

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 9 décembre 2022 par

Roxane TZORTZIS

Circulation à fine échelle et impact sur le plancton.

Discipline

Sciences de l'Environnement

Spécialité

Océanographie

École doctorale

ED 251 SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

Laboratoire/Partenaires de recherche

Institut Méditerranéen d'Océanographie - MIO

Composition du jury



Monique MESSIE Rapporteur
MBARI

François SCHMITT Rapporteur
CNRS - LOG

Pascale BOURUET AUBER- Examineur
TOT
LOCEAN

Jean-Christophe POGGIALE Examineur
AMU - MIO

Andrea DOGLIOLI Directeur de thèse
AMU - MIO

Gérald GREGORI Co-Directeur de thèse
CNRS - MIO

Affidavit

Je soussigné, Roxane Tzortzis, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Andrea Doglioli et Gérard Gregori, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Marseille le 6 janvier 2023



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Liste de publications et participation aux conférences

Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. **Tzortzis, R.**, Doglioli, A. M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., Izard, L., Zhao, Y., d'Ovidio, F., Dumas, F., Gregori, G. The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern Mediterranean Sea. **Submitted**. *Biogeosciences*.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-2022-1008>
2. Barrillon, S., Fuchs, R., Petrenko, A. A., Comby, C., Bosse, A., Yohia, C., Fuda, J.-L., Bhairy, N., Cyr, F., Doglioli, A. M., Gregori, G., **Tzortzis, R.**, d'Ovidio, F., Thyssen, M. Phytoplankton reaction to an intense storm in the northwestern Mediterranean Sea. **In review**. *Biogeosciences*.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-2022-478>
3. Comby, C., Barrillon, S., Fuda, J.-L., Doglioli, A. M., **Tzortzis, R.**, Gregori, G., Thyssen, M., Petrenko, A. A. Measuring vertical velocities with ADCPs in low-energy ocean. **2022**. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*.
<https://doi.org/10.1175/JTECH-D-21-0180.1>
4. **Tzortzis, R.**, Doglioli, A. M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., d'Ovidio, F., Izard, L., Thyssen, M., Pascual, A., Barceló-Llull, B., Cyr, F., Tedetti, M., Bhairy, N., Garreau, P., Dumas, F., Gregori, G. Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. **2021**. *Biogeosciences*, 18, 6455–6477.
<https://doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021>
5. Barrillon, S., Bataille, H., Bhairy, N., Comby, C., Coulon, T., Doglioli, A. M., D'Ovidio, F., Fuda, J.-L., Gregori, G., Petrenko, A. A., Ricout, A., Rousselet, L., Thyssen, M., **Tzortzis, R.** FUMSECK cruise report. **2020**.
<https://archimer.ifremer.fr/doc/00636/74854/>

Participation aux conférences au cours de la période de thèse :

1. Fine-scale physical-biological coupling in the Mediterranean Sea. **Talk**. *ASLO Aquatic Science Meeting*, June 2021, Palma de Majorque, Spain, (Online).

2. Recent progress in the study of fine-scale physical-biological coupling in the Mediterranean Sea. **Poster**. *EGU General Assembly*, April 2021, Vienna, Austria, (Online).
3. Récents progrès dans l'étude du couplage physique-biologie à fine échelle en Méditerranée. **Poster**, *28ième congrès de l'ED 251*, April 2021, Marseille, France, (Online).
4. *FerryBox workshop* : Session Algal bloom observations using automated systems. **Talk**, March 2021, (Online).
5. A Lagrangian strategy for *in situ* sampling the physical-biological coupling at fine scale : the PROTEVSMED-SWOT 2018 cruise. **Talk**, *EGU General Assembly*, May 2020, Vienna, Austria, (Online).
6. Preliminary results obtained during the PROTEVSMED-SWOT 2018 cruise. **Talk**. *Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences (KLMEES), Institute of Oceanology (IOS), Chinese Academy of Sciences (CAS)*, November 2019, Qingdao, China, (In person).

Participation aux campagnes en mer :

1. Campagne CALYPSO, du 16 Février au 12 Mars 2022, en Méditerranée au nord des îles Baléares, à bord du RV Pourquoi Pas? (PIs : A. Mahadevan, E. d'Asaro).
2. Campagne PROTEVS-GIB, du 3 au 23 Octobre 2020, dans le détroit de Gibraltar, à bord du RV L'Atalante (PIs : F. Dumas, L. Bordoïs).
3. Campagne FUMSECK, du 30 Avril au 7 Mai 2019, en Méditerranée Nord Occidentale, à bord du RV Téthys II (PI : S. Barrillon).

Résumé

Cette thèse a pour objectif d'étudier la circulation océanique à fine échelle et tout particulièrement son impact sur le phytoplancton. La circulation océanique à fine échelle est caractérisée par des structures allant de 1 à 100 *km* sur l'échelle horizontale, et de courte durée de vie (jours/semaines). La taille et le caractère éphémère de ces structures rendent leur étude par les mesures *in situ* particulièrement difficile, expliquant qu'elles aient été principalement étudiées grâce aux modèles numériques. Ces derniers ont montré que la dynamique à fine échelle joue un rôle clé dans de nombreux processus biogéochimiques, et en particulier sur la production primaire. En effet, les vitesses verticales générées par des structures telles que les fronts ou les filaments, peuvent contrôler l'injection de nutriments dans la zone euphotique et influencer le développement du phytoplancton. Cependant des incertitudes demeurent, en particulier concernant l'influence des fronts sur la distribution des organismes phytoplanctoniques. Pour pallier à ce manque de connaissance il est indispensable d'enrichir les résultats issus de modèles numériques par ceux obtenus grâce aux mesures réalisées *in situ*. C'est pourquoi, il est nécessaire de développer des méthodologies pour effectuer des campagnes en mer capables d'échantillonner à haute fréquence spatiale et temporelle les structures de fine échelle, afin de suivre leur rapide évolution. Pour cibler les structures d'intérêt à mesurer *in situ*, l'utilisation conjointe des modèles numériques et des observations satellites s'avère être très efficace. C'est dans cette optique qu'a été menée la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018, en Méditerranée occidentale, au sud des îles Baléares.

La première partie de la thèse a été consacrée à l'exploitation des données de cette campagne. Ce travail a consisté dans un premier temps, à identifier une structure de fine échelle, en l'occurrence un front, à partir des données satellites et des mesures physiques réalisées *in situ* (ADCP, SeaSoar, TSG, etc). Les données de cytométrie en flux, récoltées automatiquement à haute fréquence, ont ensuite été exploitées afin d'identifier les groupes fonctionnels phytoplanctoniques présents et d'étudier leur répartition spatiale de part et d'autre de ce front. Dans la seconde partie de la thèse, un modèle de croissance du phytoplancton a été appliqué aux données de cytométrie, afin de reconstruire le cycle cellulaire et la dynamique du phytoplancton. L'objectif était d'expliquer la distribution particulière des abondances de phytoplancton, observée de part et d'autre du front. En effet, ce modèle a permis de calculer les taux de croissance et de division cellulaire des différents groupes phytoplanctoniques, dans les deux masses d'eau séparées par le front. Le contraste des taux de croissance et de division dans ces deux masses d'eau, contribue à expliquer la distribution des abondances de phytoplancton observée dans la première partie de ce travail.

