leur flottabilité leur permettent de naviguer entre couche éclairée pour la photosynthèse et la base de la pycnocline pour les nutriments. Les travaux de Brzezinski & Nelson ont également démontré la contribution relative disproportionnée des diatomées à l'export en zones oligotrophes par rapport à leur contribution dans la couche de surface, ce qui a profondément modifié notre vision du rôle joué par les diatomées dans les grandes gyres océaniques oligotrophes notamment. Un autre exemple de divergence par rapport à cette succession provient d'une étude menée dans l'upwelling du Benguela au sud-est de l'Afrique du Sud (comm. Pers. D. Thibaut), où l'on trouve dans les 30 premiers mètres de l'upwelling la co-existence en abondances toutes aussi massives de *Coscinodiscus gigas*, une centrique géante de 300-800 μm de diamètre et de petites chaînes de *Skeletonema* sp. et *Thalassiosira* sp. (<20 μm), ce qui questionne sur les niches écologiques d'espèces aussi éloignées en taille et biovolume.

La Figure 72 reprend la figure modifiée proposée par Kudela et al. (2010) dans un papier publié dans la revue PNAS. On remarque une première simplification qui regroupe l'ensemble des genres préalablement détaillés le long du continuum turbulence/nutriments dans un seul PFT « diatomées » occupant une seule niche écologique confinée à l'extrémité droite du graphique et une seule stratégie de croissance (« r ») - de même d'ailleurs que les différents genres de dinoflagellés sont devenus un seul PFT à l'extrême opposé. **On perd immédiatement la notion de plasticité du groupe des diatomées et de leur capacité à croître le long du continuum.**

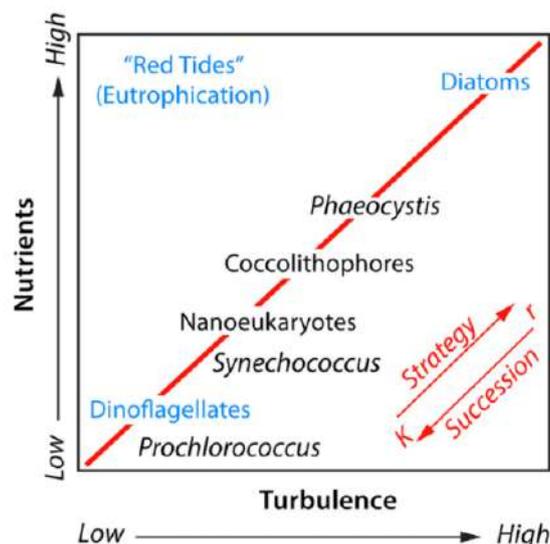


Figure 72 : Mandala de Margalef tel qu'il est repris dans Kudela (2010).

Il est tout à fait compréhensible de chercher à réduire l'imposante diversité des diatomées à une grandeur manipulable dans les modèles biogéochimiques d'emprises régionale ou globale, mais comme on le voit dans cette autre version du mandala de Margalef, version modélisateur (Figure 73), on véhicule ce faisant une représentation partiellement biaisée des écosystèmes marins. Il n'est dès lors pas étonnant que l'ensemble des modèles biogéochimiques basés sur une modélisation des diatomées en un seul PFT ayant ces caractéristiques et simulant le changement climatique par une stratification et une oligotrophisation croissante des océans, prédisent en effet une diminution de la contribution des diatomées d'ici 2100 (de -10 à -60 %) et en conséquence une baisse de l'intensité de la pompe biologique (Bopp et al., 2005 ; Steinacher et al., 2010 ; Laufkötter et al., 2016).

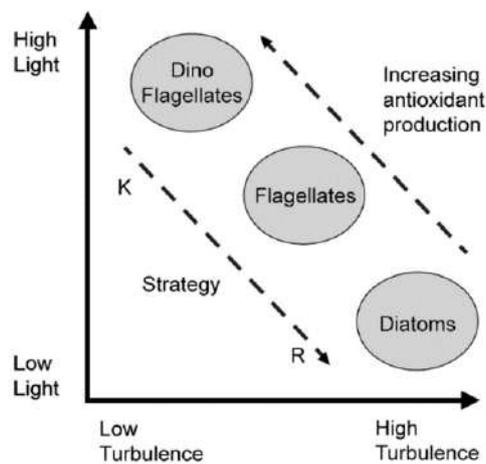


Figure 73 : Le mandala de Margalef, version 'modélisateur', repris dans Allen & Polimene (2011).

La simplification ne s'arrête pas là, et ce modèle à deux axes semble tellement bien convenir à la représentation conceptuelle du plancton marin, que de nouvelles variantes ont été proposées par Falkowski et al. (2004), Katz et al. (2004) et Tozzi et al. (2004). Dans la Figure 74, Katz et al. (2004) se risquent à une extrapolation du graphique à l'évolution des groupes planctoniques à l'échelle géologique entre la Pangea et l'ouverture actuelle des cinq continents. Ceci amène ces auteurs à proposer la dominance des coccolithophoridés et des dinoflagellés sur les diatomées à la période relativement chaude et stratifiée du Crétacé et Falkowski et al. (2004) à postuler que la vaste majorité des espèces diatomées de l'âge du Crétacé seraient actuellement éteintes, ce que contestent Kemp & Villareal (2018) dans leur revue.

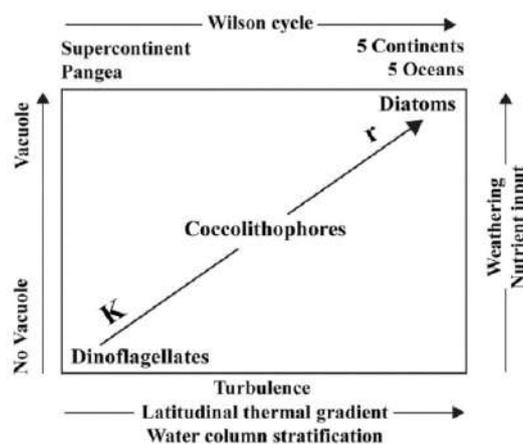


Figure 74 : Extension du mandala aux temps géologiques repris dans (Katz et al., 2004).

Si l'apport de la vision de Margalef, remplaçant différents groupes planctoniques le long d'un gradient d'énergie et dans un espace à deux dimensions (turbulence/nutriments) est incontestable, il convient de ne plus rester figé sur ce modèle et d'en arrêter les simplifications excessives. **On ne peut plus considérer les diatomées comme un seul PFT en occultant leur diversité fonctionnelle et spécifique unique et leur adaptabilité à tous les environnements.** Limiter conceptuellement l'habitat des diatomées aux zones océaniques riches et turbulentes a des conséquences importantes, notamment sur les sorties de modèles et les prédictions de l'évolution du climat. Les diatomées de par leur exceptionnelle adaptabilité ont en effet colonisé tous les environnements, on les trouve dans les eaux d'égout des villes, sur les plumes des oiseaux de mer, sur les poils des paresseux dans les forêts tropicales, dans la glace de mer à -2°C et jusqu'aux zones les plus chaudes (+70°C) dans les sources hydrothermales du désert de Lut en Iran. Dans les gyres océaniques subtropicaux, on a observé des phénomènes de migrations verticales intenses sur plusieurs dizaines de mètre par jour (migration des mattes de *Rhizosolenia* à flottabilité positive) et le contrôle de la flottabilité via notamment le contrôle des échanges d'ions (Woods & Villareal, 2008), de la composition de soluté organique (Boyd & Gradmann, 2002) et possiblement du transport d'eau (Raven & Doblin, 2014). On sait que le relargage de TEP peut amener à une flottabilité positive et conduire à des vitesses d'ascension non négligeables différenciées en fonction des espèces (Acuña et al., 2010), de même que la production d'auxospores à flottabilité fortement positive (3 m j⁻¹) juste après la phase de reproduction sexuée (Waite & Harrison, 1992). **Il apparaît clairement que les diatomées contrôlent leur flottabilité *in situ*, et ne peuvent être considérées comme des particules à vitesse de sédimentation seulement unidirectionnelle**, notamment pendant les conditions favorables de croissance permettant le développement des blooms printaniers (Acuña et al., 2010). Une étude récente a démontré la capacité de certaines grandes diatomées à osciller entre des vitesses de sédimentation très rapides et des arrêts quasi-complets dans la colonne d'eau, ce qui faciliterait l'assimilation des nutriments et l'adaptation à des variations de concentrations (Gemmell et al., 2016). Si la régulation de la flottabilité apparaît comme un mécanisme répandu, il apparaît que la turbulence n'est pas forcément nécessaire pour maintenir les espèces non motiles du phytoplancton dans la couche euphotique.

Enfin, à force de confiner les diatomées à l'extrémité du continuum du mandala de Margalef, on a fini par occulter le fait qu'elles ne nécessitent pas de fortes concentrations de nutriments en surface pour former des efflorescences car :

- Elles peuvent se développer au niveau du DCM ou former des micro-couches persistantes dans la colonne d'eau
- Elles peuvent se développer en milieu très stratifié à faible turbulence et appauvri en sels nutritifs (cas des blooms à la station HOT et ALOHA (Brzezinski et al., 2011).
- Elles peuvent contrôler leur flottabilité et migrer entre la nutricline et la couche plus éclairée
- Elles peuvent s'associer aux diazotrophes pour bénéficier d'un apport d'azote nouveau ou bénéficier du relargage indirect d'azote par les diazotrophes dans le milieu
- Elles peuvent maintenir des taux de croissance élevés à de très faibles concentrations nutritives (exemple dans le Pacifique tropical, où Krause et al. (2012) ont mesuré le plus faible K_s jamais mesuré pour l'absorption de Si (0.34 μM Si) pour un assemblage dominé par *Mastogloia woodiana*, typique de cet écosystème).
- Leur capacité de stockage des nutriments leur confère un avantage certain lors d'épisodes ponctuels de turbulence (tempêtes, tourbillons ou zones frontales, convection profonde)

Les diatomées se développent donc le long du continuum sur l'axe r-K, et ce parfois au sein de la même espèce, qui peut subsister à faible taux de croissance (k) dans l'environnement, puis se diviser extrêmement rapidement (r) lors du passage d'une perturbation de la couche de mélange. On sait désormais que des grandes diatomées à stratégie de croissance k telles que *Rhizosolenia* et *Hemiaulus* forment des blooms massifs en milieu oligotrophe au passage de perturbations. La diversité des diatomées semble ainsi mieux représentée par un continuum de stratégies, que par un modèle binaire r/K (Kemp & Villareal, 2018).

Une autre représentation conceptuelle que j'aborderai ici concerne **le destin des diatomées dans le réseau trophique et notamment l'identité de leurs prédateurs**. Que ce soit dans les modèles biogéochimiques ou les schémas conceptuels de réseaux trophiques, les diatomées restent très largement représentées comme étant une des proies privilégiées du méso-zooplancton (les copépodes notamment) à l'exclusion de tout autre groupe. Cela est par exemple illustré dans Nakajima et al. (2017) (Figure 75), indiquant un classique continuum de taille dans les relations proies-prédateurs, sur le mode « plus petit est mangé par plus grand que soi ». Or on sait, et depuis longtemps également, que les diatomées ont un ensemble très varié de prédateurs, et que ceux-ci sont plutôt dominés par les dinoflagellés et autres microzooplancton, de même taille, voire plus petits qu'elles (Sherr & Sherr, 2007). On ne peut dès lors plus résumer la voie d'export des diatomées aux seules pelotes fécales de copépodes et on observe de nombreux autres processus, qui peuvent amener à une reminéralisation partielle ou complète dans la couche euphotique : la lyse virale, l'attaque bactérienne, l'attaque par d'autres parasites comme les chitrides, le broutage par du nano- et du microplancton (dinoflagellés, ciliés, tintinnides, Rhizaria) (Figure 76).

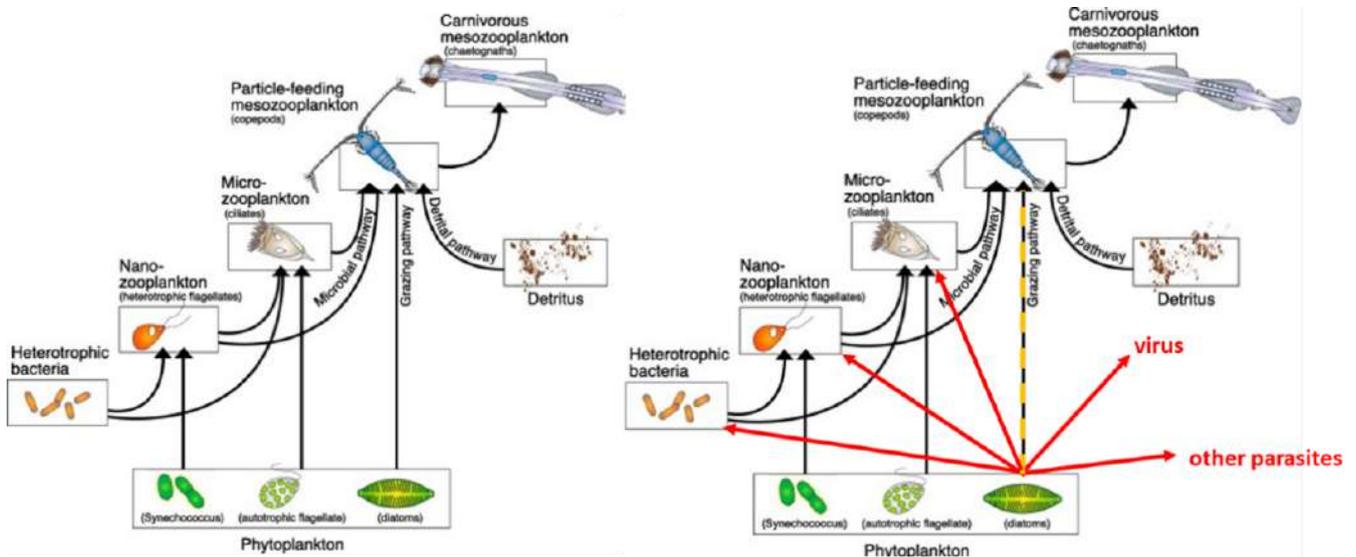


Figure 75 : Gauche : schéma de prédation des principaux groupes de phytoplancton dans Nakajima et al. (2017), droite : liens de prédation manquants à réactualiser.

