

PROPOSITION DE SUJET DE THESE

Formulaire demande de financement : ARED - ISblue - ETABLISSEMENTS - ...

pour dépôt sur le serveur <https://theses.u-bretagne.fr/sml> au format **PDF****NB : ce dossier ne vous dispense pas de déposer en parallèle votre dossier à la Région**

Identification du projet

Acronyme du projet (8 caractères *maximum*) : MIArcIntitulé du projet *en langue française* : **Identifier les paramètres modulant la mixotrophie en Arctique et les conséquences sur les flux de C, N et Si**Intitulé du projet *en langue anglaise* : Identify the parameters modulating the mixotrophy (autotrophy vs heterotrophy) of dinoflagellates and the consequences on C, N and Si fluxes in the ocean

Présentation de l'établissement porteur (bénéficiaire de l'aide régionale)

Établissement porteur du projet : Université de Bretagne Occidentale

Ecole Doctorale : EDSML SPI ou MATHSTIC pour les projets ISblue

Identification du responsable du projet (futur directeur de thèse)

Nom du laboratoire d'accueil : LEMAR

Code du laboratoire (U/UMR/USR/EA/JE/...) : UMR6539

Directeur¹ du Laboratoire : Luis Tito de Morais

Nom de l'équipe de recherche :

Nombre HDR dans le laboratoire : 49 Nombre de thèses en cours : 49 Nombre de post-docs en cours : 12

Nom et prénom du directeur* de thèse (HDR), porteur du projet : Moriceau Brivaëla

- e-mail : moriceau@univ-brest.fr

- Téléphone : 02 98 49 87 87

- **Publications récentes du directeur de thèse (nb total et 5 références max au cours des 5 dernières années) :**
15 publicationsToullec J, Vincent D, Frohn L, Miner P, Le Goff M, Devesa J and Moriceau B (2019) Copepod Grazing Influences Diatom Aggregation and Particle Dynamics. *Front. Mar. Sci.* 6:751. doi: 10.3389/fmars.2019.00751Moriceau B., Iversen, M. H., Gallinari, M., Evertsen, A.-J. O., Le Goff, M., Beker, B., et al. (2018). Copepods Boost the Production but Reduce the Carbon Export Efficiency by Diatoms. *Front. Mar. Sci.* 5. doi:10.3389/fmars.2018.00082.Tréguer P, Bowler C, Moriceau B, Dutkiewicz S, Gehlen M, Aumont O, Bittner L, Dugdale R, Finkel Z, Ludicone D, Jahn O, Guidi L, Lasbleiz M, Leblanc K, Levy M, Pondaven P (2018): Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump, *Nature Geosciences* 11, 27-37. doi:10.1038/s41561-017-0028-x.Lalande C, Moriceau B, Leynaert A, Morata N (2016): Spatial and temporal variability in export fluxes of biogenic matter in Kongsfjorden. *Polar Biology*.

Boutorh J, Moriceau B, Gallinari M, Ragueneau O and Bucciarelli E (2016) Effect of trace metal-limited growth on the

¹ Ce formulaire est rédigé en style épïcène

post mortem dissolution of the marine diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* Global Biogeochemical Cycles (30), 57-69, doi:10.1002/2015GB005088.

- Expériences d'encadrement et co-encadrement de doctorants (passées et en cours)

(nom des doctorants dirigés et en cours et antérieurement, sur les 6 années passées : sujet, financement, date de soutenance, et situation professionnelle actuelle si connue)

Directrice de thèse :

Jordan Toullec **2017-2020** : « Ré-évaluer le rôle des diatomées dans la pompe biologique de carbone en tenant compte de l'impact des limitations en nutriments prédites par les modèles de changement climatique » co-financement LabexMER et ANRJCJC BIOPSIS (P.I. B. Moriceau)

En post-doctorat à Wimereux au LOG puis au Canada dès que le confinement le lui permettra

Co-directrice

Valentin Siebert **2019-...** : « *Pecten maximus*, archive multi-proxies, haute résolution, de la production primaire en rade de Brest » co-financement ARED et ANR HIPPO (P.I. J. Thébaut co directeur de thèse)

Co-directeur de thèse (HDR ou équivalent étranger) éventuel : Marcel Babin

Laboratoire de recherche : (nom + code U/UMR/USR/EA/JE/...) : Université de Laval unité mixte Takuvik UMI 3376