Bien que l'impact des fine échelles et en particulier des fronts sur la structure et la

dynamique des communautés phytoplanctoniques ait déjà été mis en évidence par des travaux de modélisation, peu d'études *in situ* ont été menées à ce jour. De plus, la plupart de ces études ont eu lieu dans des courants comme le Gulf Stream ou le Kuroshio, régions connues pour générer des fronts intenses et persistants. L'originalité de cette thèse vient du fait que l'influence des fronts sur le phytoplancton a été aussi retrouvée en Méditerranée, dans une zone frontale moins énergétique et plus éphémère que celles décrites dans les études précédentes. D'autre part, cette région s'avère également être très oligotrophe, comme la grande majorité de l'océan global. Enfin, la méthodologie mise en place au cours de cette thèse, ainsi que l'ensemble des données recueillies durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018, serviront de base à la future campagne BIOSWOT prévue dans la zone de *cross-over* du satellite SWOT, quelques mois après son lancement en 2023.

Mots clés : fine échelle, front, phytoplancton, Méditerranée

Abstract

Finescale ocean circulation is characterized by structures in order of 1 to 100 kilometers in size, with a short lifetime (few days/weeks). The size and the ephemeral nature of these structures make their study by *in situ* measurements particularly difficult, explaining why they have been principally studied thanks to numerical models. Numerical simulations have shown that finescale dynamics play a key role in biogeochemical processes. Indeed, finescale structures such as fronts or filaments are often suitable places for the generation of vertical velocities, which can control the injection of nutrients into the euphotic zone, influencing the phytoplankton communities. However, the influence of these frontal structures on the distribution of phytoplanktonic microorganisms is still misunderstood. As a consequence, *in situ* measurements performed at high spatial and temporal frequency are necessary to study the physical-biological coupling at finescale. Currently, the combination of numerical simulations and satellite observations appears to be an effective tool to support *in situ* sampling of finescale structures.

The first part of this thesis was dedicated to the exploitation of data collected during the PROTEVSMED-SWOT 2018 cruise, led in the western Mediterranean, South of the Balearic Islands. This work has consisted in identifying and characterizing a finescale structure, in this case a front, using satellite data and *in situ* physical measurements (ADCP, SeaSoar, TSG, etc.). Then, flow cytometry data collected at high temporal resolution along the track of the ship have evidenced several functional phytoplankton groups, with contrasted spatial distribution across the different water masses separated by the frontal structure. In the second part of this thesis, a phytoplankton growth model was applied using these flow cytometry data in order to reconstruct the phytoplankton diurnal cycle and dynamics. The objective was to explain the particular distribution of the phytoplankton abundance observed in the frontal area. This model successfully computed the growth and cell division rates for the various groups of phytoplankton identified by flow cytometry, in the two water masses separated by the front. The contrast in growth and division rates in these two water masses helps to explain the distribution of phytoplankton abundances observed in the previous part of this work.

Although the impact of frontal finescale structures on the dynamics of phytoplankton communities has already been highlighted by modeling work, only few *in situ* studies have been carried out. In addition, most of these studies have been led in intense currents such as the Gulf Stream or the Kuroshio which are regions known to generate intense and persistent fronts. The originality of this thesis lies in the effect of the front on the phytoplankton community evidenced in a frontal area located in the south-western Mediterranean Sea, less energetic and more ephemeral than the

regions described in the previous studies. Moreover, the study region is characterized by oligotrophic conditions, like most of the global ocean. Finally, the methodology improved during this thesis, as well as all the data collected during the PROTEVSMED-SWOT 2018 cruise, pave the way for the future BIOSWOT cruise in spring 2023 which will take place in the cross-over area of the new satellite SWOT, a few months after its launch.

Keywords: finescale, front, phytoplankton, Mediterranean Sea

Remerciements

Mes premiers remerciements s'adressent à mes deux encadrants, Andrea et Gérard qui par leur soutien à toute épreuve, leur investissement et leur bienveillance, ont tout mis en oeuvre pour que cette thèse se déroule de la meilleure des manières. Merci de m'avoir introduit au monde de la recherche de cette façon. J'ai beaucoup appris à vos côtés, tant sur le plan scientifique que sur le plan humain. Vous avez cru en mes capacités et réussi à me donner confiance en moi (ce qui n'était pas gagné au départ). Un énorme merci pour tout!

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail, ainsi que Lucile Duforêt et Aurélien Ponte pour avoir participé à mes comités de thèse et m'avoir accueillie dans leurs laboratoires.

Je tiens également à remercier toutes les personnes que j'ai rencontré et avec qui j'ai eu la chance de travailler durant ma thèse. Un grand merci à Anne et Stéphanie pour leur enthousiasme et leur disponibilité, travailler avec vous fut un réel plaisir et une source d'enrichissement. Mes remerciements vont également à tous les collègues, Francesco, Louise, Lotty, Jean-Luc, Frédéric, Anthony, Marc, Franck, Melika (et bien d'autres) avec qui j'ai eu la chance d'échanger lors de discussions passionnantes.

Ces années de thèse n'auraient pas été les mêmes sans tous les copains du laboratoire (malgré le Covid) : mes colocataires de bureau Rémi, Guillaume, Saïd, Nathan et tous les autres doctorants, stagiaires ou postdocs Marine(s), TERENCE, Claire, Witold, Emilie, Caroline, Nadège, Lloyd (le meilleur binôme de stage), Thomas, Théo, Morgan, Amélie, Marthe, Emma, Laurina, Chloé et Marie. Merci à tous, pour les moments passés ensemble autour d'un café, d'un repas, d'une soirée ou d'une sortie escalade. Je vous souhaite une bonne continuation pour la suite!

Enfin je tiens à remercier ma famille et plus particulièrement mes parents pour avoir toujours été là pour moi et pour m'avoir soutenu tout au long de mes études.

Table des matières

Affidavit	2
Liste de publications et participation aux conférences	3
Résumé	5
Abstract	7
Remerciements	9
Table des matières	10
Table des figures	12
Liste des tableaux	18
1. Introduction	19
1.1. Avant propos	19
1.2. L’océan est-il un long fleuve tranquille?	19
1.3. Le phytoplancton	22
1.3.1. Définition, classification et rôle dans l’océan et sur le climat	22
1.3.2. Cycle de vie du phytoplancton	24
1.4. Quelle est l’influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton?	25
2. Matériel et méthodes	28
2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018	28
2.1.1. Stratégie d’échantillonnage Lagrangienne et adaptative	29
2.1.2. Les données satellites	30
2.1.3. Les mesures <i>in situ</i>	31
2.2. Estimation des vitesses verticales par l’équation- ω	36
2.2.1. Sélection des données dans la zone de front	36
2.2.2. Interpolation en 3 dimensions des données <i>in situ</i>	37
2.2.3. Résolution de l’équation- ω	39
2.2.4. Tests de sensibilité de solveur de calcul des vitesses verticales	40
2.2.5. Comparaison avec les résultats de la campagne PRE-SWOT	46
2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton	47