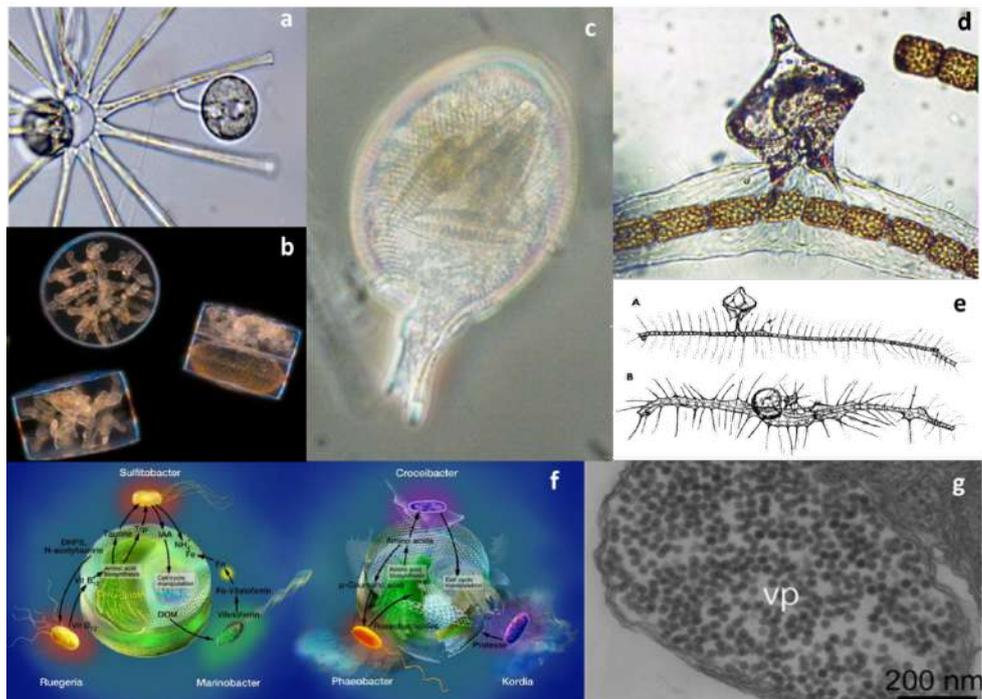


Figure 76 : Quelques exemples de prédateurs de diatomées autres que le méso-zooplancton. a. Chitrides attaquant une chaîne d'*Asterionellopsis* et b. des cellules de *Coscinodiscus*. c. un Phaeodaire (*Rhizaria siliceux*) ingérant plusieurs cellules de *Fragilariopsis kerguelensis* à peine plus petites que lui. d.e. illustrations d'attaque de dinoflagellés tels que *Protoperidinium* par « pallium feeding » sur des chaînes de *Lauderia* et de *Chaetoceros* plusieurs fois plus grandes que lui et malgré leurs longues soies. f. différents types d'attaque bactérienne. g. infection virale d'une diatomée en coupe TEM (vp : viral particles).

Il est clair que la quantité de silice et de carbone exportée hors de la couche euphotique sera différente en fonction de la diversité de leurs prédateurs ; de même que selon les modes de mortalité. Des quantités variables de Si et de C seront exportées dans le cas de cellules sénescents sédimentant passivement, de cellules infectées par des virus ou parasitées, ingérées par des dinoflagellés ou encore par des copépodes et relarguées dans des pelotes fécales (Figure 77).

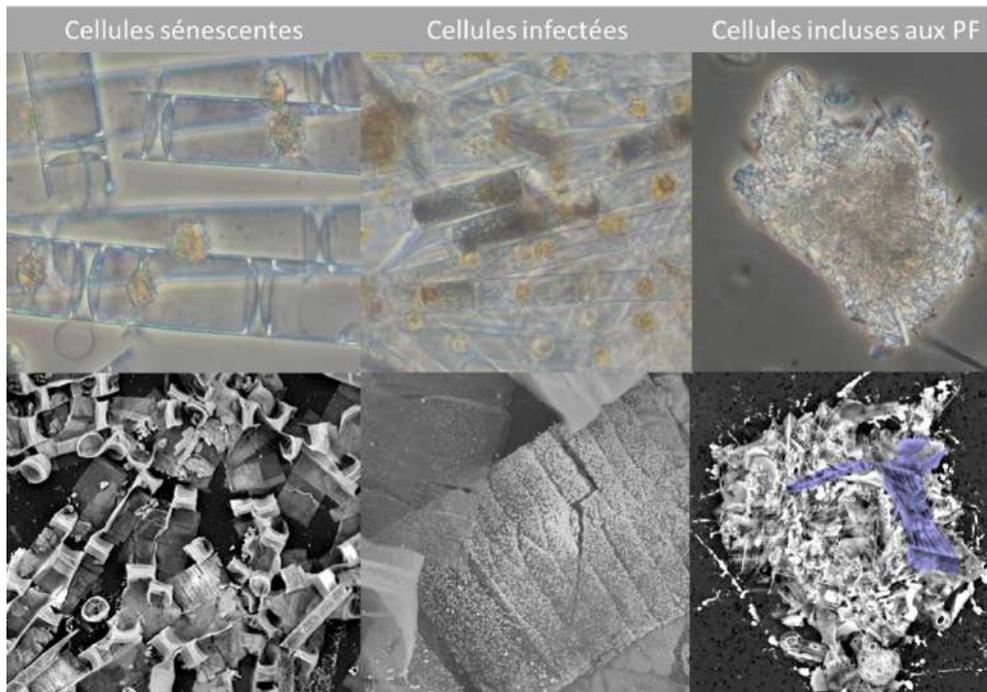


Figure 77 : Différents modes de mortalité illustrés pour la même espèce de diatomée (*Corethron inerme*) pendant la campagne MOBYDICK, donnant lieu à différentes efficacités d'export de Si et C. A gauche : cellules vides sénescentes, au milieu : cellules infectées par des parasites *Syndiniales*, à droite : cellules incluses à des pelotes fécales de meso-zooplancton.

Outre le fait que les prédateurs des diatomées ne sont plus uniquement à classer dans le groupe du méso-zooplancton, de nombreuses études tendent à montrer la tendance des diatomées à sédimenter passivement sous la forme de cellules isolées (ou d'agrégats), et non pas seulement sous forme de pelotes fécales (Agusti et al., 2015 ; Pedrosa-Pàmies et al., 2016). On considère également que les stades de vie des diatomées et leur capacité à former des spores de résistances plus silicifiées et plus riches en C, de même que des spores sexuées (auxospores) entraîne des flux d'export différenciés en fonction des écosystèmes. Les cellules végétatives faiblement silicifiées n'auront pas les mêmes capacités d'export en Si et C que des cellules de repos ou des spores de résistance. Une des seules études qui existent sur le sujet montre une vitesse de chute 5 à 35 fois supérieure pour les spores de *Chaetoceros pseudocurvisetus* par rapport aux cellules végétatives, du fait d'un contenu en C et Si deux et quatre fois supérieurs respectivement (Kuwata et al., 1993). Un exemple est fourni ici avec 3 formes distinctes de cellules d'une même espèce, *Odontella weissflogii*, échantillonnées au cours de la campagne MOBYDICK. Si la différence est plus difficilement observable en microscopie optique, on note que le degré de silicification du frustule plus visible au MEB, augmente très nettement entre la cellule végétative, la cellule de repos et la spore de repos avec une réduction progressive de la taille des pores du frustule (Figure 78).

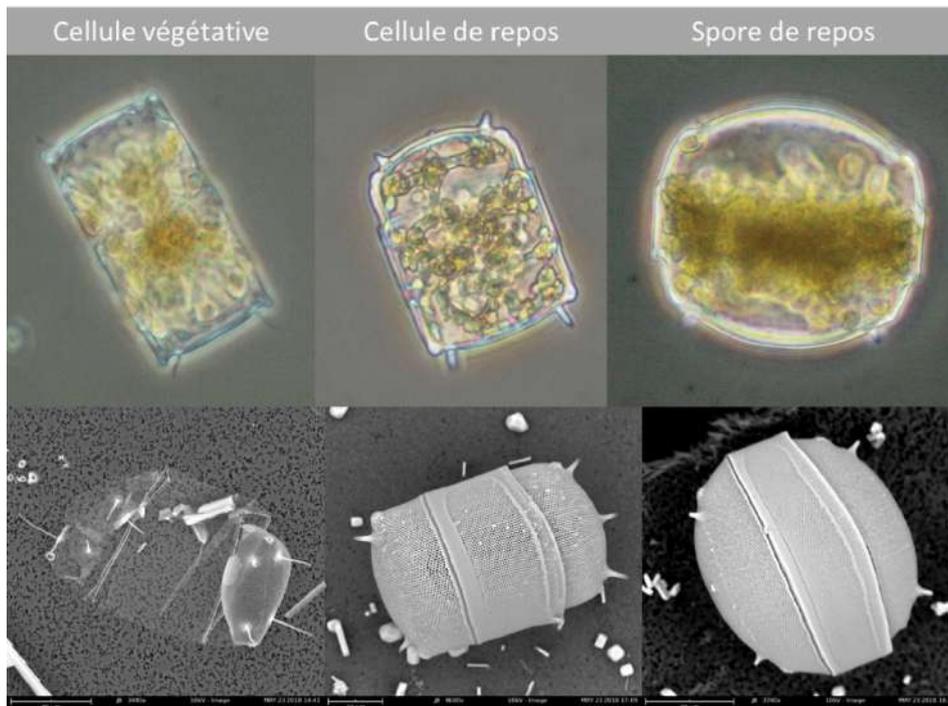


Figure 78 : Illustrations de l'augmentation du degré de silicification d'*Odontella weissflogii* en fonction du stade de vie (cellule végétative, cellule de repos ou spore de repos), photos issues de la campagne MOBYDICK (crédits : K. Leblanc).

Questions scientifiques principales :

Sur la base de ces dernières réflexions, mes perspectives de recherche s'orientent autour de trois grandes questions de recherche et s'appuient sur de nouvelles approches techniques.

Q1. Quel est le rôle de la diversité des diatomées, de leur état physiologique, et de leur mode de mortalité sur la pompe biologique de carbone ?

Q2. Comment peut-on affiner les calculs de biomasse des diatomées (en Si et en C) à l'échelle spécifique dans les assemblages naturels ?

Q.3 Peut-on relier certaines typologies d'assemblages planctoniques (siliceux notamment) à l'aide des outils d'imagerie haut débit, microscopie et *omics* avec l'intensité de l'export de C particulaire en milieu mésopélagique ?

2. Développements méthodologiques

2.1. Nouvel outil de collecte des particules pour l'étude de la pompe biologique

Le deepnet : Cet outil est en cours de développement depuis 2019, grâce à l'aide de la DT INSU à Brest (Cédric Brachet) (Figure 79).

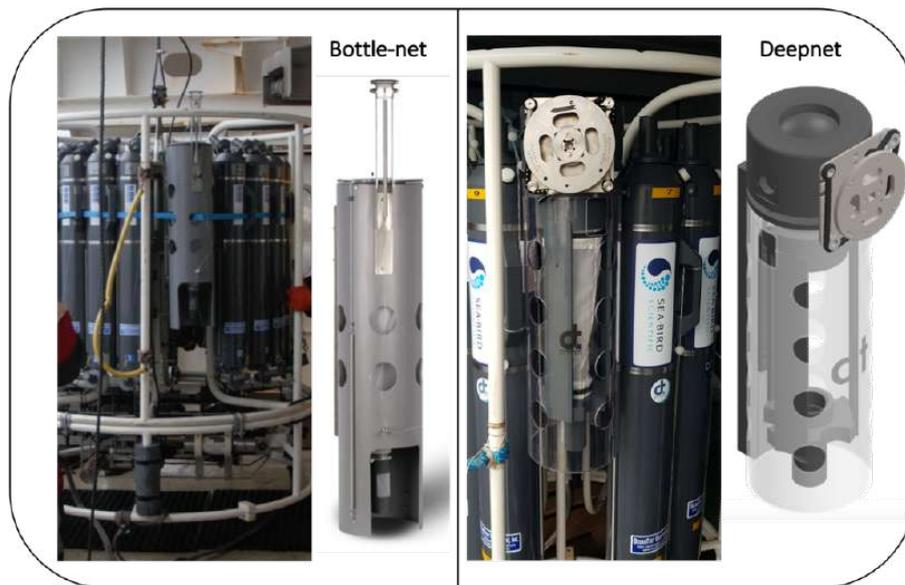


Figure 79 : Photos illustrant le Bottle-net à gauche et le Deepnet à droite.