- **e-mail** : marcel.babin@takuvik.ulaval.ca

- **Téléphone** : 418 656-2339

- Expériences d'encadrement et co-encadrement de doctorants (passées et en cours)

(nom des doctorants dirigés et en cours et antérieurement, sur les 6 années passées : sujet, financement, date de soutenance, et situation professionnelle actuelle si connue)

Directeur de thèse :

Mathieu Ardyna (**soutenu 12/2015**) : « Phytoplankton communities in a changing Arctic Ocean: Biogeography, phenology, productivity » ;

En post-doctorat à l'université de Stanford depuis 2018 dans le département des Sciences du système terrestre.

Gauthier Vérin (**soutenu le 18/02/2019**) : « Propriétés physiques et optiques du manteau neigeux sur la banquise »

Srikanth Ayyala Somayajula (**soutenu le 11/2019**) : « Study of the optical properties of the Arctic Ocean and application to remote sensing of ocean colour »

En post doctorat à l'université du Mississippi du Sud ; dans le département « Ocean optics and remot sensing »

Théo Sciandra (**Janvier 2017-en cours**) : « Polar diatom's (*Fragilariopsis cylindrus*) physiological and molecular adaptative mechanisms to prolonged darkness (the polar night) and subsequent return to light »

Co-directeur de thèse :

Julien Laliberté (**soutenu le 06/11/2020**) : « La lumière disponible pour les microalgues dans l'océan Arctique : une perspective satellitaire. » (Simon Bélanger, UQAR co-directeur thèse)

Juan Li (**2018-en cours**) : « Developing a new ocean color algorithm of the Pan-Arctic Ocean : A synthetic approach » (Xiaoping Pang, co-directeur de thèse)

Et/ou co-encadrant-e scientifique : Jean-François Maguer

Laboratoire de recherche co-encadrant (nom + code U/UMR/USR/EA/JE/...) : UMR, IUEM, LEMAR

- **e-mail** : maguer@univ-brest.fr

- **Téléphone** : 02 98 49 87 78

- Expériences d'encadrement et co-encadrement de doctorants (passées et en cours)

(nom des doctorants dirigés et en cours et antérieurement, sur les 6 années passées : sujet, financement, date de soutenance, et situation professionnelle actuelle si connue)

Le cas échéant, autres collaborations (co-encadrant et laboratoire concerné) :

Financement du projet de thèse

En cas de financement à 50 %, le cofinancement est-il déjà identifié (*oui/non*) : **OUI**

Si oui, préciser la nature du cofinancement (*ANR, partenaire privé, Ademe, etc.*) : Université de Laval UMI Takuvik

Si le cofinancement n'est pas encore confirmé, date prévue de réponse du cofinancier :

En cas de non-obtention du cofinancement demandé, une autre source de cofinancement est-elle identifiée (*oui/non*) : **OUI**

Si oui, laquelle : ISBLUE ou UBO

Sollicitez-vous un co-financement Is-Blue (y compris ARED Is-Blue) (*oui/non*) ? **OUI**

Important : Veillez à bien compléter les différents co financements sollicités sur le serveur Thèses en Bretagne Loire lors du dépôt de votre dossier.

Projet de thèse en cotutelle internationale

S'agit-il d'un projet de thèse en cotutelle internationale dans le cadre d'une convention (*oui/non*) : **OUI**

Si oui, préciser l'établissement pressenti (*et le pays de rattachement*) : Takuvik, Canada

Ce projet de thèse fera-t-il l'objet d'un cofinancement international (*oui/non*) : **OUI**

(*Rémunération du doctorant par l'établissement implanté sur le territoire régional (18 mois sur 36 mois), et l'établissement étranger, qui s'engage également à rémunérer le doctorant dans le cadre de son séjour à l'étranger, soit durant 18 mois -a minima-*)

En cas de cofinancement international, préciser *-si vous en avez connaissance-* l'organisation du calendrier des périodes de séjour :

La période de séjour se déroulera la deuxième année de la thèse, avec une partie préparation de l'expédition et une partie expédition

Préciser quel est le stade du projet international (*joindre une lettre d'engagement du partenaire*)

Présentation du projet (en langue française ou anglaise, 2 à 3 pages)

merci de respecter ce format maxi compatible avec extranet région:

Résumé du projet (4000 caractères maxi espaces compris) : La capacité de l'océan à absorber du gaz carbonique (CO₂) dépend de la production primaire par photosynthèse et de la structure des communautés de surface qui régule l'export du carbone organique dans la colonne d'eau. Le phytoplancton, en plus de son métabolisme photosynthétique, peut présenter d'autres modes de nutrition, notamment l'osmotrophie et la phagotrophie, qui lui permet d'exploiter la plupart des formes d'énergies disponibles. Les interactions trophiques en général, jouent un rôle majeur dans l'export du carbone, comme par exemple le broutage des organismes macrozooplanctoniques, qui favorisent plutôt l'export de la matière organique vers le fond des océans tandis qu'à l'opposé du spectre de taille, la boucle microbienne participe à la reminéralisation en surface (Tréguer et al., 2018). Longtemps considérée comme marginale, la mixotrophie n'est encore que très rarement prise en compte pour estimer la productivité des écosystèmes bien qu'elle intervienne de manière fondamentale dans l'efficacité de la pompe biologique. En Arctique, la mixotrophie semble être un maillon important du transfert trophique vers les maillons trophiques intermédiaires avec de fortes implications pour l'export de carbone (Stoecker & Lavrentyev, 2018). Quoiqu'il en soit, l'évolution de ce mode trophique avec les conséquences

du changement climatique et ses implications sur le cycle du C, du N et du Si sont à explorer. Les espèces mixotrophes modulent leur mode alimentaire en fonction de la disponibilité des ressources et des paramètres environnementaux. En effet, les dinoflagellés peuvent utiliser la mixotrophie dans le but de pallier des manques nutritifs (N, P) (Smalley et al., 2003) et leurs capacités photosynthétiques diverses (chloroplaste permanent endosymbiote et kleptoplastie) (Mitra et al., 2016) les rendent compétitifs dans de nombreux environnements. Ils possèdent des méthodes de captures variées (filament, organelle, Li et al., 1999) qui s'adaptent à des proies diverses (diatomées, cyanobactéries, ciliés) (Christaki et al., 2002; Jeong et al., 2005; Sherr & Sherr, 2007). Certaines études suggèrent que la mixotrophie augmente la fixation du carbone organique diminuant ainsi le carbone organique dissous et influence alors la taille moyenne des organismes, et donc le transfert trophique vers des échelons supérieurs résultant d'une augmentation du flux vertical de carbone et potentiellement de la pompe biologique à carbone (Mitra et al., 2014; Stoecker et al., 2017; Ward & Follows, 2016). En Arctique, les conditions environnementales hautement variables (température, lumière, ressources nutritives) favorisent la mixotrophie par rapport aux modes de nutrition stricts (autotrophie/hétérotrophie) (Stoecker and Lavrentyev, 2018). Le broutage des dinoflagellés régule les communautés phytoplanctoniques de nombreuses zones océaniques (Safi et al., 2002; Sherr & Sherr, 2007); notamment les populations de cyanobactéries et de diatomées, deux groupes phytoplanctoniques clés de l'océan global et des cycles des éléments majeurs dont le silicium (Sherr et Sherr, 2007). Les diatomées sont des micro-algues qui dominent la production en Arctique et participent fortement à la production primaire et à la production de l'oxygène. Elles produisent un frustule de silice biogénique qui les protège de leurs prédateurs, les ballaste et facilite l'export de carbone, leur contribution globale à la pompe biologique de carbone atteint en moyenne 20% (Tréguer et al., 2018). Mais dans les écosystèmes Arctiques où elles sont dominantes dans la glace et dans la colonne d'eau, cette contribution peut fortement augmenter en particulier au moment de la fonte de la glace (Boetius et al., 2013). Dans le cadre du changement climatique conduisant à une stratification accrue de la colonne d'eau, la disponibilité des nutriments est limitée (nitrate et silicate), modifiant la répartition des groupes phytoplanctoniques et donc les acteurs majoritaires à la production primaire (Krause et al., 2018; J. E. Tremblay et al., 2002) ; c'est le cas en Arctique lors des blooms printaniers, des espèces non silicifiées tels que *Phaeocystis* sp. participent dorénavant plus largement à la production primaire (Assmy et al., 2017; Lalande et al., 2016; Li et al., 2009; Pavlov et al., 2017; G. Tremblay et al., 2009; Wassmann & Reigstad, 2011). Ces modifications des conditions environnementales et des communautés phytoplanctoniques sont autant de facteurs susceptibles de moduler la mixotrophie en Arctique.