3. Impact de la dynamique océanique de fine échelle d'énergie modérée sur la structure des communautés phytoplanctonique en Méditerranée Occidentale	51
3.1. Résumé	51
3.2. Article 1	53
3.2.1. Abstract	53
3.2.2. Introduction	54
3.2.3. Materials and methods	56
3.2.4. Results	60
3.2.5. Discussion	72
3.2.6. Conclusion and perspectives	76
4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée	78
4.1. Résumé	78
4.2. Article 2	80
4.2.1. Abstract	80
4.2.2. Introduction	81
4.2.3. Materials and methods	83
4.2.4. Results	87
4.2.5. Discussion	93
4.2.6. Conclusion and perspectives	96
5. Conclusions et perspectives	98
5.1. Discussion et conclusion	98
5.2. Perspectives	100
Bibliographie	104
ANNEXES	118
A. Mesures directes de la vitesse verticale de l'océan.	118
B. Phytoplankton reaction to an intense storm in the northwestern Mediterranean Sea	122
C. Co-encadrements de stages de Master 2 au cours de la période de thèse.	123
D. Appendices	128

Table des figures

1.1. (a) Représentation du Gulf Stream, Franklin-Folder, 1768-1775. (b) Modélisation du Gulf Stream, <i>Perpetual Ocean</i> , NASA.	20
1.2. Diagramme temps-espace des principaux processus physiques et biologiques dans l’océan. Les échelles de temps et d’espace ainsi que les processus étudiés pendant ce travail de thèse sont représentés en couleur. (Figure adaptée d’après Dickey (2003)).	21
1.3. Schéma d’un front océanique séparant deux masses d’eau de densité différente, générant des mouvements verticaux. (Figure extraite de Mahadevan (2016)).	22
1.4. Classification par taille des organismes planctoniques. (Figure adaptée d’après Sieburth et al. (1978)).	23
1.5. Classification simplifiée des organismes phytoplanctoniques. (Figure adaptée d’après Margulis et al. (1998) et Van den Hoek et al. (1995)). . .	23
1.6. Cycle cellulaire du phytoplancton. (Figure adaptée d’après Cau et al. (1999)).	24
1.7. Filaments (ou " <i>patch</i> ") de chla observés dans le détroit de Gibraltar, par le <i>MODIS system on NASA’s Aqua satellite</i> . (Figure extraite de Lévy et al. (2018)).	26
2.1. (a) Route du RV Beautemps-Beaupré durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. La case en noir représente la zone où a été effectué l’échantillonnage Lagrangien. (b) Carte de [Chla] du 11 mai 2018 superposée au tracé de l’échantillonnage Lagrangien à travers les deux eaux contrastées en [Chla]. Les lignes orange et violette délimitent les aller-retours du bateau appelés hippodromes "Ouest-Est" (en orange) et "Nord-Sud" (en violet). Le tracé en rouge représente la route du glider SeaExplorer. . .	30
2.2. (a) Seasoar à bord du Beautemps-Beaupré. (b) Ondulation du Seasoar. (c) Température et salinité (d) corrigées du <i>thermal-lag</i>	32
2.3. (a) Cytomètre en flux CytoSense, embarqué à bord du Beautemps-Beaupré. (b) Représentation schématique du principe de focalisation hydrodynamique au sein du cytomètre en flux CytoSense.	34

2.4. Cytogrammes obtenus avec un seuil de déclenchement de 25 mV par le cytomètre Cytosense. Les <i>Synechococcus</i> (Syn) sont représentés en bleu marine, le picophytoplancton avec l'intensité de FLO le plus bas (Pico1) en orange, le picophytoplancton avec le signal de FWS intermédiaire (Pico2) en bleu clair, le picophytoplancton avec le plus intense signal de FWS (Pico3) en violet, le picophytoplancton à forte fluorescence rouge (PicoHFLR) en rose, le nanophytoplancton à fort ratio SWS/FWS (SNano) en jaune, les autres nanophytoplanctons (RNano) en vert, les Cryptophytes (Crypto) en gris, et le microphytoplancton (Micro) en rouge. La fluorescence et la diffusion de la lumière sont exprimées en unité arbitraires (a.u).	35
2.5. Grille Arakawa-C.	37
2.6. Cartes objectivement interpolées de masse volumique ρ (a,b) et de vitesses horizontales $\mathbf{V}(u, v)$ (c,d) à 25 m (a,c) et 85 m (b,d). La ρ estimée à partir des mesures du Seasoar (a,b) et \mathbf{V} mesurées par ADCP (flèches noires) (c,d), le long des quatre transects de l'hippodrome NS sont superposées à l'interpolation.	39
2.7. Vitesses verticales w (en $m s^{-1}$), à 25 m (a) et 85 m (b).	40
2.8. Carte d'erreur de la cartographie objective sur une grille de résolution de 900 m , avec $L_x = L_y = 15 km$ (a,b,c), $L_x = L_y = 20 km$ (d,e,f) et $L_x = L_y = 30 km$ (g,h,i).	43
2.9. (a,b) Champ géostrophique calculé (en rouge) superposé aux vitesses mesurées par ADCP le long des 4 transects de l'hippodrome NS (en noir), à 25 m (a) et 85 m (b). (b,d) Champ géostrophique calculé (en rouge) superposé aux vitesses mesurées par ADCP interpolées par <i>objective-mapping</i> (en bleu), à 25 m (c) et 85 m (d).	45
2.10. Vitesses verticales w calculées en utilisant le champ géostrophique, à 25 m (a) et 85 m (b).	46
2.11. Comparaison des vitesses verticales obtenues lors de la campagne PRE-SWOT (b) et durant cette thèse (c) à 85 m . La carte (a) représente la localisation de l'échantillonnage de PRE-SWOT (en rouge) et de notre zone d'étude (en rose). Sur la figure (c) nos données de vitesse verticale sont superposées à celles de la campagne PRE-SWOT représentées par les isolignes noires (en $m d^{-1}$).	47
2.12. (a) Sélection des données de cytométrie échantillonnées le long de l'hippodrome NS, dans les deux masses d'eau séparées par le front. La <i>older AW</i> est représentée en bleu marine et la <i>younger AW</i> en bleu ciel. (b) Temps des transects (notés de I à IV) effectués la <i>older AW</i> et la <i>younger AW</i> , servant à reconstruire une journée type de 24 h dans chaque masse d'eau.	49
2.13. Transition d'une cellule entre chaque classe de taille au cours du temps, résultant de l'alternance entre phase de croissance et de division. (Figure extraite de Sosik et al. (2003)).	50