Suite au déploiement du Bottle-net au cours de la campagne MOBYDICK en 2018, j'ai pu constater certains défauts de conception qu'il m'a semblé important de revoir pour exploiter au mieux cet outil qui permet d'investiguer la nature des particules en milieu profond. Avec l'aide de Cédric Brachet, j'ai réécrit un cahier des charges qui a conduit à une refonte du prototype, avec un nouveau système de fermeture réellement étanche, un corps plus compact et une mise en œuvre simplifiée. Un premier prototype a été construit et déployé et a montré ses bonnes performances, mais reçoit encore quelques modifications avant finalisation. En tout 6 prototypes seront construits par la DT dans les prochains mois, sur ma demande et celle des collègues de Brest, pour permettre le déploiement sur plusieurs projets à venir dès 2023. Le système permettra de caractériser finement la nature des particules en cours de transit dans la zone mésopélagique et permet également de collecter des organismes vivant dans cette zone comme par exemple des Rhizaria.

2.2. Nouveaux outils de caractérisation de la diversité du plancton pour l'étude de la pompe biologique

2.2.1. Améliorations des outils d'imagerie et d'analyse élémentaire en microscopie

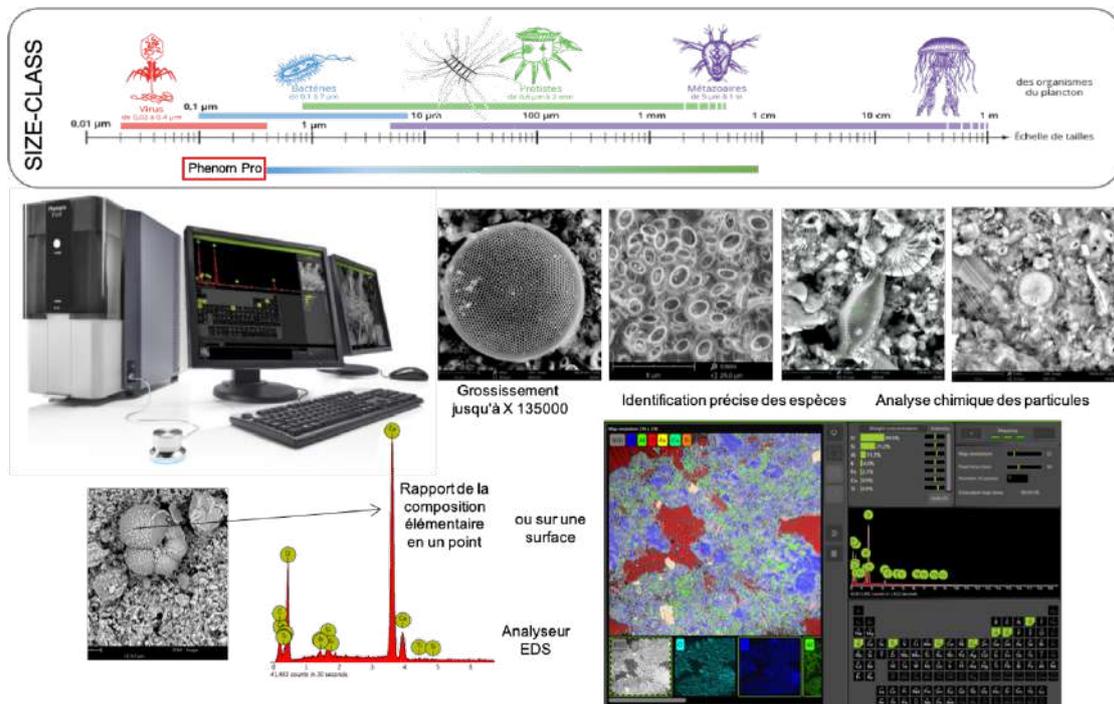


Figure 80 : Illustration du Phenom Pro, des gammes de taille du plancton qui peuvent être imagées, et de la sonde élémentaire EDS.

Le Phenom + application Diatoscope (détection par CNN et scan automatique des diatomées) **+ analyseur élémentaire SDS** : Le Phenom est un microscope électronique de paillasse ultra compact de nouvelle génération, ne nécessitant aucune infrastructure lourde (salle climatisée, apports en gaz) et est désormais accessible pour une enveloppe comprise entre 80 et 100 Keuros. Il est par ailleurs embarquable et permettra d'obtenir des images à bord des navires au plus près de l'échantillonnage. Je fais des demandes de financement depuis plus de 5 ans sans succès, mais il semble que le Phenom soit enfin (?) acquis sur un CPER obtenu par le MIO pour 2023. L'intérêt de l'instrument est de permettre l'imagerie haut débit en MEB, pour la reconnaissance fine des espèces, qui n'est pas toujours possible avec les automates imageurs tels que le Flowcam ou le Planktoscope, qui ne permettent d'affiner que les grands groupes et les principaux genres. Le MEB permet d'évaluer le degré de silicification des frustules, comporte une sonde EDS pour l'analyse élémentaire en tout point de l'image (Figure 80). Des évolutions récentes, ont permis d'intégrer une interface logicielle basée sur les réseaux de neurones permettant la détection et le scan automatique des diatomées. Cette application initialement développée en Asie à des fins de médecine légale (identification des diatomées dans les tissus des personnes noyées, Yu et al. (2020)) est en cours d'adaptation par les fournisseurs pour correspondre à nos besoins de recherche. Il sera donc possible de lancer des scans automatiques sur des filtres durant la nuit pour obtenir les images de toutes les diatomées présentes sur un filtre.

Cet outil permettra une nette amélioration des observations du rôle de la morphologie et du degré de silicification des diatomées dans l'intensité du flux d'export de C et de Si, en permettant l'imagerie haut débit en MEB. L'accès aux MEB dans des plateformes techniques de microscopie est largement freiné par les plannings de demande chargés, par le coût d'entrée

pour leur utilisation ainsi que par la nécessité d'avoir un ingénieur qualifié sur la machine pour l'utiliser. Le Phenom, avec son interface minimaliste, permet de former toute personne à son utilisation en moins de 10 minutes et de pouvoir travailler en autonomie ensuite. A l'heure actuelle il n'existe à ma connaissance qu'un seul autre exemplaire du Phenom dans des laboratoires d'océanographie à la Station Biologique de Roscoff, où je me suis rendue 2 fois une semaine pour traiter les échantillons de MOBYDICK et TONGA respectivement. Le point bloquant de l'usage des MEB classiques est le temps d'acquisition des images, très long, ce qui permettait de l'illustration mais rarement un scan sur l'ensemble de l'échantillon. Grâce aux photos MEB, plusieurs résultats marquants ont pu être révélés sur deux projets (contenu des mini-pelotes de *Phaeodaria* et autres pelotes fécales (Figure 81), espèces ingérées, présence de cendres volcaniques (Figure 48), potentiellement 3 nouvelles espèces siliceuses non décrites...). Cet outil sera donc un outil de choix pour les prochaines campagnes embarquées (pour peu que son acquisition soit enfin réalisée).

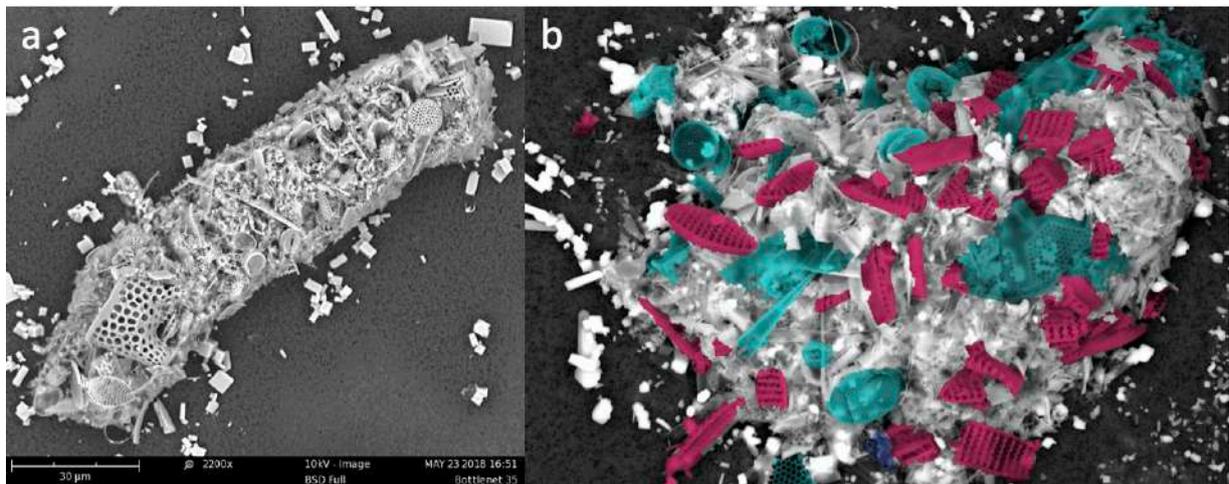


Figure 81 : Images Phenom de pelotes fécales dont les restes de diatomées et d'autres biominéralisateurs comme les coccolithophoridés sont identifiables jusqu'à l'espèce. A droite *F. kerguelensis* en violet et diatomées centriques en bleu dans une pelote fécale.

2.2.2. Capteurs imageurs et reconnaissance automatique du plancton

Le Planktoscope : ce nouvel outil est le résultat d'une conception par la communauté scientifique d'un automate imageur du plancton sur un système Raspberry Pi, des logiciels libres et du « open-hardware » (Figure 82). Les plans de montage sont librement partagés et permettent une réplification pour un montant très modeste (1000 euros en auto-construction) par rapport à un FLOWCAM dont le prix d'entrée est de 80 Keuros. J'ai acquis début 2022 un modèle amélioré en terme optique du Planktoscope grâce au développements apportés par F. Lombard (LOV) et T. Pollina (Stanford University). Comme il est visible sur la Figure 82, les vignettes de microplancton sont d'une qualité désormais équivalente aux appareils du marché beaucoup plus onéreux et cette nette diminution du coût d'entrée de ce type d'imageurs devrait permettre sa généralisation. L'obtention en grande quantité de vignettes entraînera in fine le développement des méthodes de reconnaissance automatique via les CNN. Cette évolution vers les outils imageurs fera pleinement partie de mes outils de recherche au cours des prochaines années.

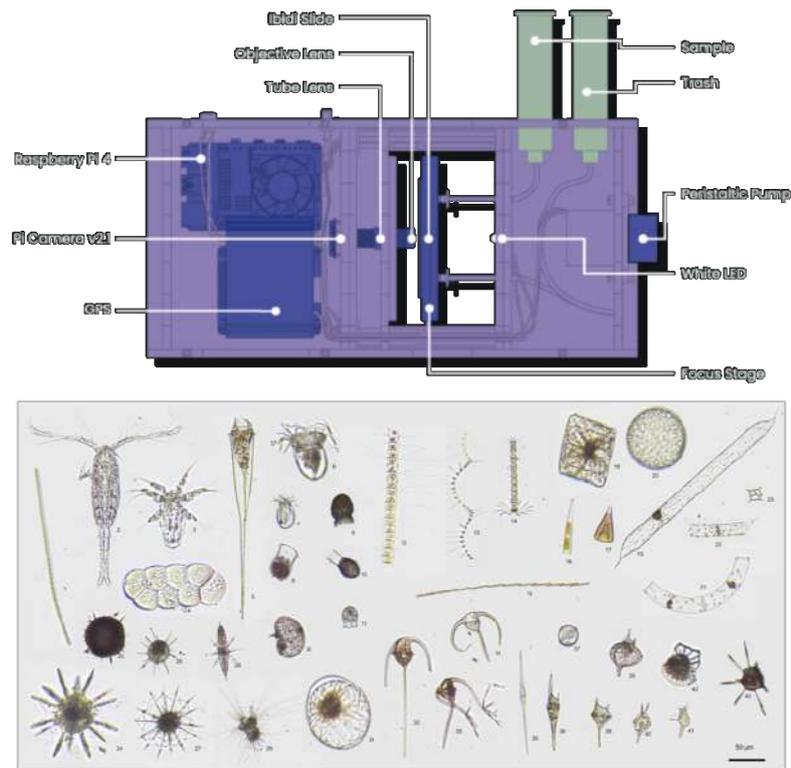


Figure 82 : en haut différents montages proposés du Planktoscope, en bas vignettes de microplankton imagées.

3. Projets sur les 5 ans à venir

Les trois principaux programmes de recherche pendant lesquels j'étudierai en détails les 3 questions scientifiques ci-dessus pendant ces 5 prochaines années sont financés et sont le programme APERO (Atlantique Nord), POLARPOD (Océan Austral) et BIOSWOT (Méditerranée).

3.1. APERO

(Assessing marine biogenic matter Production, Export and Remineralization : from the surface to the dark Ocean). PI : L. Mémerly (LEMAR)/C.Tamburini (MIO)/L.Guidi (LOV).

Ce projet a obtenu un financement d'1 Meuros à l'ANR et de 150 Keuros à CS CYBER après 5 ans de resoumissions aux différents AO et la campagne prévue sur deux navires en simultanée aura lieu en juin-juillet 2023 en Atlantique Nord. Ce projet est parti de l'initiative américaine EXPORTS (Siegel et al., 2016) qui visait à fédérer des études conduites en Atlantique et dans le Pacifique pour améliorer la compréhension des mécanismes d'export de C hors de la couche de surface et quantifier les différentes voies d'export détaillées récemment identifiées comme ayant un rôle majeur dans la pompe biologique (Figure 83). Ces processus ne sont habituellement pas quantifiés simultanément, ce qui sera l'objet d'APER0, en s'appuyant sur différents WP détaillés dans la Figure 84.