L'objectif global de cette thèse est d'explorer l'intensité de la mixotrophie en Arctique et sa variabilité face 1) aux changements de structure de la communauté phytoplanctonique, et 2) aux modifications des paramètres physico-chimiques prédits suite au changement climatique (limitations, température, lumière)

Présentation détaillée du projet :

1 - Hypothèse et questions posées, état de l'art, identification des points de blocages scientifiques (4000 caractères maxi espaces compris)

L'article de Sherr et Sherr (2007) montre que les dinoflagellés sont des prédateurs capables de réguler la communauté phytoplanctonique dans de nombreuses zones océaniques y compris l'océan Arctique. L'environnement arctique fluctuant entraîne une évolution de ses populations en fonction de la plasticité des communautés. Les dinoflagellés mixotrophes sont connus pour avoir une plasticité élevée en fonction des différentes limitations, en effet la mixotrophie permet de pallier à des manques de disponibilité des éléments majeurs type C, N ou P ou encore les vitamines (Smalley et al., 2003). L'objectif double est d'évaluer quelles conditions physico-chimiques influençant la prédation d'une espèce, et/ou d'une communauté, et comment l'évolution des communautés provoquée par le changement climatique modifie la mixotrophie.

Cette thématique sera étudiée sous la forme de deux work packages ; le premier permettra d'étudier les facteurs contrôlant l'intensité de la mixotrophie (**WP1**), et le deuxième permettra d'évaluer son impact lors de la mise en place et l'évolution du bloom printanier en Arctique (**WP2**).

WP1. Facteurs contrôlant l'intensité de la mixotrophie

Dans ce premier Work package, nous aurons trois objectifs spécifiques:

- 1- Quel est l'impact du type de proie sur la mixotrophie ?
- 2- Quel est l'impact des limitations en nutriments et lumière sur la mixotrophie ?
- 3- Que devient la matière assimilée?

WP2. La mixotrophie en Arctique: étude in situ

Dans ce work package, notre objectif est de quantifier la mixotrophie en Arctique et de comprendre les conséquences du changement climatique sur ce mode trophique.

2 - Approche méthodologique et techniques envisagées : (4000 caractères maxi espaces compris)

WP1. Facteurs contrôlant la mixotrophie: étude de processus : Pour répondre à ces questionnements, nous comparerons les taux de broutage des dinoflagellés sur différents types de proies grâce à la méthodologie de Jeong et al. (2005) que nous couplerons à des marquages isotopiques (C^{13} , N^{15} et Si^{32}). Nous utiliserons des proies modèles variant en taille et en qualité nutritionnelle (espèces non silicifiées vs diatomées) et en état physiologique (mortes vs vivantes). L'influence des paramètres physico-chimiques (lumière et nutriments) sur la répartition des modes de nutrition d'organismes mixotrophes (autotrophie vs hétérotrophie) sera évaluée en parallèle en utilisant des marquages isotopiques (C^{13} ; N^{15}). La modification de l'autotrophie dans les conditions décrites ci-dessus sera également suivie par des analyses des photosystèmes et des flux d'électrons grâce au multi-PAM et au marquage au carbone 13.

Les modifications physiologiques tels que l'évolution pigmentaires (kleptoplastie; endosymbiose, chloroplastes), seront observées sur les prédateurs grâce à des observations microscopiques et des quantifications pigmentaires type HPLC et fluorimétrie.

Les expériences de marquage isotopique auront pour objectif de comprendre les flux d'éléments entre les organismes et le milieu (autotrophie), entre proies et prédateurs (hétérotrophie) et entre le particulaire et le dissous (recyclage) suite à la mixotrophie.