3.1. Horizontal velocities measured by VMADCP at 25 m, along the WE (a) and NS (b) transects, superimposed onto the FSLE field for the corresponding date (i.e. 9 May 2018 and 11 May 2018, respectively). Unit for FSLE is day^{-1}	61
3.2. Θ - S_A diagrams of data collected along the WE (a) and the NS (c) transects. The "younger AW" is represented in light blue and the "older AW" in dark blue. Intermediate water is also represented in pink. The isopycnal $28.45 kg m^{-3}$, separating surface waters from the deeper ones, is highlighted in red. Triangles in panels (b) and (d) indicate the geographical position of the separation between the two types of AW along the corresponding transect.	64
3.3. Vertical sections of conservative temperature Θ (a, d), absolute salinity S_A (b, e), and density ρ (c, f), sampled by the Seasoar along the WE transect (left) and along the NS transect (right). The Seasoar trajectory is represented by the black lines. The triangle indicates the location of the front area between the two types of AW represented in light and dark blue (see Fig. 3.2b and Fig. 3.2d respectively).	65
3.4. Abundances (in cells per cubic centimeter) of the phytoplankton groups along the WE transect, superimposed upon the FSLE field. Triangles indicate the front area. (a) <i>Synechococcus</i> , (b) Pico1, (c) Pico2, (d) Pico3, (e) PicoHFLR, (f) Microphytoplankton, (g) RNano, (h) SNano, (i) Cryptophytes.	67
3.5. As in Fig. 3.4, but for NS transect.	68
3.6. (a) Principal component analysis in the first factorial plane. (b) Representation in two dimensions of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm. (c) Spatio-temporal representation of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm. (d) Geographical representation of these clusters, superimposed upon the FSLE field, 11 May 2018.	71
3.7. A schematic view of the of PROTEVSMED-SWOT results in the surface layer. A narrow frontal area, characterized by the change in direction of the horizontal current and by opposite vertical movements, corresponds to a rapid shift in hydrological properties and biological content of the two water masses separated by the front. For simplicity's sake, only two groups of phytoplankton, <i>Synechococcus</i> (Syn) and Microphytoplankton (Micro), are indicated, but their contrasted abundances are also representative of those of other phytoplankton groups.	76
4.1. Temporal evolution of sea surface conservative temperature (Θ) in $^{\circ}C$, absolute salinity (S_A) in $g kg^{-1}$, and phytoplankton abundances in $cells cm^{-3}$, from 11 May 00:00 to 13 May 12:00 (UTC). Vertical colors correspond to the two water masses separated by the front (see Fig. 2.12).	88

4.2.	Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for <i>Synechococcus</i> in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu E m^{-2} s^{-1}$).	91
4.3.	Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for RNano in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu E m^{-2} s^{-1}$).	92
4.4.	Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for SNano in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu E m^{-2} s^{-1}$).	93
4.5.	Distribution of phytoplankton biovolumes and abundances in the frontal area. Figure adapted from Tzortzis et al. (2021).	95
5.1.	Résultats préliminaires de la campagne CALYPSO 2022. (Extraits du rapport de stage M2 de Laurina Oms, cf Annexe C.) (a, b) : abondances phytoplanctoniques de PICO et HSNANO en surface du 28 février au 9 mars superposées aux trajectoires des bouées dérivantes (en bleu). (c, d) : abondances phytoplanctoniques de PICO et HSNANO le long des profils CTD. Les points noirs représentent la projection en 2D des points d'échantillonnage.	101
5.2.	(a) Schéma du satellite SWOT. Figure extraite du site https://swot.cnes.fr/fr/ (dernier accès 6 janvier 2023). (b) Orbite de SWOT durant la <i>fast-sampling phase</i> . Les cercles de couleur indiquent les points de croisements d'orbite (<i>cross-overs</i>) échantillonnés par des campagnes en mer avant le lancement de SWOT et durant la <i>fast-sampling phase</i> .	103
1.	Déploiement du FF-ADCP lors de la campagne FUMSECK.	119
2.	Tests du VVP, en bassin à la COMEX (a) et en rade de Marseille (b).	121
3.	Résultats préliminaires issus du traitement des données ADCP (b) et MVP (c, d, e, f), réalisés à bord de l'Atalante durant la campagne PROTEVS-GIB 2020 (a).	124
4.	Résultats préliminaires issus du traitement des données de cytométrie en flux, réalisés à bord du Pourquoi Pas, durant la campagne CALYPSO 2022. (a) Identification des groupes de phytoplancton. (b) Suivi temporel des abondances de <i>Synechococcus</i> , (c) Cartographie des abondances de <i>Synechococcus</i> , (d) Comparaison des abondances de <i>Synechococcus</i> avec la température de surface mesurée par le TSG.	126
5.	Auto-covariance de la masse volumique à 25 m.	128

6.	Horizontal velocities measured by VMADCP, along transects of the WE hippodrome (a), (b), (c) and the NS hippodrome (d), (e), (f), (g), (h), (i). (a) 8 May 12:50–9 May 00:30 (b) 9 May 09:00–9 May 15:30 (c) 9 May 16:50–9 May 23:45 (d) 11 May 02:00–11 May 08:40 (e) 11 May 10:00–11 May 16:45 (f) 11 May 17:55–12 May 00:50 (g) 12 May 01:50–12 May 08:20 (h) 12 May 09:30–12 May 16:40 (i) 12 May 17:30–13 May 00:20 The lines in bold correspond to the WE and the NS transects described in the manuscript, and also represented in Fig. 3.2. In our study, we have chosen to select transect (c) for the WE hippodrome, due to a lack of temperature and salinity data for the other transects of the WE hippodrome, resulting from technical problems with the Seasoar.	129
7.	$\Theta-S_A$ diagrams measured by the SeaExplorer glider along the outward route (a) : 6 May 2018 00:00–9 May 2018 21:00 UTC, and the return route (b) : 10 May 2018 00:00–13 May 2018 21:00 UTC. As in Figure 3.2, the "younger AW" is represented in light blue whereas the "older AW" is represented in dark blue. Intermediate water and deeper water are represented in pink and black, respectively. The isopycnals 28.2 and 28.9 $kg\ m^{-3}$, separating surface waters from deeper water, are also shown. .	130
8.	Vertical profiles of [Chla] (a, c) and dissolved oxygen concentration (b, d), measured by the SeaExplorer glider, along the outward route (left) : 6 May 2018 00:00–9 May 2018 21:00 UTC, and along the return route (right) : 10 May 2018 00:00–13 May 2018 21:00 UTC. The SeaExplorer glider trajectory is depicted by the black lines. The data were selected between the surface and 250 m for a better visualization of the surface layer.	131
9.	Box-and-whisker plots for the comparison of (a) [Chla] (in micrograms per litre), (b) fluorescence intensities of tyrosine-like fluorophore (Peak B in RU) and (c) fluorescence intensities of tryptophan-like fluorophore (Peak T in RU) between "younger and older AW". The bottom and top of the box are the 25th and 75th percentiles, respectively, whereas the central line is the 50th percentile (the median), and the cross is the mean. The ends of the error bars correspond to the 10th percentile (bottom) and to 90th percentile (top). All the SeaExplorer glider transects are considered here (all data acquired from 6 to 15 May 2018). "Younger AW" corresponds to samples showing salinity between 37.20 and 37.84, and temperature between 14.5 and 17.4 $^{\circ}C$ ($n = 1657$). "Older AW" corresponds to samples with salinity between 37.82 and 38.14, and temperature between 14.0 and 18.3 $^{\circ}C$ ($n = 11760$). Mean values of Chla, Peak B and Peak T of "older AW" are significantly higher than those of "younger AW" (t-test, $p < 0.0001$).	132
10.	Reconstruction of irradiance during 24 h in the older AW (a) and the younger AW (b). Computation of trapezoidal integration of irradiance, in the older AW, $E1 = 286\ \mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ and in the younger AW, $E2 = 299\ \mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$	133

11. Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for Pico1 in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu E m^{-2} s^{-1}$). . . 134

Liste des tableaux

2.1. Intensités moyennes de w (en $m s^{-1}$) aux profondeurs de 25, 85 et 133 m , calculées pour différentes résolutions de mailles de grille (en km) le long des axes x (i.e., orienté Ouest-Est (OE)) et y (i.e., orienté Nord-Sud (NS)), avec $L_x = L_y = 30 km$ et $\theta = 18.4^\circ$	41
2.2. Intensité moyenne de w (en $m s^{-1}$) sur une grille de 900 m de résolution et pour différentes valeurs de (L_x, L_y) , à 3 niveaux de profondeurs. . . .	42
3.1. Results of the iterative algorithm to determine the best separation between the two types of AW along the Seasoar transects of the WE and NS hippodromes. The lines in bold correspond to the WE and the NS transects represented in Fig. 3.2. Only one transect is available for WE hippodrome due to technical problems encountered with the towed fish.	62
3.2. Size and abundances of the nine phytoplankton groups, identified by flow cytometry analysis in Fig. 2.4	66
3.3. Description of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm and represented in Fig. 3.6b, 3.6c and 3.6d. The local averages (μ_{local} , i.e. the average of each variable in a cluster) are compared with the global average (μ_{global} , i.e. the average of each variable for the complete dataset) to highlight the contribution of each variable to a cluster. Note that only the five most discriminating variables, determined with the standard deviation (σ) are shown for each cluster. Absolute salinity (S_A) is measured in grams per kilogram, conservative temperature (Θ) in degrees Celsius and phytoplankton abundances in cells per cubic centimeter. The bold lines represent the variables with the greatest contribution to each cluster (i.e. with local average > global average). .	70
4.1. Model parameters.	87
4.2. Means of biovolumes (v_{mean} in μm^3), growth rates (μ_{size}, μ_{ratio} in d^{-1}) and loss rate (l in d^{-1}) values for the phytoplankton groups, in the older and younger AW. μ_{size} represents the PFG intrinsic growth rates (d^{-1}) and mean size ratio $\mu_{ratio} = \ln(v_{max}/v_{min})$ was calculated to provide an indication about the model performance and the synchronicity of populations (Dugenne et al., 2014).	90

1. Introduction

Sommaire

1.1. Avant propos	19
1.2. L'océan est-il un long fleuve tranquille?	19
1.3. Le phytoplancton	22
1.3.1. Définition, classification et rôle dans l'océan et sur le climat	22
1.3.2. Cycle de vie du phytoplancton	24
1.4. Quelle est l'influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton?	25

1.1. Avant propos

Depuis toujours, l'humanité entretient une relation ambivalente avec le milieu marin, à la fois teintée de fascination et d'appréhension en raison de l'immensité et de l'hostilité de ce milieu si particulier. Aujourd'hui, nous savons que l'océan joue un rôle fondamental sur nos vies en influant sur notre environnement. En effet, il est un important régulateur du climat et est aussi un réservoir considérable de biodiversité. Il représente donc un enjeu clé pour de nombreuses activités humaines, en raison des importantes ressources alimentaires, médicales, énergétiques, minérales... qu'il recèle. C'est pourquoi il est essentiel de le décrire, de comprendre son fonctionnement et de prédire son évolution future.

1.2. L'océan est-il un long fleuve tranquille ?

L'océan représente 71 % de la surface de la planète, soit 360 millions de km^2 , pour une profondeur moyenne de 3800 m. Ses dimensions vertigineuses pour l'Homme en font un milieu complexe voire hostile (i.e., tempête), difficile d'accès et par conséquent très peu échantillonné dans le passé. En effet, comparativement à d'autres disciplines, l'océanographie est une science relativement jeune, les premières campagnes océanographiques datant seulement de la fin du XIX^{ème} siècle. Aujourd'hui encore l'organisation des campagnes en mer reste un véritable challenge, nécessitant de déployer d'importantes compétences technologiques et scientifiques. C'est pourquoi, la circulation océanique a pendant longtemps été décrite à partir de modèles théoriques, comme ceux de Sverdrup, Stommel ou Munk, qui proposèrent une vision stationnaire de l'écoulement des grands courants océaniques. Ce n'est que

1. Introduction – 1.2. L’océan est-il un long fleuve tranquille ?

dans les années 1960, grâce au développement technologique, en particulier l’observation satellite et l’utilisation de bouées dérivantes, que les premières mesures à plus haute fréquence temporelle et spatiale ont pu être réalisées, mettant en évidence des instabilités à différentes échelles. Un exemple célèbre est celui du Gulf Stream, pour lequel les observations Lagrangiennes de Richardson (1980) ont bouleversé la vision classique de ce courant représenté auparavant comme un long fleuve tranquille (Fig. 1.1a), alors qu’en réalité il s’apparente d’avantage à une rivière tourbillonnante (comme représenté par la modélisation *Perpetual Ocean* de la NASA, <https://www.nasa.gov/topics/earth/features/perpetual-ocean.html>, Fig. 1.1b).

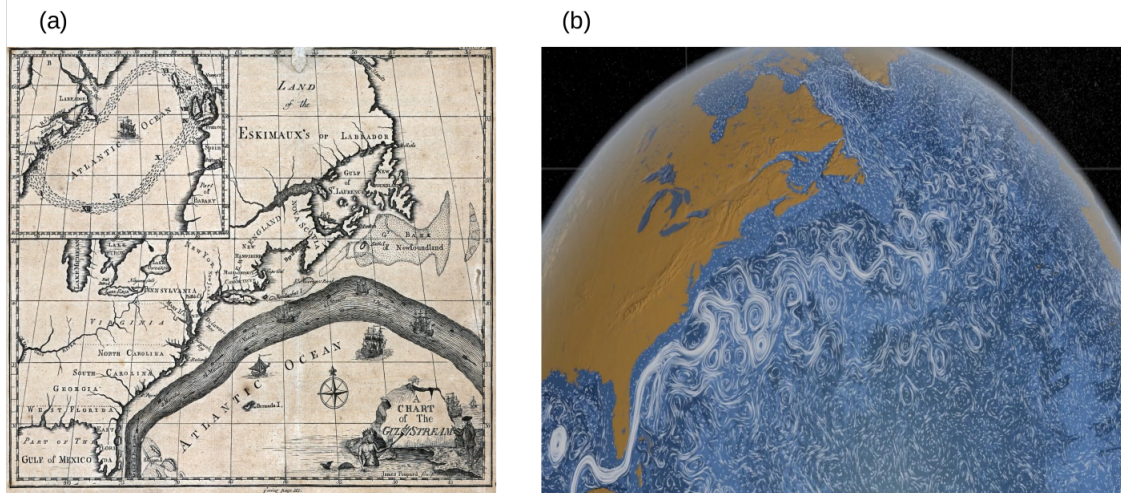


FIGURE 1.1. – (a) Représentation du Gulf Stream, Franklin-Folder, 1768-1775.

(b) Modélisation du Gulf Stream, *Perpetual Ocean*, NASA.