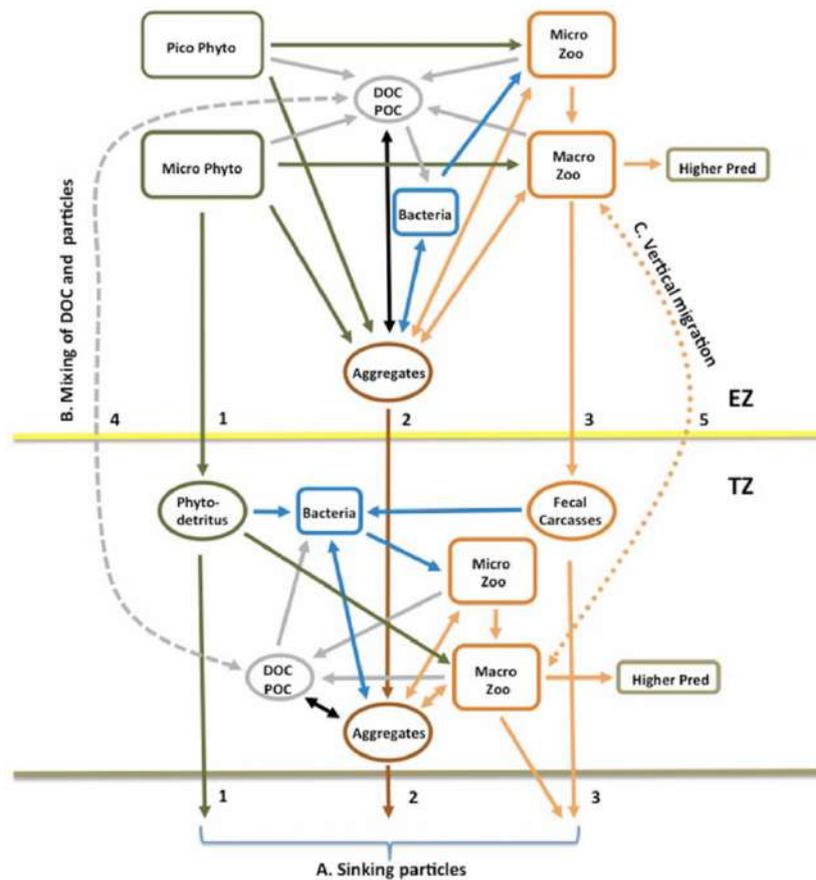


Figure 83 : Illustration des différentes voies d'export (de la couche de surface à la couche aphotique), et de Transfert (vers le mésopélagique). D'après Siegel et al., (2016).

Le destin des particules dans la colonne d'eau dépend en effet de dynamiques internes (transformations abiotiques/biotiques en termes de morphologie et de composition), de l'activité des procaryotes en zone aphotique, source de CO₂, du transfert de C lié au métabolisme du zooplancton et de la prédation lors des migrations verticales nyctémérales, ainsi que du rôle des pathogènes, virus, champignons, bactéries dans la lyse cellulaire du phytoplancton et la terminaison des blooms. Tous ces processus feront l'objet d'étude poussées pendant le programme APERO, en utilisant les nouveaux outils à disposition tels que l'imagerie haut-débit et le séquençage. J'ai pris la responsabilité du WP3 dans ce programme avec Urania Christaki (LOG, Wimereux) pour étudier en détails les caractéristiques des communautés planctoniques de surface (production, stock, partition des biomasses C dans les principaux groupes, typologie de communautés, relations trophiques) et relier les observations de surface au flux en profondeur de particules. Je déploierai notamment au cours de ce programme le Deepnet, ce qui permettra de répéter et d'améliorer les observations de MOBYDICK sur la nature des particules de petites tailles en cours de sédimentation. Cet outil viendra compléter le panel d'engins de collecte (lignes dérivantes de gel traps, pièges à particules, UVP etc...) dédié à quantifier l'export de particules et améliorer leurs descripteurs (composition chimique, forme, densité et porosité des agrégats, contenus en biominéraux, présence/absence de spores de repos etc...).

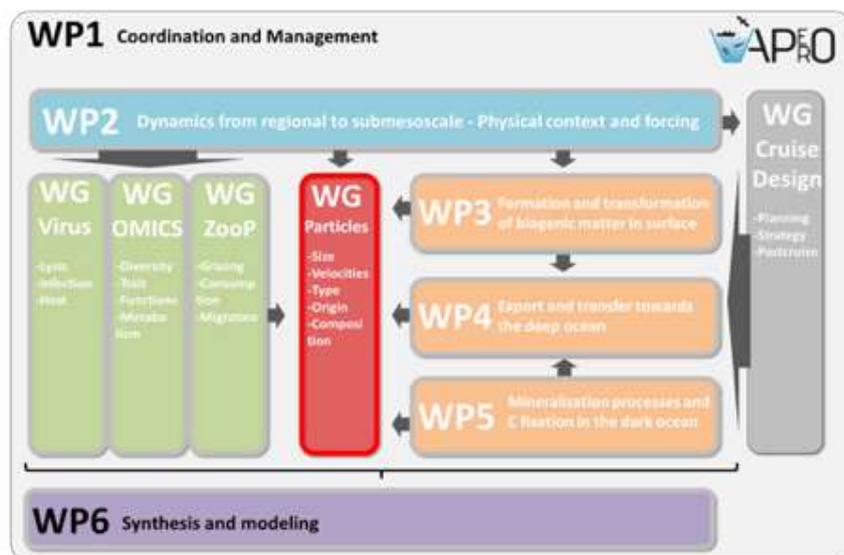


Figure 84 : Schéma organisationnel du projet APERO et liens entre les WP.

Au-delà de la coordination du WP3, je m'intéresserai spécifiquement aux organismes siliceux dont les diatomées, mais aussi les Rhizaria en collaboration avec le groupe 'silice' du projet (A. Leynaert, B. Moriceau, T. Biard, F. Not etc...). Je participerai en tant qu'embarquante sur le navire de processus (Pourquoi Pas) en juin-juillet 2023.

3.2. POLARPOD

La participation au projet Polarpod, conçu et imaginé par Jean-Louis Etienne, inspiré par le navire américain FLIP basé à la SCRIPPS, m'a été proposée en 2015. J'ai été enthousiasmée dès le départ par cette opportunité unique d'échantillonner en continu tout autour du continent Antarctique les communautés planctoniques et les paramètres physiques et biogéochimiques associés. Le Polarpod est en effet une structure dérivante de 100 m de hauteur, qui sera larguée dans le Courant Circumpolaire Antarctique (ACC) et y dérivera à la vitesse moyenne de 2 nœuds (Figure 85). Avec 7 personnes occupant la nacelle habitée, nous pourrons déployer un grand nombre de capteurs et réaliser des prélèvements discrets (CTD, Niskin, filets, Deepnet et grappe optique) pour échantillonner la colonne d'eau, et ce même en saison hivernale, ce qui reste inaccessible à un navire océanographique classique. Ce projet très ambitieux n'a trouvé son financement sur un partenariat public-privé qu'en 2021. J'ai repris l'année dernière le leadership du WP Diversité à la suite de mon collègue Bernard Quéguiner (départ en retraite), qui avait piloté l'organisation des activités d'observation liées à la biodiversité sur le Polarpod depuis le début du projet. J'ai contribué à reprendre le projet scientifique et à étoffer le consortium courant 2021. Ce WP3 compte actuellement une quarantaine de personnes.

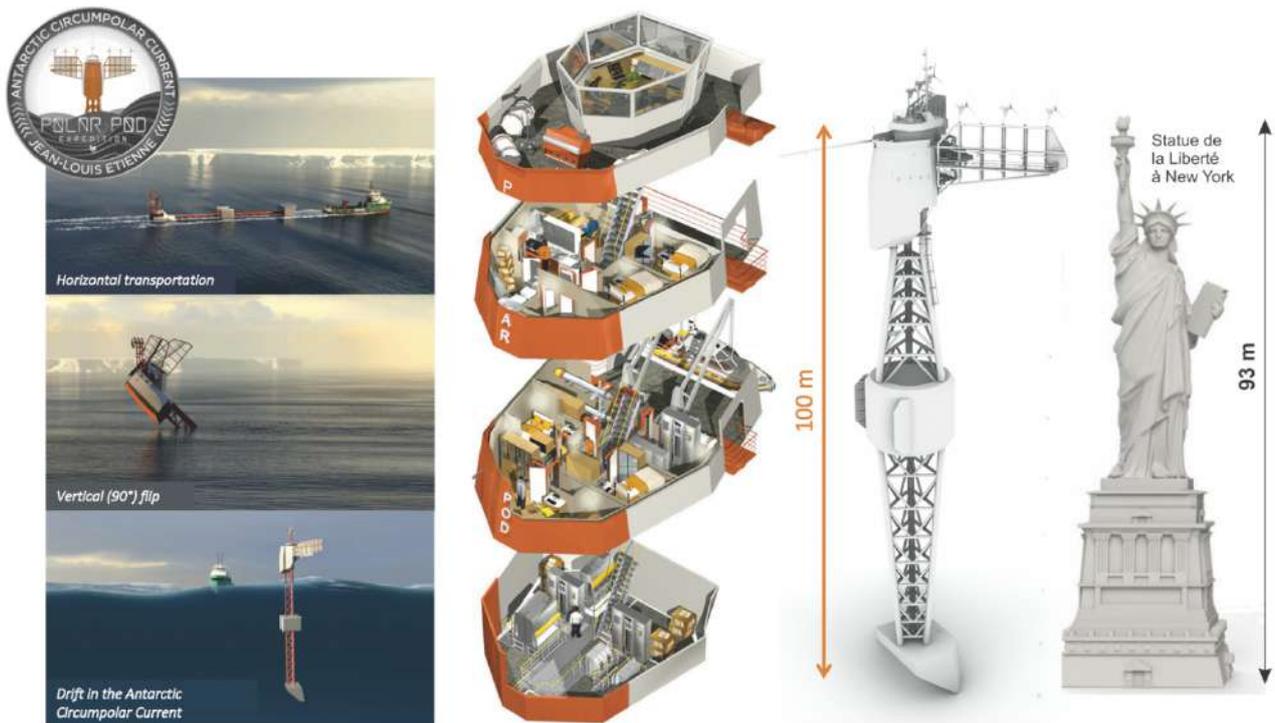


Figure 85 : Illustrations du Polarpod.

Le chantier constructeur du Polarpod sélectionné sera annoncé dans les semaines qui viennent, pour une construction supervisée par l'IFREMER (Marc Nokin) et une mise à l'eau pour le moment prévue à fin 2023 début 2024. Le Polarpod démarrera sa circumnavigation au niveau du Cap en Afrique du Sud et effectuera deux rotations complètes autour du continent sur une durée totale de 3 ans. Il sera ravitaillé en personnel et matériel tous les 2 mois grâce à un voilier de 40 m construit pour l'occasion, le Persévérance.

En ce qui concerne la biodiversité, nous effectuerons un grand nombre de prélèvements à partir de la plate-forme comme résumé sur la Figure 86.



Figure 86 : Illustrations des méthodes de prélèvement et d'imagerie disponibles à bord du Polarpod.

Nous mettrons en œuvre un grand nombre d’imageurs automatiques du plancton, qui permettront l’analyse de millions de vignettes d’organismes à l’aide des CNN par ailleurs développés dans le projet RAPP, ainsi qu’une mise en base sur la plate-forme Ecotaxa (LOV). Ces outils comprendront un cytosense, un Planktoscope, un Flowcam, un Zooscan, un Phenom, ainsi qu’un UVP, permettant ainsi d’accéder à l’ensemble des classes de taille du plancton avec des spectres de taille et des comptages résolus par CNN. Des analyses classiques en microscopie sur une sélection d’échantillons seront également réalisées. L’ensemble de ces échantillons seront environnés par les mesures d’hydrologie, de biogéochimie (sels nutritifs, matière particulaire, pigments) et de physique à haute fréquence pour une meilleure compréhension des biomes rencontrés. Je proposerai sur un sujet de thèse ou de post-doctorat de travailler sur une typologie des communautés planctoniques en fonction des conditions environnementales rencontrées. Je m’intéresserai en particulier aux organismes siliceux et aux stades de vie des diatomées (auxospores de reproduction ou spores de résistance hivernale) qui sont souvent très brefs et difficiles à observer. Nous obtiendrons ainsi une vision unique des écosystèmes planctoniques de l’ACC dans les différents bassins de l’OA. Les prélèvements pour la métagénomique et metabarcoding seront également effectués dans ce WP et je travaillerai à l’intégration de l’ensemble de ces données dans une base de données ouvertes disponibles à la communauté (Figure 87).