WP2. Le rôle de la mixotrophie en Arctique : La méthodologie développée pour le WP1 sera adaptée pour étudier les communautés *in situ*. La collaboration avec l'UMI takuvik nous permettra d'avoir accès aux facilités développées lors du projet GreenEdge à Qikiqtarjuaq (île de Baffin, Canada). Depuis le village il est possible d'accéder à des sites privilégiés où nous pourrions effectuer des prélèvements d'eau et de glace nécessaires. Une demande d'intérêt a aussi été déposée pour participer à une campagne en mer de Baffin à bord du brise-glace l'Amundsen. Que ce soit depuis la banquise à Qikiqtarjuaq ou à bord de l'Amundsen, nous aurons ainsi la possibilité de récolter les communautés planctoniques naturelles. Des incubations dans les conditions de lumière et température de *in situ* nous permettront de quantifier les flux de C, N et Si à l'aide des isotopes de ces éléments (^{13}C , ^{15}N et ^{32}Si). Nous pourrions ainsi suivre l'évolution de la mixotrophie lors du développement du bloom printanier jusqu'à la fonte de la banquise et tester à l'aide d'incubations parallèles comment les modifications de lumière et de concentrations en sels nutritifs modifient la part d'hétérotrophie et d'autotrophie de la communauté.

3 - Positionnement et environnement scientifique dans le contexte régional, national et international :

Ce projet en cotutelle avec le Canada prévoit d'étudier la mixotrophie en Arctique et son rôle dans les cycles biogéochimiques majeurs, il s'inscrit donc dans les prospectives INSU et plus particulièrement des défis 7 "les organismes dans les cycles" et défi 8 "les pôles". Les techniques utilisées pourront être adaptées à d'autres écosystèmes comme celui de la rade de Brest. Certaines espèces clés de la rade, tels que *Alexandrium minutum* forment des blooms potentiellement toxiques conséquents qui influencent l'économie régionale en impactant par exemple l'aquaculture (ostréiculture; pisciculture) et de ce fait intéressent fortement l'un de nos collaborateurs. Des discussions avec IFREMER (Aurore Regaudie de Gioux; DYNECO) auront lieu régulièrement afin d'établir des protocoles pouvant s'adapter à ces deux écosystèmes contrastés. Une collaboration étroite avec le LOPS (Mathilde Cadier et Thomas Gorgues) permettra d'effectuer les expériences de modélisation nécessaires à une meilleure quantification de l'impact de la mixotrophie sur l'export de C et sur le fonctionnement du réseau trophique à l'échelle régionale.

4 - Contexte scientifique et partenarial : éléments généraux (ERC, CPER, FEDER, Breizhcop ...) (4000 caractères maxi espaces compris)

Cette thèse est une co-tutelle France-Canada avec l'UMI de takuvik financée pour moitié par Subvention à la Découverte du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada attribuée à Marcel Babin (UMI takuvik, voir la lettre d'engagement jointe). Elle commencera sur les fonds de l'ANR BIOPSIS et se déroulera dans le contexte des projets qui seront financés par la suite. Actuellement nous avons fait 2 demandes: un projet LEFE-CYBER (SILICYANO) soumis en 2020 et un projet ISBLUE EMERGENCE soumis cette année. Une discussion est en cours dans l'idée de déposer un projet ANR sur la mixotrophie avec le LOPS et DYNECO.

Vous sollicitez un financement ISblue, ou une ARED ISblue :

Précisez le lien du sujet avec les thèmes ISblue

Thème ISblue	Thème principal	Thème secondaire (si nécessaire)	Autre (si nécessaire)
la régulation du climat par l'océan	X		
les interactions entre la Terre et l'océan			
la durabilité des systèmes côtiers			
l'océan vivant et les services écosystémiques		X	
les systèmes d'observation à long terme			

Expliquez/précisez en quelques lignes dans quelle mesure votre demande correspond à l'un ou plusieurs des critères ISblue ci-dessous :

1- Originalité, impact potentiel du projet (4 lignes maxi)

Ce sujet est une avancée majeure dans la compréhension de la mixotrophie en général, en Arctique plus particulièrement et de son rôle dans les cycles du carbone et des autres éléments majeurs (Si, N).

Il apportera une avancée majeure sur la compréhension du réseau trophique en arctique, sur la capacité de cet océan à exporter le C de l'atmosphère et sur son évolution face au changement climatique.

2- Positionnement international du sujet, cotutelle ou co-encadrement international (4 lignes maxi)

Cette thèse en cotutelle se base sur une collaboration active avec le Canada où se déroulera une grande partie des expérimentations *in situ* (Marcel Babin, Takuvik, Canada) et permettra de créer une dynamique précurseur d'un projet de plus grande envergure.