L’idée du caractère tourbillonnaire de la circulation océanique a été renforcée dans les années 1990, grâce aux observations satellites et au développement de modèles numériques atteignant une résolution de l’ordre du rayon de déformation de Rossby. Ces structures tourbillonnaires atteignant quelques dizaines à quelques centaines de kilomètres, et ayant une durée de vie de plusieurs mois, sont caractéristiques de la variabilité dite de méso-échelle (Fig. 1.2).

1. Introduction – 1.2. L'océan est-il un long fleuve tranquille?

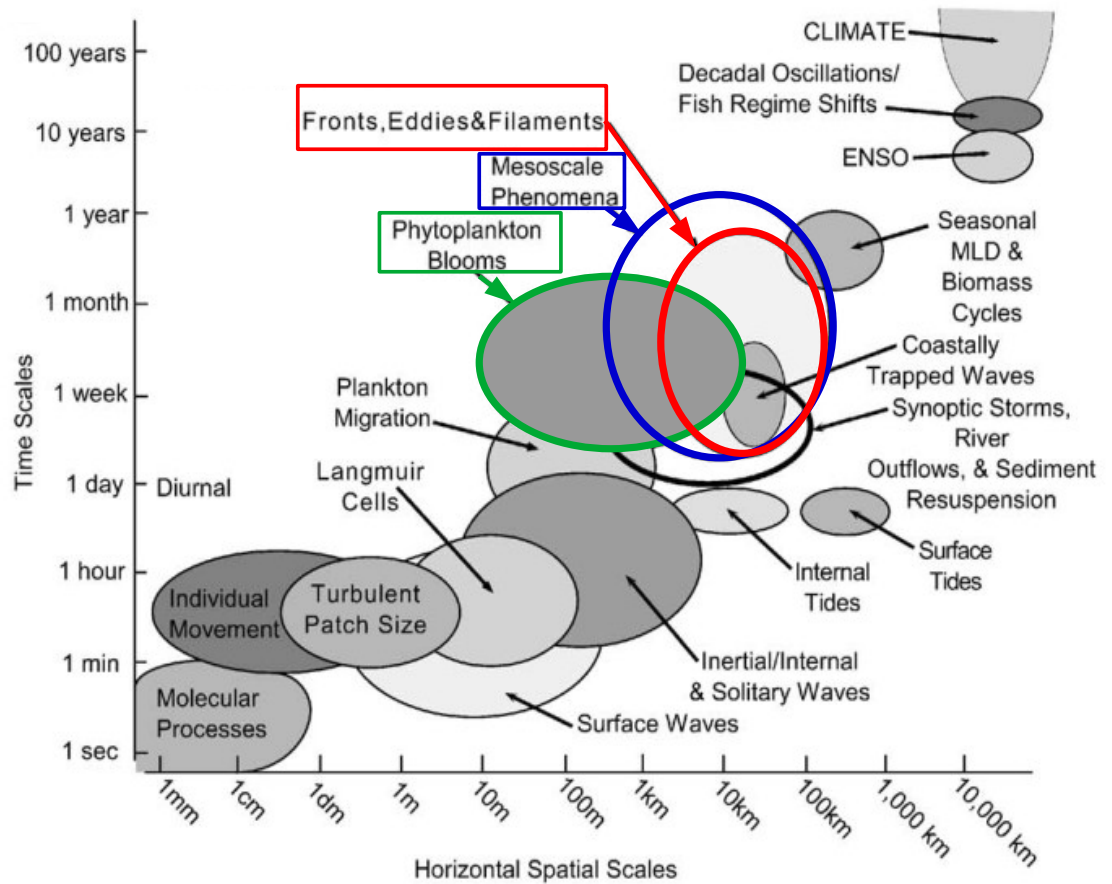


FIGURE 1.2. – Diagramme temps-espace des principaux processus physiques et biologiques dans l'océan. Les échelles de temps et d'espace ainsi que les processus étudiés pendant ce travail de thèse sont représentés en couleur. (Figure adaptée d'après Dickey (2003)).

Des structures de fine échelle telles que les fronts ou les filaments d'énergie faible à modérée peuvent être induites par la déformation de masses d'eau provoquée par l'interaction des tourbillons de méso-échelle (X. Capet et al., 2008a; McWilliams, 2016). Ces fronts évoluent rapidement et par conséquent leur durée de vie est relativement courte, de l'ordre de quelques jours à quelques semaines (X. Capet et al., 2008b). Ils sont également des lieux propices à la formation de vitesses verticales (Rudnick, 1996; Lapeyre et al., 2006, e.g.) (Fig. 1.3). Il est important de distinguer ce type de fronts, de ceux associés aux forts courants (Stammer, 1997), comme le Gulf Stream ou le Kuroshio (Clayton et al., 2014). En effet, ces derniers sont caractérisés par des échelles latérales de l'ordre de 50 à 100 km et sont appelés "persistants" car ils peuvent perdurer pendant plusieurs mois.

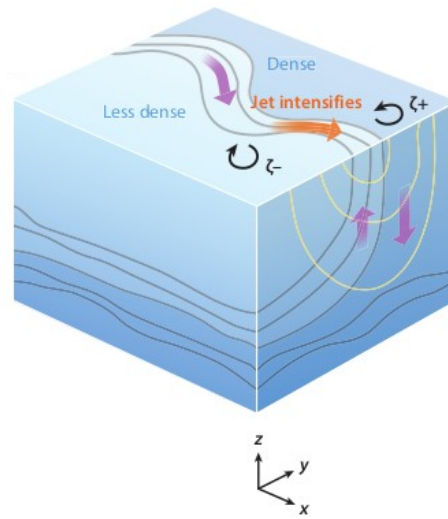


FIGURE 1.3. – Schéma d'un front océanique séparant deux masses d'eau de densité différente, générant des mouvements verticaux. (Figure extraite de Mahadevan (2016)).

1.3. Le phytoplancton

1.3.1. Définition, classification et rôle dans l'océan et sur le climat

Le terme de plancton a été introduit pour la première fois par Hensen en 1887 (Dolan, 2021). Il se définit comme l'ensemble des organismes pélagiques, animaux ou végétaux, entraînés passivement par les mouvements d'eau. Le phytoplancton représente la partie "végétale" de cet ensemble, c'est à dire des organismes capables de réaliser la photosynthèse. Les analyses génétiques combinées à la taxinomie et l'écologie ont révélé une réalité beaucoup plus complexe. En effet, le phytoplancton regroupe des organismes procaryotes dont l'ADN est libre dans le cytoplasme, et des organismes eucaryotes dont l'ADN est contenu dans un noyau, le tout formant une communauté d'une très grande diversité (Brum et al., 2015; De Vargas et al., 2015).

Les organismes planctoniques sont fréquemment divisés en se basant sur des critères taxinomiques, sur leur rôle fonctionnel dans l'écosystème ou encore en se basant sur des aspects méthodologiques. Le schéma de classification de Sieburth et al. (1978) permet de distinguer dans le plancton des compartiments écologiques auxquels correspondent des classes de taille relativement bien individualisées (Fig. 1.4).