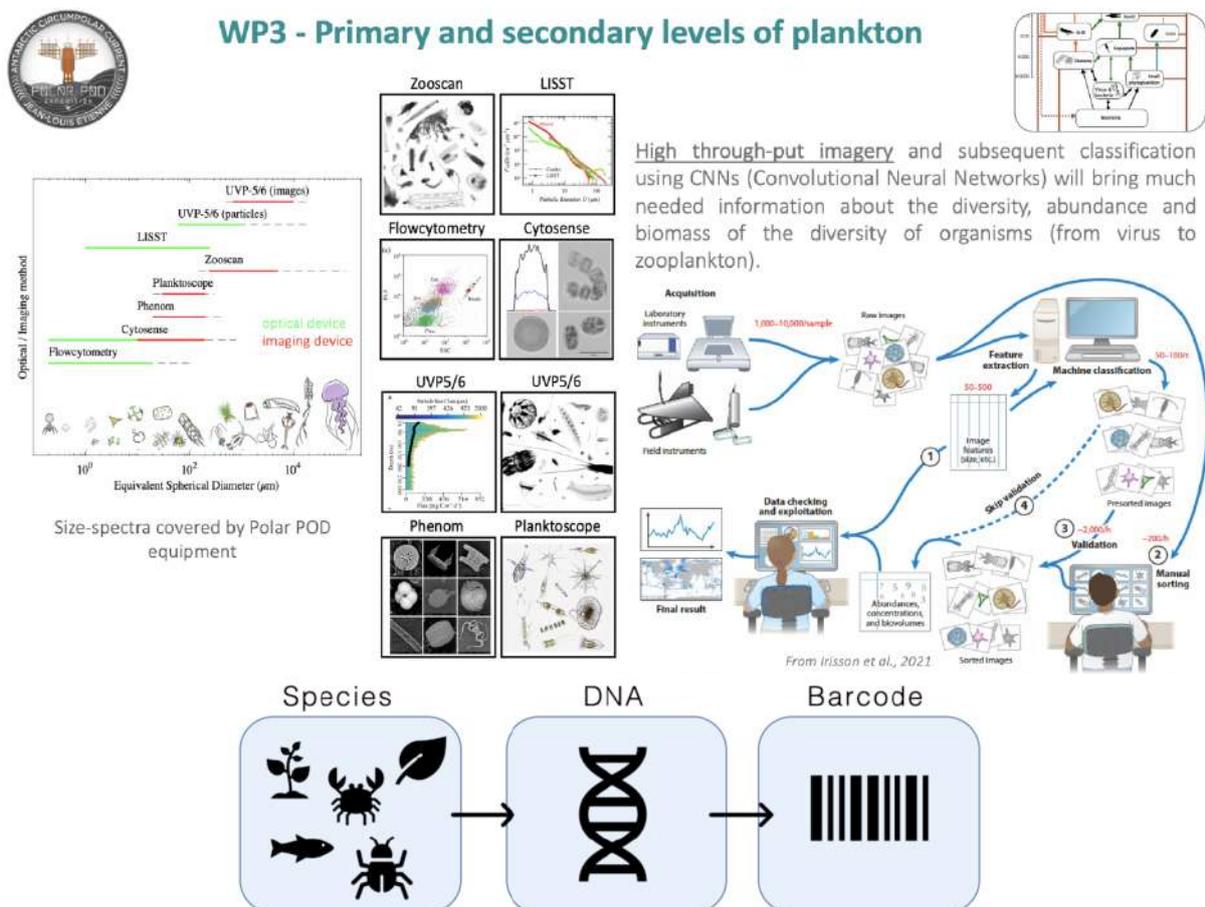


Figure 87 : Illustrations des techniques d’imagerie et de séquençage prévues à bord du Polarpod.

Dans le WP3 Biodiversité, nous proposerons également des études portant sur le volet zooplancton grâce à la composante acoustique forte qui sera déployée sur la plate-forme notamment grâce à des échosondeurs (acoustique active, PI. C. Cotté). Le caractère silencieux

du Polarpod nous permettra également de déployer des hydrophones (acoustique passive) pour écouter les sons des mammifères marins par exemple. Enfin, des radars et caméras HD en tête de structure seront dédiés à l'observation des oiseaux marins (Figure 88). L'ensemble de ces observations nous apportera des informations uniques intégrées sur l'ensemble des échelons trophiques présents pendant 3 ans, et sera, outre les découvertes scientifiques qui en découleront, une formidable occasion de communiquer auprès du grand public sur la nécessaire préservation de ces écosystèmes menacés par le réchauffement climatique. Un volet important du projet sera dédié à la vulgarisation et à la diffusion large de ces découvertes vers la société.

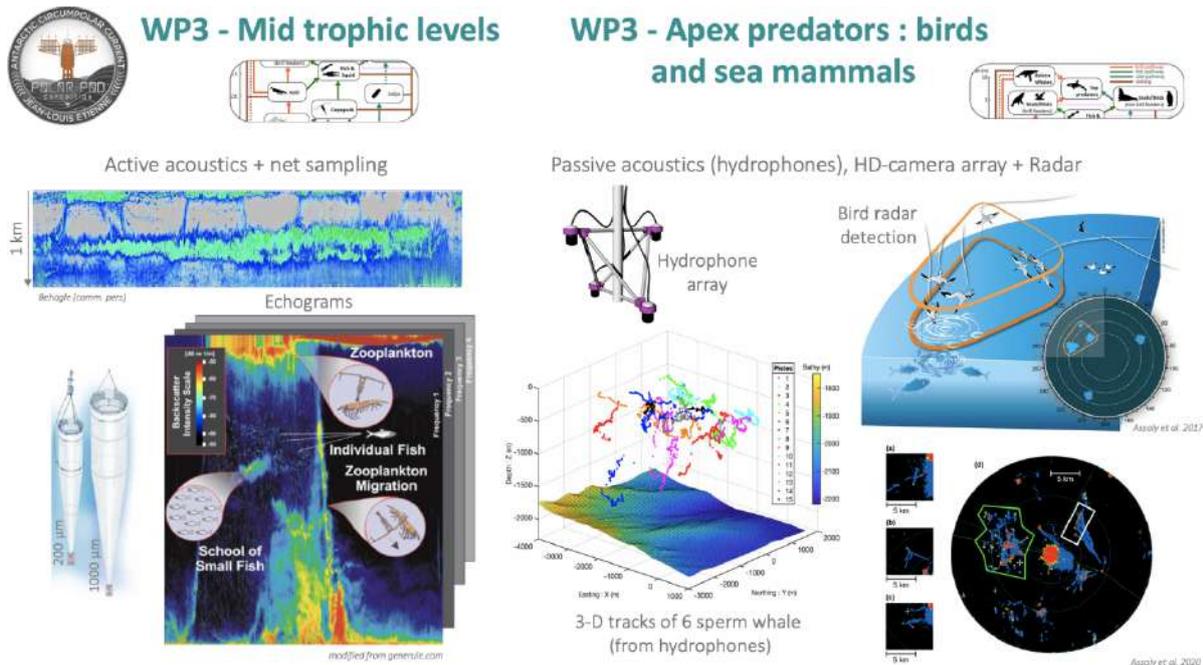


Figure 88 : Illustrations des techniques d'acoustiques passives, actives et de radars et caméras HD pour l'étude des échelons trophiques supérieurs du réseau trophique marin.

3.3. BIOSWOT

Le programme BIOSWOT (PIs : A. Doglioli, G. Grégori, MIO) se déroulera en mai 2023 au large des Baléares en Méditerranée, dans le but d'étudier l'impact de la physique à très fine échelle sur les structures biologiques. La campagne est prévue durant la période 'fast sampling phase' du satellite SWOT qui sera lancé début 2023. Il fait partie d'un ensemble de missions coordonnées au niveau international ([BIOSWOT-ADAC](#) – Adopt A Cross Over) pour profiter de cette opportunité de travailler dans les croisées des fauchées du satellite en différents points du globe (Figure 89).

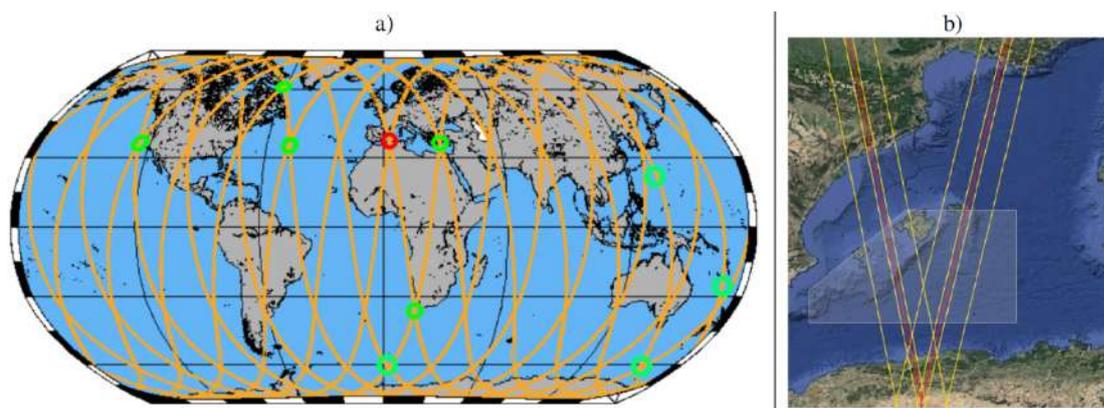


Figure 89 : a) Fauchées du satellite SWOT durant la phase de 'fast sampling'. Les cercles indiquent les zones où le consortium BIOSWOTAdAC (d'Ovidio et al., 2019) portera des programmes dédiés, et en rouge, la localisation de BIOSWOTMed. b) Détails de la fauchée SWOT superposée à la topographie dans la MNO. Le polygone gris représente la zone d'études de BIOSWOTMed.

La campagne BIOSWOT-Med, objet de cette proposition, contribuera à cet effort international, en se concentrant sur le sud-ouest de la mer Méditerranée. Cette dernière est la zone idéale pour vérifier l'hypothèse de la circulation à fine échelle comme moteur de la biodiversité planctonique.

En effet, ici une biodiversité élevée est associée à des conditions d'oligotrophie et d'énergie modérées, à la différence des zones océaniques comme les courants de limite ouest ou les remontées d'eau de la limite est qui sont largement explorées et où la dynamique intense ou l'apport important de nutriments peuvent masquer la dynamique couplée à échelle fine. Une stratégie d'échantillonnage adaptative et lagrangienne sera appliquée, associée à des méthodologies innovantes permettant d'obtenir des mesures multidisciplinaires à haute résolution spatio-temporelle.

La proximité temporelle des campagnes APERO et BIOSWOT (probablement adossées l'une à l'autre en mai-juin et juillet 2023) ne permettra pas un embarquement sur les deux campagnes, mais je participerai néanmoins à ce programme via un échantillonnage des communautés planctoniques à haute fréquence, via des échantillons discrets, de l'imagerie et des mesures associées environnementales, et omics. Je m'intéresserai notamment, et ce dans les deux programmes, à l'éventuelle présence de nano-diatomées comme précédemment observées dans le Golfe du Lion en 2013 ou sur les côtes de la Manche et à leur rôle potentiel dans les flux d'export.

4. Engagement Labos1point5 et Atécopol

En conclusion de ce manuscrit d'HDR, j'ai souhaité développer quelques lignes concernant mon engagement récent dans des collectifs tels que Labos1point5 et Atécopol (Atelier d'Ecologie Politique). Je me place ici dans les pas de mes collègues océanographes modélisateurs, climatologues, glaciologues, mais venant également d'autres disciplines, chercheurs, enseignants-chercheurs, ingénieurs qui ont proposé le récit de leur remise en question professionnelle dans « Rencontres intimes avec l'Anthropocène, récits personnels de scientifiques ». Nous sommes encore une minorité dans les laboratoires à le dire tout haut, mais bientôt je le pense, nous formerons un courant incontournable dans le monde académique. Me trouvant pile à mi-carrière et au moment d'écrire cette HDR, il m'est devenu impossible d'envisager la suite de ma vie professionnelle de la même façon, et ceci m'amène à l'expliquer ici.

Il est entendu que l'exposé froid par les sachants des faits inéluctables du changement climatique et des bouleversements à venir n'ont pas eu l'effet escompté sur la société dans son ensemble. Bien que la prise de conscience soit enfin là (peut être plus du fait de l'enchaînement des catastrophes climatiques de plus en plus tangibles que des alertes du GIEC), et que nous soyons globalement sortis des discours climato-sceptiques, les élus de la sphère politique restent majoritairement peu concernés par ces enjeux, la population préoccupée par d'autres problèmes plus pressants.

Il est désormais nécessaire pour nous de briser le tabou de la neutralité du chercheur. Nous sommes également des citoyens, des acteurs de la vie publique, des parents qui s'inquiètent pour l'avenir de leurs enfants, et il est plus que temps d'actionner les affects qui nous traversent pour tenter de mobiliser vers l'action, d'une autre manière. Les graphiques, les rapports du GIEC, les conférences, les publications, rien n'a fait bouger les lignes, alors que les conclusions posent désormais l'issue possible de l'inhabitabilité de la planète. En 2022, les émissions de CO₂ continuent d'augmenter, les limites planétaires d'être franchies une à une, avec une nette accélération au cours des 20 dernières années. Les catastrophes climatiques se font désormais sentir dans notre pays, canicules, inondations, submersions, incendies, sécheresses, gelées tardives mettant en péril la production alimentaire, et nous mettent face à notre vulnérabilité et notre impréparation. Les changements radicaux nécessaires à la bifurcation de nos sociétés ne sont pas là, même s'ils sont désormais expérimentés dans des tiers-lieux, grâce à des militants écologiques de la première heure ou des néo-ruraux, des associations. Mais à système économique constant et sans renouveau philosophique profond du rapport de l'homme au reste du vivant et du non vivant, nous fonçons dans le mur, le pied sur l'accélérateur.