3- Effet intégrateur entre unités de recherche et / ou interdisciplinarités (4 lignes maxi)

Ce projet en lien avec le projet Emergence proposé est un tremplin qui a pour but de renforcer les échanges entre les différentes équipes de l'IUEM travaillant sur cette thématique à partir de différents outils : expériences de processus (Aurore Regaudie De Gioux, DYNECO et Brivaëla Moriceau, LEMAR), les flux d'éléments C, N (Stephane l'Helguen et Jean-François Maguer, LEMAR) et Si (Brivaëla Moriceau, LEMAR) et en lien avec les modélisateurs : Mathilde Cadier et Thomas Gorgues, (LOPS) et Laurent Memery (LEMAR).

4- Potentiel d'insertion à un haut niveau dans la communauté académique ou non académique du docteur (4 lignes maxi)

Le thésard travaillera dans le cadre de collaboration France Canada, en co-tutelle avec l'université de Laval, possiblement dans le cadre de collaborations avec Uta Passow actuellement au "Memorial University of Newfoundland" (Canada) et Karl Safi de la NIWA en Nouvelle Zélande. La mixotrophie est un mode trophique encore peu compris intervenant dans la pompe biologique de carbone, les compétences développées par le thésard pour l'étudier pendant cette thèse lui ouvriront de nombreuses opportunités.

Le candidat

Profil souhaité du candidat (spécialité/discipline principale, compétences scientifiques et techniques requises) :

Le candidat doit avoir de solides bases en biologie et en biogéochimie, des connaissances sur la physiologie des organismes mixotrophes et la mise en culture de différentes espèces phytoplanctoniques en laboratoire en conditions contrôlées. Des compétences sur les techniques de quantification de l'autotrophie (analyse des systèmes photosynthétiques, utilisation du PAM) sont souhaitées ainsi que sur les techniques de quantification de l'hétérotrophie (expérience de broutage Jeong et al. 2005).

ATTENTION : Tout dossier non déposé sur le serveur dans les délais indiqués, ne pourra être pris en compte notamment par les instances ISblue, conseil de l'EDSML.

Bibliographie

- Assmy, P., Fernández-Méndez, M., Duarte, P., Meyer, A., Randelhoff, A., Mundy, C. J., Olsen, L. M., Kauko, H. M., Bailey, A., Chierici, M., Cohen, L., Doulgeris, A. P., Ehn, J. K., Fransson, A., Gerland, S., Hop, H., Hudson, S. R., Hughes, N., Itkin, P., ... Granskog, M. A. (2017). Leads in Arctic pack ice enable early phytoplankton blooms below snow-covered sea ice. *Scientific Reports*, 7(September 2016), 1–9.
- Boetius, A., Albrecht, S., Bakker, K., Bienhold, C., Felden, J., Fernández-Méndez, M., Hendricks, S., Katlein, C., Lalande, C., Krumpen, T., Nicolaus, M., Peeken, I., Rabe, B., Rogacheva, A., Rybakova, E., Somavilla, R., Wenzhöfer, F., & Felden, J. (2013). Export of algal biomass from the melting arctic sea ice. *Science*, 339(6126), 1430–1432. <https://doi.org/10.1126/science.1231346>
- Christaki, U., Courties, C., Karayanni, H., Giannakourou, A., Maravelias, C., Kormas, K. A., & Lebaron, P. (2002). Dynamic characteristics of Prochlorococcus and Synechococcus consumption by bacterivorous nanoflagellates. *Microbial Ecology*, 43(3), 341–352. <https://doi.org/10.1007/s00248-002-2002-3>
- Jeong, H., Jae Yeon, P., Jae Hoon, N., Myung Ok, P., Hyun, Jeong, H., Kyeong Ah, S., Chang, J., Chi Nam, S., Kwang Ya, L., & Won Ho, Y. (2005). Feeding by red-tide dinoflagellates on the cyanobacterium Synechococcus. *Aquatic Microbial Ecology*, 41(2), 131–143.
- Krause, J. W., Duarte, C. M., Marquez, I. A., Assmy, P., Fernández-Méndez, M., Wiedmann, I., Wassmann, P., Kristiansen, S., & Agustí, S. (2018). Biogenic silica production and diatom dynamics in the Svalbard region during spring. *Biogeosciences*, 15(21), 6503–6517. <https://doi.org/10.5194/bg-15-6503-2018>
- Lalande, C., Nöthig, E. M., Bauerfeind, E., Hardge, K., Beszczynska-Möller, A., & Fahl, K. (2016). Lateral supply and downward export of particulate matter from upper waters to the seafloor in the deep eastern Fram Strait. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 114, 78–89. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.04.014>
- Li, W. K. W., McLaughlin, F. A., Lovejoy, C., & Carmack, E. C. (2009). Smallest algae thrive as the arctic ocean freshens. *Science*, 326(5952), 539. <https://doi.org/10.1126/science.1179798>
- Mitra, A., Flynn, K. J., Burkholder, J. M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J. A., Granéli, E., Glibert, P. M., Hansen, P. J., Stoecker, D. K., Thingstad, F., Tillmann, U., Väge, S., Wilken, S., & Zubkov, M. V. (2014). The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences*, 11(4), 995–1005. <https://doi.org/10.5194/bg-11-995-2014>
- Mitra, Aditee, Flynn, K. J., Tillmann, U., Raven, J. A., Caron, D., Stoecker, D. K., Not, F., Hansen, P. J., Hallegraeff, G.,