1. Introduction – 1.3. Le phytoplancton

classes de taille / com-partiment	FEMTO-PLANCTON < 0,2 µm	PICO-PLANCTON 0,2 - 2,0 µm	NANO-PLANCTON 2,0 - 20 µm	MICRO-PLANCTON 20 - 200 µm	MESO-PLANCTON 0,2 - 20 mm	MACRO-PLANCTON 2 - 20 cm	MEGA-PLANCTON 20 - 200 cm	
						NECTON 2 - 20 cm	NECTON 2 - 20 dm	NECTON 2 - 20 m
VIRO-PLANCTON	■							
BACTERIO-PLANCTON		■						
PHYTO-PLANCTON		■	■	■	■	■		
PROTOZO-PLANCTON			■	■	■	■		
METAZOO-PLANCTON					■	■	■	
NECTON						■	■	■

FIGURE 1.4. – Classification par taille des organismes planctoniques. (Figure adaptée d'après Sieburth et al. (1978)).

Le phytoplancton est largement dominé en terme d'abondance par le picophytoplancton procaryote tels que les cyanobactéries *Prochlorococcus* et *Synechococcus* (Chisholm et al., 1992), tandis que le phytoplancton eucaryote caractérise le nano et le microphytoplancton (Fig. 1.5).








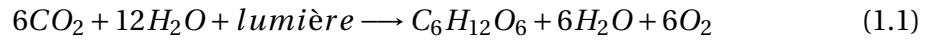
Super-règne	Règne (sous-règne)	Division	Classe (nom usuel)	Genre	Classe de taille	
PROCARYOTES	Bactéries	Cyanophyceae	Cyanobactéries	<i>Prochlorococcus</i> , <i>Synechococcus</i> 	Pico	
EUCARYOTES	Protistes	Dinophyta	Dinoflagellés	<i>Ceratium</i> <i>Ornithocercus</i>  	Micro	
		Heterokontophyta	Chrysophycées			
			Diatomées	<i>Cocconeis</i> <i>Thalassiosira</i>  	Micro	
			Silicoflagellés			
		Haptophyta	Haptophycées	<i>Emiliana</i> <i>Discosphaera</i>  	Nano	
		Cryptophyta	Cryptophycées			
Chlorophyta	Chlorophycées					

FIGURE 1.5. – Classification simplifiée des organismes phytoplanctoniques. (Figure adaptée d'après Margulis et al. (1998) et Van den Hoek et al. (1995)).

A l'instar des plantes terrestres, le phytoplancton est lui aussi capable de réaliser la photosynthèse. En effet, les cellules phytoplanctoniques contiennent des pigments photosynthétiques, qui leur permettent d'utiliser l'énergie lumineuse pour assimiler le CO_2 et produire de l' O_2 ainsi que de la matière organique (Eq. 1.1).



Le phytoplancton forme donc la base du réseau trophique marin. D'autre part, l'assimilation du CO_2 et son transfert vers l'océan profond, processus connu sous le terme de pompe biologique de carbone (Falkowski et al., 1998) contribue à la séquestration de près de 30 % des émissions de CO_2 anthropique (Le Quéré et al., 2005). En effet, chaque année entre 5 et 15 Pg de carbone sont transférés vers l'océan profond soit par transfert direct du phytoplancton par agrégation et sédimentation soit après avoir transité par d'autres échelons trophiques.

1.3.2. Cycle de vie du phytoplancton

La vie de la plupart des cellules phytoplanctoniques se déroule en suivant un rythme circadien (de 24 h) caractérisé par l'alternance de croissance et de division cellulaire (Fig. 1.6).

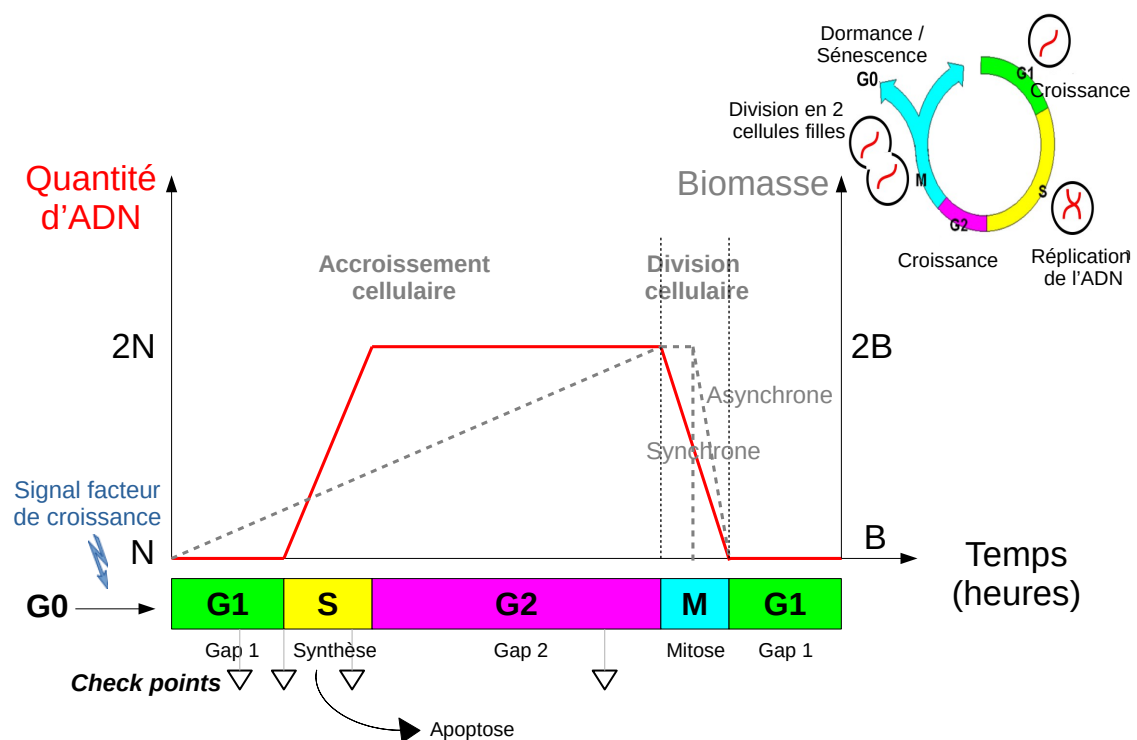


FIGURE 1.6. – Cycle cellulaire du phytoplancton. (Figure adaptée d'après Cau et al. (1999)).