Le syndrome de la perte de sens professionnelle est par ailleurs en train d'atteindre notre milieu académique jusqu'ici relativement protégé. Les mêmes causes ayant les mêmes effets, l'invasion dans nos laboratoires de la vulgate néo-libérale et de tous ses mots clés voués au culte de la performance (culture du projet et des résultats annoncés à l'avance, management performant, excellence, agilité, développeur de talents, innovation, disruption, démarche qualité, jalons, deliverables, risk assessment, N+1, badges numériques, analyses SWOT etc...) et la dégradation profonde des conditions d'exercices de nos métiers entraînent désormais les mêmes dérives et les mêmes souffrances que d'autres avant nous ont expérimenté au sein de la fonction publique : à l'hôpital, à l'école, à la poste etc. La course en avant du productivisme a atteint nos métiers, et il s'agit désormais d'accumuler : les articles, les impacts factor, les projets, les prix, les conférences, les équipements et des systèmes

toujours plus complexes, dont la dernière émanation en date peut se cacher derrière le fameux « big data ». L'apparition de la « Slow Science » en réponse à ce Nouvel Ordre de la recherche a inauguré ce rejet de la conception bureaucratique de la recherche, fondée sur la culture du chiffre et la communication entrepreneuriale, mais force est de constater que ce mouvement reste dissident et n'a qu'une faible capacité de résistance face à la dérive managériale entamée par nos institutions et leurs dirigeants.

Durant mon court temps en section 19, j'ai vu passer des rapports d'activité dans lesquels les collègues chercheurs exprimaient clairement avoir mal à leur métier, dans une institution prônant des valeurs orthogonales aux leurs et face au changement climatique qui remettait en cause l'intérêt même de certains sujets de recherche, devenus source de schizophrénie, car identifiés comme contribuant au problème, ou inadaptés à répondre à l'urgence climatique. A la lecture de ces témoignages, qui sont rentrés fortement en résonance avec mon propre cheminement, je me suis dit que nous serions bientôt, après avoir été quelques-uns, des paquets, par grappes entières à tomber de l'essaim et à se désolidariser de cette organisation de la recherche en France si elle continue dans cette direction. Depuis quelques années, j'entends des collègues parler de démissionner, de quitter le monde de la recherche, de faire un pas de côté, ce qui n'est pas rien quand on sait le parcours du combattant qu'est l'obtention d'un poste au CNRS et la précarité de l'emploi dans notre pays.

Ma propre prise de conscience écologique n'est pas survenue dans l'enfance, ni n'a été mue par quelque évènement traumatique. Elle s'est construite au fil de l'eau, avec des lectures chocs, des films, des conférences, les rapports du GIEC, les discussions entre amis et les échanges de références, et bien sûr, des travaux scientifiques issus de ma discipline, l'océanographie et celles connexes des sciences du climat. Elles ont petit à petit rejoint une prise de conscience sur les conditions de vie humaines, le climat social et l'augmentation des inégalités, et sur les liens inextricables qui existent entre écologie et justice sociale. Enfin comme pour nombre de mes collègues, se sont ajoutées à ce sédiment de lectures et de récits, une série de fortes secousses dès 2019 : l'expérience sensible des fortes canicules du printemps et de l'été 2019 en France, mais également l'évolution rapide du réchauffement en Arctique, l'apparition des méga-feux partout sur la planète, le fameux rapport « 1.5°C » du GIEC, le phénomène Greta et la jeunesse dans la rue, les marches pour le climat, le mouvement flying less, la crise du covid, les gilets jaunes, la dévastation dans la vallée de la Roja, la convention citoyenne pour le climat. Cette accélération d'évènements ont enfin permis d'enclencher une pulsion militante et active chez moi. Rapidement informée du lancement du collectif Labos1point5 début 2019 par une vingtaine de chercheurs, j'ai rejoint ce mouvement et œuvré à le développer en local, dans mon laboratoire, et à créer des liens au sein de l'OSU avec les membres activement impliqués dans des démarches similaires au sein des autres unités. J'ai également vite rejoint le collectif AMU qui s'était créé en parallèle. Depuis je participe aussi au nouveau collectif Atécopol marseillais, groupe de réflexion d'écologie politique, qui m'amène à la rencontre de nombreux collègues avec qui nous sommes libres d'échanger sur nos interrogations profondes sur le sens de nos métiers et sur comment nous pouvons ensemble nous aider à redonner du sens à notre activité et à le transformer en profondeur pour le rendre à nouveau désirable. Désirable par nous mais également par nos étudiants qui depuis quelques années nous observent dans notre course effrénée au projet et aux financements et ne nous envient plus. Nous savons que les étudiants qui sont là et ceux qui suivent nous le demandent, nous devons désormais être les alliés objectifs de la génération suivante après avoir été trop longtemps tétanisés par l'enjeu. Notre parole doit devenir engagée, notre science plus frugale, notre action exemplaire, notre métier doit se transformer vers plus d'éthique et de lenteur (la

désexcellence !) pour redevenir source de vocations. Je pense que nous avons un rôle à jouer dans la bifurcation à réaliser, et il ne peut se résumer à aligner des publications et des résultats comme si ceux-ci ne concernaient pas notre existence même sur cette planète. Notre détachement et notre « objectivité scientifique » ont été totalement inopérantes pour nous prémunir des crises. Alors partageons nos doutes et nos errances, montrons notre humanité loin des tours d'ivoire des sachants, et faisons mieux.

Et en tout lieu et tout moment : « Dignité du présent, refus de parvenir, cesser de nuire »

Corinne Morel-Darleux, *Plutôt couler en beauté que flotter sans grâce*

Références Bibliographiques

- Acuña**, J.L., López-Alvarez, M., Nogueira, E., González-Taboada, F., 2010. Diatom flotation at the onset of the spring phytoplankton bloom: an in situ experiment. *Mar Ecol Prog Ser* 400, 115-125.
- Agusti**, S., Gonzalez-Gordillo, J.I., Vaque, D., Estrada, M., Cerezo, M.I., Salazar, G., Gasol, J.M., Duarte, C.M., 2015. Ubiquitous healthy diatoms in the deep sea confirm deep carbon injection by the biological pump. *Nat Commun* 6, 7608.
- Aldredge**, A.L., Jackson, G.A., 1995. Aggregation in Marine Systems - Preface. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 42, 1-7.
- Allen**, J., Polimene, L., 2011. Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models. *J Plankton Res* 33, 989-997.
- Ardyna**, M., Claustre, H., Sallée, J.B., d'Ovidio, F., Gentili, B., Van Dijken, G., d'Ortenzio, F., Arrigo, K.R., 2017. Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean. *Geophys Res Lett* 44, 5016-5024.
- Ardyna**, M., Lacour, L., Sergi, S., d'Ovidio, F., Sallée, J.B., Rembauville, M., Blain, S., Tagliabue, A., Schlitzer, R., Jeandel, C., Arrigo, K.R., Claustre, H., 2019. Hydrothermal vents trigger massive phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Nat Commun* 10, 2451.
- Armand**, L.K., Cornet-Barthaux, V., Mosseri, J., Quéguiner, B., 2008. Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 55, 653-676.
- Armbrust**, E.V., 2009. The life of diatoms in the world's oceans. *Nature* 459, 185-192.
- Arsenieff**, L., Le Gall, F., Rigaut-Jalabert, F., Mahé, F., Sarno, D., Gouhier, L., Baudoux, A.-C., Simon, N., 2020. Diversity and dynamics of relevant nanoplanktonic diatoms in the Western English Channel. *The ISME journal* 14, 1966-1981.
- Assmy**, P., Freier, U., Henjes, J., Klaas, C., Smetacek, V., 2001. Phytoplankton composition and species abundance during EisenEx. *Berichte zur Polar-und Meeresforschung* 400, 171-178.
- Assmy**, P., Smetacek, V., Montresor, M., Klaas, C., Henjes, J., Strass, V.H., Arrieta, J.M., Bathmann, U., Berg, G.M., Breitbarth, E., Cisewski, B., Friedrichs, L., Fuchs, N., Herndl, G.J., Jansen, S., Kragefsky, S., Latasa, M., Peeken, I., Rottgers, R., Scharek, R., Schuller, S.E., Steigenberger, S., Webb, A., Wolf-Gladrow, D., 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *PNAS* 110, 20633-20638.
- Baines**, S.B., Twining, B.S., Brzezinski, M.A., Krause, J., Vogt, S., Assael, D., McDaniel, H., 2012. Significant silicon accumulation by marine picocyanobacteria. *Nat Geosci* 5, 886-891.
- Barlow**, R.G., Mantoura, R.F.C., Cummings, D.G., Fileman, T.W., 1997. Pigment chemotaxonomic distributions of phytoplankton during summer in the western Mediterranean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44, 833-850.
- Bergkvist**, J., Thor, P., Jakobsen, H.H., Wängberg, S.-Å., Selander, E., 2012. Grazer-induced chain length plasticity reduces grazing risk in a marine diatom. *Limnology and Oceanography* 57, 318-324.
- Béthoux**, J.P., Morin, P., Chaumery, C., Connan, O., Gentili, B., Ruiz-Pino, D., 1998. Nutrients in the Mediterranean Sea, mass balance and statistical analysis of concentrations with respect to environmental change. *Mar Chem* 63, 155-169.
- Beucher**, C., Tréguer, P., Hapette, A.-M., Corvaisier, R., Metzl, N., Pichon, J.-J., 2004. Intense summer Si-recycling in the surface Southern Ocean. *Geophys Res Lett* 31(9).
- Biard**, T., Stemann, L., Picheral, M., Mayot, N., Vandromme, P., Hauss, H., Gorsky, G., Guidi, L., Kiko, R., Not, F., 2016. In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. *Nature* 532, 504-507.
- Blain**, S., Leynaert, A., Tréguer, P., Chretiennot-Dinet, M.-J., Rodier, M., 1997. Biomass, growth rates and limitation of Equatorial Pacific diatoms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44, 1255-1275.
- Blain**, S., Queguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., Christaki, U., Corbiere, A., Durand, I., Ebersbach, F., Fuda, J.L., Garcia, N., Gerringa, L., Griffiths, B., Guigue, C., Guillermin, C., Jacquet, S., Jeandel, C., Laan, P., Lefevre, D., Lo Monaco, C., Malits, A., Mosseri, J., Obernosterer, I., Park, Y.H., Picheral, M., Pondaven, P., Remenyi, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N., Scouarnec, L., Souhaut, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., van Beek, P., Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, L., Wagener, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446, 1070-1074.

- Bonnet**, S., Berthelot, H., Turk-Kubo, K., Cornet-Barthaux, V., Fawcett, S., Berman-Frank, I., Barani, A., Grégori, G., Dekaezemacker, J., Benavides, M., Capone, D.G., 2016a. Diazotroph derived nitrogen supports diatom growth in the South West Pacific: A quantitative study using nanoSIMS. *Limnology and Oceanography* 61, 1549-1562.
- Bonnet**, S., Moutin, T., Rodier, M., Grisoni, J.-M., Louis, F., Folcher, E., Bourgeois, B., Boré, J.-M., Renaud, A., 2016b. Introduction to the project VAHINE: VARIability of vertical and tropHic transfer of diazotroph derived N in the south wEst Pacific. *Biogeosciences* 13, 2803-2814.
- Bopp**, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., Gehlen, M., 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophys Res Lett* 32, (19).
- Boyd**, C., Gradmann, D., 2002. Impact of osmolytes on buoyancy of marine phytoplankton. *Mar Biol* 141, 605-618.
- Boyd**, P.W., Watson, A.J., Law, C.S., Abraham, E.R., Trull, T., Murdoch, R., Bakker, D.C., Bowie, A.R., Buesseler, K.O., Chang, H., Charette, M., Croot, P., Downing, K., Frew, R., Gall, M., Hadfield, M., Hall, J., Harvey, M., Jameson, G., LaRoche, J., Liddicoat, M., Ling, R., Maldonado, M.T., McKay, R.M., Nodder, S., Pickmere, S., Pridmore, R., Rintoul, S., Safi, K., Sutton, P., Strzepek, R., Tanneberger, K., Turner, S., Waite, A., Zeldis, J., 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature* 407, 695-702.
- Bowler**, C., et al., 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* 456, 239-244.
- Brun**, P., Vogt, M., Payne, M.R., Gruber, N., O'Brien, C.J., Buitenhuis, E.T., Le Quééré, C., Leblanc, K., Luo, Y.-W., 2015. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. *Limnology and Oceanography* 60, 1020-1038.
- Brzezinski**, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* 21, 347-357.
- Brzezinski**, M.A., Conley, D.J., 1994. Silicon Deposition during the Cell Cycle of *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae) Determined Using Dual Rhodamine 123 and Propidium Iodide Staining. *J Phycol* 30, 45-55.
- Brzezinski**, M.A., Krause, J.W., Baines, S.B., Collier, J.L., Ohnemus, D.C., Twining, B.S., 2017. Patterns and regulation of silicon accumulation in *Synechococcus* spp. *J Phycol* 53, 746-761.
- Brzezinski**, M.A., Krause, J.W., Church, M.J., Karl, D.M., Li, B., Jones, J.L., Updyke, B., 2011. The annual silica cycle of the North Pacific subtropical gyre. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58, 988-1001.
- Brzezinski**, M.A., Nelson, D.M., 1995. The annual silica cycle in the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42, 1215-1237.
- Cavan**, E., Boyd, P., 2018. Effect of anthropogenic warming on microbial respiration and particulate organic carbon export rates in the sub-Antarctic Southern Ocean. *Aquat Microb Ecol* 82, 111-127.
- Chavez**, F.P., Buck, K.R., Service, S.K., Newton, J., Barber, R.T., 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 43, 835-+.
- Claustre**, H., Maritorena, S., 2003. The many shades of ocean blue. *Science* 302, 1514-1515.
- Closset**, I., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Queguiner, B., Cavagna, A.J., Elskens, M., Navez, J., Cardinal, D., 2014. Seasonal evolution of net and regenerated silica production around a natural Fe-fertilized area in the Southern Ocean estimated with Si isotopic approaches. *Biogeosciences* 11, 5827-5846.
- Coale**, K.H., Johnson, K.S., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., Tanner, S., Chavez, F.P., Ferioli, L., Sakamoto, C., Rogers, P., Millero, F., Steinberg, P., Nightingale, P., Cooper, D., Cochlan, W.P., Landry, M.R., Constantinou, J., Rollwagen, G., Trasvina, A., Kudela, R., 1996. A massive phytoplankton bloom induced by an ecosystem-scale iron fertilization experiment in the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 383, 495 - 501.
- Conley**, D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 1-8.
- Copin-Montégut**, C., 1988. Eléments majeurs des particules en suspension de la Méditerranée occidentale. *Oceanologica Acta*, Special issue.
- Crawford**, R.M., 1995. The Role of Sex in the Sedimentation of a Marine Diatom Bloom. *Limnology and Oceanography* 40, 200-204.
- Crutzen**, P.J., 2006. The "Anthropocene". 41, 13-18.
- Devassy**, V.P., Bhattathiri, P.M.A., Qasim, S.Z., 1979. *Trichodesmium* phenomenon. *Indian J. Mar. Sci* 7, 168-186.
- Dore**, J.E., Letelier, R.M., Church, M.J., Lukas, R., Karl, D.M., 2008. Summer phytoplankton blooms in the oligotrophic North Pacific Subtropical Gyre: Historical perspective and recent observations. *Prog Oceanogr* 76, 2-38.