- Sanders, R., Wilken, S., McManus, G., Johnson, M., Pitta, P., Våge, S., Berge, T., Calbet, A., Thingstad, F., Jeong, H. J., ... Lundgren, V. (2016). Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition: Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies. *Protist*, *167*(2), 106–120. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.01.003>
- Pavlov, A. K., Taskjelle, T., Kauko, H. M., Hamre, B., Hudson, S. R., Assmy, P., Duarte, P., Fernández-Méndez, M., Mundy, C. J., & Granskog, M. A. (2017). Altered inherent optical properties and estimates of the underwater light field during an Arctic under-ice bloom of *Phaeocystis pouchetii*. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *122*(6), 4939–4961. <https://doi.org/10.1002/2016JC012471>
- Safi, K. A., Vant, W. N., & Hall, J. A. (2002). Growth and grazing within the microbial food web of a large coastal embayment. *Aquatic Microbial Ecology*, *29*(1), 39–50. <https://doi.org/10.3354/ame029039>
- Sherr, E. B., & Sherr, B. F. (2007). Heterotrophic dinoflagellates: A significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, *352*, 187–197. <https://doi.org/10.3354/meps07161>
- Smalley, G. W., Coats, D. W., & Stoecker, D. K. (2003). Feeding in the mixotrophic dinoflagellate *Ceratium furca* is influenced by intracellular nutrient concentrations. *Marine Ecology Progress Series*, *262*(1993), 137–151. <https://doi.org/10.3354/meps262137>
- Stoecker, D. K., Hansen, P. J., Caron, D. A., & Mitra, A. (2017). Mixotrophy in the Marine Plankton. *Annual Review of Marine Science*, *9*(1), 311–335. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010816-060617>
- Stoecker, D. K., & Lavrentyev, P. J. (2018). Mixotrophic plankton in the polar seas: A pan-Arctic review. *Frontiers in Marine Science*, *5*(AUG). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00292>
- 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. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience*, *11*(1), 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>
- Tremblay, G., Belzile, C., Gosselin, M., Poulin, M., Roy, S., & Tremblay, J. É. (2009). Late summer phytoplankton distribution along a 3500 km transect in Canadian Arctic waters: Strong numerical dominance by picoeukaryotes. *Aquatic Microbial Ecology*, *54*(1), 55–70. <https://doi.org/10.3354/ame01257>
- Tremblay, J. E., Lucas, M. I., Kattner, G., Pollard, R., Strass, V. H., Bathmann, U., & Bracher, A. (2002). Significance of the Polar Frontal Zone for large-sized diatoms and new production during summer in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *49*(18), 3793–3811. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00111-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00111-X)
- Ward, B. A., & Follows, M. J. (2016). Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(11), 2958–2963. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517118113>
- Wassmann, P., & Reigstad, M. (2011). Future Arctic Ocean seasonal ice zones and implications for pelagic-benthic coupling. *Oceanography*, *24*(3), 220–231. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2011.74>