- Dugdale**, R.C., Wilkerson, F.P., 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature* 391, 270-273.
- Edgar**, L.A., Pickett-Heaps, J.D., 1984. Valve morphogenesis in the pennate diatom *Navicula cuspidata*. *J Phycol* 20, 47-61.
- Falkowski**, P.G., Barber, R.T., Smetacek, V.V., 1998. Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science* 281, 200-207.
- Falkowski**, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O., Taylor, F.J., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305, 354-360.
- Faust**, K., Raes, J., 2012. Microbial interactions: from networks to models. *Nature Reviews Microbiology* 10, 538-550.
- Fernandes**, L.F., Correr-Da-Silva, F., 2020. Diversity and distribution of nanoplanktonic *Minidiscus* (Bacillariophyta) in shelf waters of the Southwest Atlantic Ocean. *Diatom Res* 35, 327-338.
- Field**, C.B., 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281, 237-240.
- Fragoso**, G.M., Poulton, A.J., Yashayaev, I.M., Head, E.J.H., Johnsen, G., Purdie, D.A., 2018. Diatom Biogeography From the Labrador Sea Revealed Through a Trait-Based Approach. *Frontiers in Marine Science* 5.
- Frings**, P.J., Clymans, W., Fontorbe, G., Christina, L., Conley, D.J., 2016. The continental Si cycle and its impact on the ocean Si isotope budget. *Chemical Geology* 425, 12-36.
- Gemmell**, B.J., Oh, G., Buskey, E.J., Villareal, T.A., 2016. Dynamic sinking behaviour in marine phytoplankton: rapid changes in buoyancy may aid in nutrient uptake. *Proc. R. Soc. B* 283, 20161126.
- Gómez**, F., Claustre, H., Raimbault, P., Souissi, S., 2007. Two High-Nutrient Low-Chlorophyll phytoplankton assemblages: the tropical central Pacific and the offshore Perú-Chile Current. *Biogeosciences* 4, 1101-1113.
- Grob**, C., Ulloa, O., Claustre, H., Huot, Y., Alarcón, G., Marie, D., 2007. Contribution of picoplankton to the total particulate organic carbon concentration in the eastern South Pacific. *Biogeosciences* 4, 837-852.
- Guillard**, R.R.L., Kilham, P., 1977. The ecology of marine planktonic diatoms, *The biology of diatoms*. Blackwell Oxford, pp. 372-469.
- Hendry**, K.R., Marron, A.O., Vincent, F., Conley, D.J., Gehlen, M., Ibarbalz, F.M., Quéguiner, B., Bowler, C., 2018. Competition between Silicifiers and Non-silicifiers in the Past and Present Ocean and Its Evolutionary Impacts. *Frontiers in Marine Science* 5.
- Kamikawa**, R., Yubuki, N., Yoshida, M., Taira, M., Nakamura, N., Ishida, K.i., Leander, B.S., Miyashita, H., Hashimoto, T., Mayama, S., 2015. Multiple losses of photosynthesis in *Nitzschia* (Bacillariophyceae). *Phycol Res* 63, 19-28.
- Katz**, M.E., Finkel, Z.V., Grzebyk, D., Knoll, A.H., Falkowski, P.G., 2004. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 523-556.
- Kemp**, A.E., Villareal, T.A., 2018. The case of the diatoms and the muddled mandalas: Time to recognize diatom adaptations to stratified waters. *Prog Oceanogr* 167, 138-149.
- Kooistra**, W.H.C.F., Gersonde, R., Medlin, L.K., Mann, D.G., 2007. The Origin and Evolution of the Diatoms: Their Adaptation to a Planktonic Existence. 207-249.
- Krause**, J.W., Brzezinski, M.A., Baines, S.B., Collier, J.L., Twining, B.S., Ohnemus, D.C., 2017. Picoplankton contribution to biogenic silica stocks and production rates in the Sargasso Sea. *Global Biogeochemical Cycles* 31, 762-774.
- Krause**, J.W., Brzezinski, M.A., Villareal, T.A., Wilson, C., 2012. Increased kinetic efficiency for silicic acid uptake as a driver of summer diatom blooms in the North Pacific subtropical gyre. *Limnology and Oceanography* 57, 1084-1098.
- Kudela**, R., Seeyave, S., Cochlan, W., 2010. The role of nutrients in regulation and promotion of harmful algal blooms in upwelling systems. *Prog Oceanogr* 85, 122-135.
- Kuwata**, A., Hama, T., Takahashi, M., 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocun/isetus*, formed under nutrient depletion. *Mar Ecol Prog Ser* 102, 245-255.
- Lasbleiz**, M., Leblanc, K., Blain, S., Ras, J., Cornet-Barthaux, V., Hélias Nunige, S., Quéguiner, B., 2014. Pigments, elemental composition (C, N, P, and Si), and stoichiometry of particulate matter in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 11, 5931-5955.
- Laufkötter**, C., Vogt, M., Gruber, N., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Dunne, J.P., Hauck, J., John, J.G., Lima, I.D., Seferian, R., Völker, C., 2016. Projected decreases in future marine export production: the role of the

carbon flux through the upper ocean ecosystem. *Biogeosciences* 13, 4023-4047.

Laurenceau-Cornec, E.C., Trull, T.W., Davies, D.M., De La Rocha, C.L., Blain, S., 2015. Phytoplankton morphology controls on marine snow sinking velocity. *Mar Ecol Prog Ser* 520, 35-56.

Le Quéré, C., Harrison, S.P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E.T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology* 11, 2016-2040.

Leblanc, K., Arístegui, J., Armand, L., Assmy, P., Beker, B., Bode, A., Breton, E., Cornet, V., Gibson, J., Gosselin, M.P., Kopczynska, E., Marshall, H., Peloquin, J., Piontkovski, S., Poulton, A.J., Quéguiner, B., Schiebel, R., Shipe, R., Stefels, J., van Leeuwe, M.A., Varela, M., Widdicombe, C., Yallop, M., 2012. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth System Science Data Discussions* 5, 147-185.

Leblanc, K., Cornet, V., Caffin, M., Rodier, M., Desnues, A., Berthelot, H., Turk-Kubo, K., Heliou, J., 2016. Phytoplankton community structure in the VAHINE mesocosm experiment. *Biogeosciences* 13, 5205-5219.

Leblanc, K., Cornet, V., Rimmelin-Maury, P., Grosso, O., Hélias-Nunige, S., Brunet, C., Claustre, H., Ras, J., Leblond, N., Quéguiner, B., 2018a. Silicon cycle in the tropical South Pacific: contribution to the global Si cycle and evidence for an active pico-sized siliceous plankton. *Biogeosciences* 15, 5595-5620.

Leblanc, K., Hutchins, D.A., 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnology and Oceanography: Methods* 3, 462-476.

Leblanc, K., Queguiner, B., Diaz, F., Cornet, V., Michel-Rodriguez, M., Durrieu de Madron, X., Bowler, C., Malviya, S., Thyssen, M., Gregori, G., Rembauville, M., Grosso, O., Poulain, J., de Vargas, C., Pujo-Pay, M., Conan, P., 2018b. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export. *Nat Commun* 9, 953.

Leblanc, K., Quéguiner, B., Fiala, M., Blain, S., Morvan, J., Corvaisier, R., 2002. Particulate biogenic silica and carbon production rates and particulate matter distribution in the Indian sector of the Subantarctic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 3189-3206.

Legendre, L., Le Fèvre, J., 1991. From Individual Plankton Cells To Pelagic Marine Ecosystems And To Global Biogeochemical Cycles, in: Demers, S. (Ed.),

Particle Analysis in Oceanography. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 261-300.

Leles, S., Mitra, A., Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Hansen, P.J., Calbet, A., McManus, G.B., Sanders, R.W., Caron, D.A., Not, F., 2017. Oceanic protists with different forms of acquired phototrophy display contrasting biogeographies and abundance. *Proc. R. Soc. B* 284, 20170664.

Leynaert, A., Tréguer, P., Lancelot, C., Rodier, M., 2001. Silicon limitation of biogenic silica production in the Equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 48, 639-660.

Lidicker, W.Z.J., 1979. A clarification of interactions in ecological systems. *Bioscience* 29, 475-477.

Llopis-Monferrer, N., Leynaert, A., Tréguer, P., Gutiérrez-Rodríguez, A., Moriceau, B., Gallinari, M., Latasa, M., l'Helguen, S., Maguer, J.F., Safi, K., 2021. Role of small Rhizaria and diatoms in the pelagic silica production of the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography* 66, 2187-2202.

Malviya, S., Scalco, E., Audic, S., Vincent, F., Veluchamy, A., Poulain, J., Wincker, P., Iudicone, D., de Vargas, C., Bittner, L., Zingone, A., Bowler, C., 2016. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113, E1516-1525.

Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanolo* 1, 493-509.

Mari, X., Passow, U., Migon, C., Burd, A.B., Legendre, L., 2017. Transparent exopolymer particles: Effects on carbon cycling in the ocean. *Prog Oceanogr* 151, 13-37.

Martin, J.H., Coale, K., Johnson, K., Fitzwater, S., Gordon, R., Tanner, S., Hunter, C., Elrod, V., Nowicki, J., Coley, T., 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371, 123-129.

McNair, H.M., Brzezinski, M.A., Krause, J.W., 2015. Quantifying diatom silicification with the fluorescent dye, PDMPO. *Limnol Oceanogr Methods* 13, 587-599.

McNair, H.M., Brzezinski, M.A., Till, C.P., Krause, J.W., 2018. Taxon-specific contributions to silica production in natural diatom assemblages. *Limnology and Oceanography* 63, 1056-1075.

Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* 45, 569-579.

- Miserocchi, S., Faganeli, J., Balboni, V., Heussner, S., Monaco, A., Kerherve, P., 1999.** Characteristics and sources of the settling particulate organic matter in the South Adriatic basin. *Organic Geochemistry* 30, 411-421.
- Monaco, A., Courp, T., Heussner, S., Carbonne, J., Fowler, S.W., Deniaux, B., 1990.** Seasonality and composition of particulate fluxes during ECOMARGE—I, western Gulf of Lions. *Cont Shelf Res* 10, 959-987.
- Mosseri, J., Quéguiner, B., Armand, L., Cornet-Barthaux, V., 2008.** Impact of iron on silicon utilization by diatoms in the Southern Ocean: A case study of Si/N cycle decoupling in a naturally iron-enriched area. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55, 801-819.
- Nagasaki, K., 2008.** Dinoflagellates, diatoms, and their viruses. *J Microbiol* 46, 235-243.
- Nakajima, R., Yamazaki, H., Lewis, L.S., Khen, A., Smith, J.E., Nakatomi, N., Kurihara, H., 2017.** Planktonic trophic structure in a coral reef ecosystem—Grazing versus microbial food webs and the production of mesozooplankton. *Prog Oceanogr* 156, 104-120.
- Nelson, D.M., Brzezinski, M.A., 1997.** Diatom growth and productivity in an oligo-trophic midocean gyre: A 3-yr record from the Sargasso Sea near Bermuda. *Limnology and Oceanography* 42, 473-486.
- Nelson, D.M., Tréguer, P., Brzezinski, M.A., Leynaert, A., Quéguiner, B., 1995.** Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycles* 9, 359-372.
- Ohnemus, D.C., Rauschenberg, S., Krause, J.W., Brzezinski, M.A., Collier, J.L., Geraci-Yee, S., Baines, S.B., Twining, B.S., 2016.** Silicon content of individual cells of *Synechococcus* from the North Atlantic Ocean. *Mar Chem* 187, 16-24.
- Pedrosa-Pàmies, R., Sanchez-Vidal, A., Canals, M., Lampadariou, N., Velaoras, D., Gogou, A., Parinos, C., Calafat, A., 2016.** Enhanced carbon export to the abyssal depths driven by atmosphere dynamics. *Geophys Res Lett* 43, 8626-8636.
- Peinert, R., Miquel, J.C., 1994.** The significance of frontal processes for vertical particle fluxes: A case study in the Alboran Sea (SW Mediterranean Sea). *J Marine Syst* 5, 377-389.
- Planchon, F., Ballas, D., Cavagna, A., Bowie, A., Davies, D., Trull, T., Laurenceau, E., Van Der Merwe, P., Dehairs, F., 2014.** Carbon export in the naturally iron-fertilized Kerguelen area of the Southern Ocean based on the 234Th approach. *Biogeosciences Discuss* 11, 15991-16032.
- Pohnert, G., 2000.** Wound-activated chemical defense in unicellular planktonic algae. *Angewandte Chemie International Edition* 39, 4352-4354.
- Pollard, R.T., Salter, I., Sanders, R.J., Lucas, M.I., Moore, C.M., Mills, R.A., Statham, P.J., Allen, J.T., Baker, A.R., Bakker, D.C., Charette, M.A., Fielding, S., Fones, G.R., French, M., Hickman, A.E., Holland, R.J., Hughes, J.A., Jickells, T.D., Lampitt, R.S., Morris, P.J., Nedelec, F.H., Nielsdottir, M., Planquette, H., Popova, E.E., Poulton, A.J., Read, J.F., Seeyave, S., Smith, T., Stinchcombe, M., Taylor, S., Thomalla, S., Venables, H.J., Williamson, R., Zubkov, M.V., 2009.** Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457, 577-580.
- Pondaven, P., Gallinari, M., Chollet, S., Bucciarelli, E., Sarthou, G., Schultes, S., Jean, F., 2007.** Grazing-induced changes in cell wall silicification in a marine diatom. *Protist* 158, 21-28.
- Poulsen, N.C., Spector, I., Spurck, T.P., Schultz, T.F., Wetherbee, R., 1999.** Diatom gliding is the result of an actin-myosin motility system. *Cell motility and the cytoskeleton* 44, 23-33.
- Price, N.B., Brand, T., Pates, J.M., Mowbray, S., Theocharis, A., Civitarese, G., Miserocchi, S., Heussner, S., Lindsay, F., 1999.** Horizontal distributions of biogenic and lithogenic elements of suspended particulate matter in the Mediterranean Sea. *Prog Oceanogr* 44, 191-218.
- Quéguiner, B., 2001.** Biogenic silica production in the Australian sector of the Subantarctic Zone of the Southern Ocean in late summer 1998, p. 31627.
- Quéguiner, B., Brzezinski, M.A., 2002.** Biogenic silica production rates and particulate organic matter distribution in the Atlantic sector of the Southern Ocean during austral spring 1992. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 1765-1786.
- Quéguiner, B., 2013.** Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 90, 43-54.
- Ragueneau, O., Savoye, N., Del Amo, Y., Cotten, J., Tardiveau, B., Leynaert, A., 2005.** A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si:Al ratios to correct for the mineral interference. *Cont Shelf Res* 25, 697-710.
- Ras, J., Claustre, H., Uitz, J., 2008.** Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data. *Biogeosciences* 5, 353-369.

- Raven**, J., 1995. Scaling the seas. *Plant, Cell & Environment* 18, 1090-1100.
- Raven**, J.A., Dolbin, M.A., 2014. Active water transport in unicellular algae: where, why, and how. *Journal of Experimental Botany* 65, 6279-6292.
- Reinfelder**, J.R., Kraepiel, A.M., Morel, F.M., 2000. Unicellular C4 photosynthesis in a marine diatom. *Nature* 407, 996-999.
- Rembauville**, M., Blain, S., Armand, L., Quéguiner, B., Salter, I., 2015. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 2: Importance of diatom resting spores and faecal pellets for export. *Biogeosciences* 12, 3171-3195.
- Ribera d'Alcalà**, M., Brunet, C., Conversano, F., Corato, F., Lavezza, R., 2009. Nutrient and pigment distributions in the southern Tyrrhenian Sea during mid-summer and late fall 2005. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56, 676-686.
- Rodríguez-Gómez**, C.F., Aké-Castillo, J.A., 2016. Calculation of the cell carbon content of four taxa of diatom: biovolume and spectrophotometry. *Hidrobiológica* 26, 251-257.
- Sarmiento**, J.L., Gruber, N., 2013. *Ocean biogeochemical dynamics*. Princeton University Press.
- Sherr**, E.B., Sherr, B.F., 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 352, 187-197.
- Shimizu**, K., Del Amo, Y., Brzezinski, M.A., Stucky, G.D., Morse, D.E., 2001. A novel fluorescent silica tracer for biological silicification studies. *Chemistry & biology* 8, 1051-1060.
- Siegel**, D.A., Buesseler, K.O., Behrenfeld, M.J., Benitez-Nelson, C.R., Boss, E., Brzezinski, M.A., Burd, A., Carlson, C.A., D'Asaro, E.A., Doney, S.C., Perry, M.J., Stanley, R.H.R., Steinberg, D.K., 2016. Prediction of the Export and Fate of Global Ocean Net Primary Production: The EXPORTS Science Plan. *Frontiers in Marine Science* 3.
- Smetacek**, V., 2001. A watery arms race. *Nature* 411, 745.
- Smetacek**, V., Klaas, C., Strass, V.H., Assmy, P., Montresor, M., Cisewski, B., Savoye, N., Webb, A., d'Ovidio, F., Arrieta, J.M., Bathmann, U., Bellerby, R., Berg, G.M., Croot, P., Gonzalez, S., Henjes, J., Herndl, G.J., Hoffmann, L.J., Leach, H., Losch, M., Mills, M.M., Neill, C., Peeken, I., Rottgers, R., Sachs, O., Sauter, E., Schmidt, M.M., Schwarz, J., Terbruggen, A., Wolf-Gladrow, D., 2012. Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature* 487, 313-319.
- Steffen**, W., Rockström, J., Richardson, K., Lenton, T.M., Folke, C., Liverman, D., Summerhayes, C.P., Barnosky, A.D., Cornell, S.E., Crucifix, M., 2018. Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 8252-8259.
- Steinacher**, M., Joos, F., Frölicher, T., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V., Doney, S., Gehlen, M., Lindsay, K., Moore, J., 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979-1005.
- Street-Perrott**, F.A., Barker, P.A., 2008. Biogenic silica: a neglected component of the coupled global continental biogeochemical cycles of carbon and silicon. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British Geomorphological Research Group* 33, 1436-1457.
- Tarling**, G.A., Ward, P., Atkinson, A., Collins, M.A., Murphy, E.J., 2012. DISCOVERY 2010: Spatial and temporal variability in a dynamic polar ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 59-60, 1-13.
- Tozzi**, S., Schofield, O., Falkowski, P., 2004. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Mar Ecol Prog Ser* 274, 123-132.
- Tréguer**, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., Pondaven, P., 2017. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat Geosci* 11, 27-37.
- Tréguer**, P.J., De La Rocha, C.L., 2013. The world ocean silica cycle. *Annual review of marine science* 5, 477-501.
- Tsuda**, A., 2003. A Mesoscale Iron Enrichment in the Western Subarctic Pacific Induces a Large Centric Diatom Bloom. *Science* 300, 958-961.
- Turner**, J.T., 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Prog Oceanogr* 130, 205-248.
- Twining**, B.S., Baines, S.B., Fisher, N.S., Maser, J., Vogt, S., Jacobsen, C., Tovar-Sanchez, A., Sanudo-Wilhelmy, S.A., 2003. Quantifying trace elements in individual aquatic protist cells with a synchrotron X-ray fluorescence microprobe. *Anal Chem* 75, 3806-3816.

Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B.B., Luchetta, A., Marty, J.-C., 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 106, 19939-19956.

Vogel, A., Diplas, S., Durant, A., Azar, A.S., Sunding, M.F., Rose, W.I., Sytchkova, A., Bonadonna, C., Krüger, K., Stohl, A., 2017. Reference data set of volcanic ash physicochemical and optical properties. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 122, 9485-9514.

Waite, A., Harrison, P.J., 1992. Role of sinking and ascent during sexual reproduction in the marine diatom *Ditylum brightwellii*. *Mar Ecol Prog Ser*, 113-122.

Wei, Y., Sun, J., Li, L., Cui, Z., 2022. Synechococcus silicon accumulation in oligotrophic oceans. *Limnology and Oceanography*.

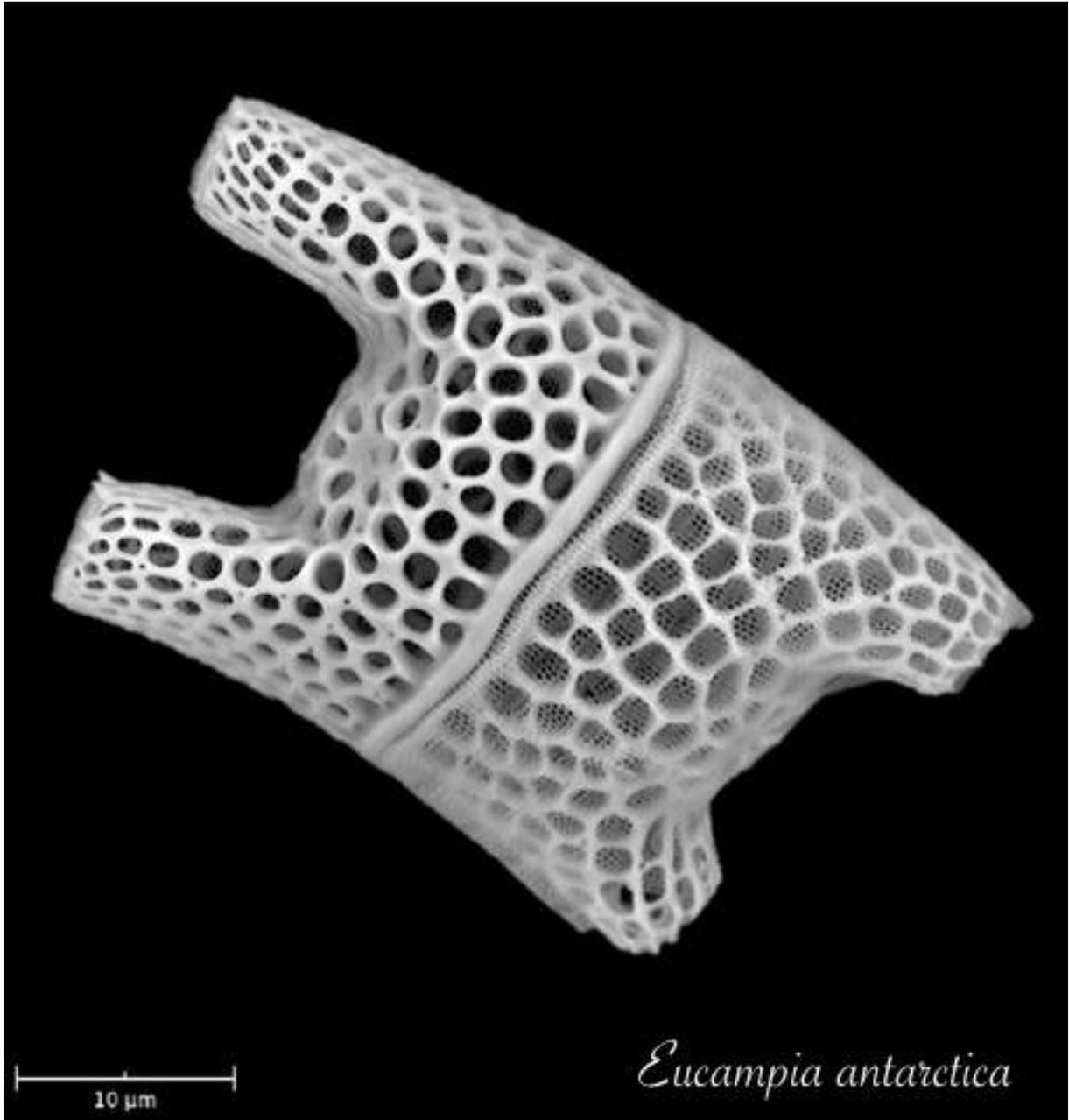
Wilson, C., 2003. Late Summer chlorophyll blooms in the oligotrophic North Pacific Subtropical Gyre. *Geophys Res Lett* 30, 4-7.

Woods, S., Villareal, T.A., 2008. Intracellular ion concentrations and cell sap density in positively buoyant oceanic phytoplankton. *Nova Hedwigia Beiheft* 133, 131-145.

Worden, A.Z., Follows, M.J., Giovannoni, S.J., Wilken, S., Zimmerman, A.E., Keeling, P.J., 2015. Rethinking the marine carbon cycle: factoring in the multifarious lifestyles of microbes. *Science* 347, 1257594.

Yu, W., Xue, Y., Knoops, R., Yu, D., Balmashnova, E., Kang, X., Falgari, P., Zheng, D., Liu, P., Chen, H., Shi, H., Liu, C., Zhao, J., 2020. Automated diatom searching in the digital scanning electron microscopy images of drowning cases using the deep neural networks. *Int J Legal Med*.

Znachor, P., Nedoma, J., 2008. Application of the Pdmpo Technique in Studying Silica Deposition in Natural Populations of *Fragilaria Crotonensis* (Bacillariophyceae) at Different Depths in a Eutrophic Reservoir. *J Phycol* 44, 518-525.



Eucampia antarctica