1. Introduction – 1.4. Quelle est l'influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton ?

La croissance cellulaire a lieu durant l'interphase qui se subdivise en trois phases successives (G1, S et G2). L'entrée du cycle cellulaire dans la première phase nommée *Gap 1* (G1) est sous la dépendance de signaux de l'environnement, comme par exemple la lumière. Durant G1, la cellule effectue sa croissance et sa différenciation, mais il n'y a pas de synthèse d'ADN dont la quantité reste fixe. A la suite de G1, la cellule peut choisir de poursuivre son cycle, ou bien elle peut faire une pause dans l'attente de conditions favorables et ainsi sortir du cycle et entrer en dormance (G0). G1 est généralement la phase la plus longue chez les eucaryotes, sa durée pouvant représenter 55 % du temps de génération pour certaines espèces (Vaulot et al., 1987). La synthèse (S) correspond à la réplication de l'ADN, dont la quantité est exactement doublée à la fin de cette phase. D'éventuelles erreurs de copie de l'ADN peuvent être corrigées durant la synthèse. En revanche, si ces anomalies de l'ADN sont non réparables, la cellule s'autodétruit par apoptose (ou mort cellulaire programmée). Durant la phase G2, la quantité d'ADN reste égale. Enfin c'est au cours de la mitose (M) que la cellule se divise pour donner 2 cellules filles identiques. La progression du cycle cellulaire est strictement contrôlée et peut même être stoppée temporairement en plusieurs points de contrôle (*check points*) qui ont pour but de vérifier en particulier l'intégrité de l'ADN.

1.4. Quelle est l'influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton ?

Depuis les travaux historiques de Riley (1942) et Sverdrup (1953) sur le rôle de la turbulence verticale dans la floraison printanière, ainsi que ceux de Haury et al. (1978) sur le rôle de la dynamique océanique sur la distribution spatiale du plancton, il est admis que la physique de l'océan affecte la dynamique des communautés planctoniques. Les observations satellites, comme celles décrites dans les travaux de Gower et al. (1980) et Yoder et al. (1987) sont venues renforcer cette idée, en introduisant la notion de "*patchiness*" pour qualifier la distribution du phytoplancton sous forme de filaments de chlorophylle *a* (chl_a) (Fig. 1.7).

1. Introduction – 1.4. Quelle est l'influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton?

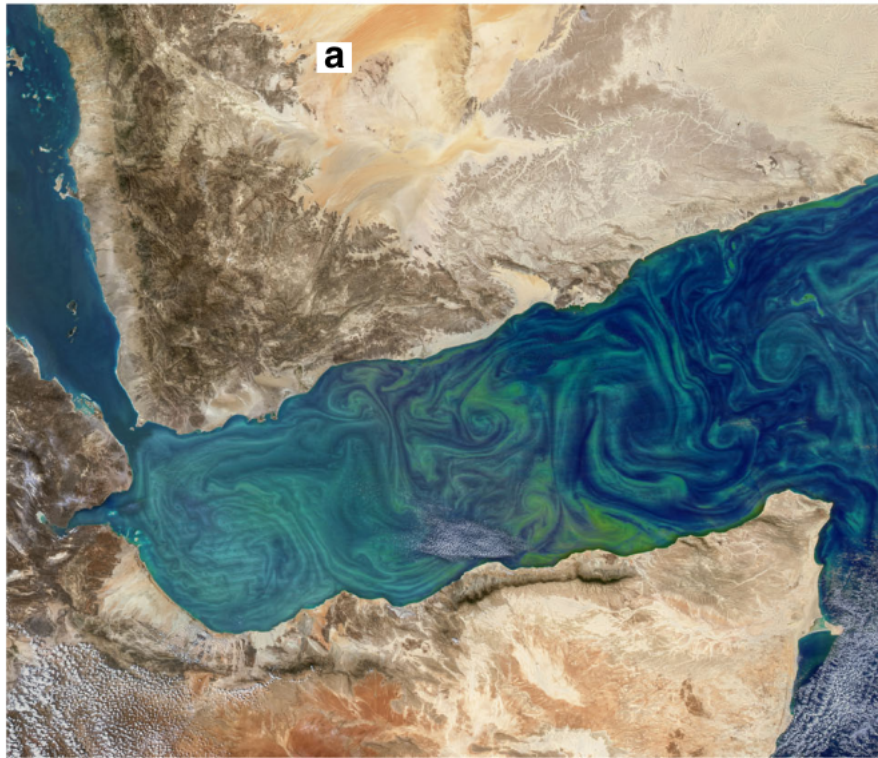


FIGURE 1.7. – Filaments (ou "patch") de chl a observés dans le détroit de Gibraltar, par le MODIS system on NASA's Aqua satellite. (Figure extraite de Lévy et al. (2018)).

Plusieurs théories ont depuis été avancées, pour tenter d'expliquer l'apparition des blooms phytoplanctonique et la distribution de ces organismes. De nombreuses études se sont penchées sur le rôle exercé par la dynamique océanique de fine échelle sur l'occurrence du phytoplancton, appelée aussi production primaire. La plupart de ces travaux ont été réalisés dans des zones de fronts. En effet, les structures frontales sont généralement associées à des mouvements verticaux ascendants (*upwellings*) ou descendants (*downwellings*) (Rudnick, 1996). Les résultats ont montré que les vitesses verticales ont un fort impact sur le phytoplancton (Lévy et al., 2012). En modulant l'apport en nutriments depuis les couches profondes vers la zone éclairée, elles permettent au phytoplancton de se développer en surface. De plus, les mouvements descendants peuvent entraîner les cellules phytoplanctoniques vers les couches profondes dans lesquelles l'énergie lumineuse n'est pas suffisante pour ces organismes.

Si le rôle des fine échelles, notamment des fronts, sur la production primaire est aujourd'hui relativement bien connu, en revanche leur effet sur la distribution des organismes phytoplanctoniques demeure mal compris et incertain. Cet aspect a en effet été peu étudié, et la plupart des connaissances dont nous disposons sont issues de modèles numériques. Bien que les connaissances apportées par ces modèles

1. Introduction – 1.4. Quelle est l'influence de la dynamique de fine échelle sur le phytoplancton ?

soient importantes, il est désormais nécessaire de venir les compléter et les renforcer à l'aide de données et d'analyses *in situ*. Les résultats de modèles ont mis en avant le fait que les fronts peuvent parfois jouer le rôle de barrière, capables de séparer des masses d'eau et des communautés phytoplanctoniques distinctes, formant ainsi des zones favorables pour certains types de phytoplancton, définies comme étant des niches fluïdo-dynamiques (d'Ovidio et al., 2010; Lévy et al., 2015). Or à notre connaissance, la majorité de ces études se sont focalisées sur des fronts intenses et persistants (comme décrits précédemment), formés dans des courants de bord ouest comme le Gulf Stream ou le Kuroshio (Barton et al., 2010; Clayton et al., 2014) qui sont souvent des régions de *hotspot* de diversité. Cependant ces types de front ne sont pas représentatifs de l'océan global, largement oligotrophe et dominé par des fronts d'énergie faible à modérée et de durée de vie plus courte. Cela amène aux questionnements suivants :

Les fronts d'énergie faible à modérée peuvent-ils générer des forçages physiques similaires à ceux observés dans les fronts plus intenses ?

Ces forçages sont-ils suffisants pour jouer un rôle sur la dynamique et la distribution des communautés phytoplanctoniques ?

Pour répondre à ces problématiques, dans cette thèse nous nous sommes focalisés sur le cas d'un front d'énergie modérée, situé en Méditerranée Occidentale, au sud des Baléares. Une première étude a été consacrée à la caractérisation des phénomènes physiques à la fois hydrodynamique et hydrologique associés à ce front, afin de mettre en évidence leurs effets sur les groupes phytoplanctoniques présents dans cette zone (cf chapitre 3).

Néanmoins, à l'issue de cette étude une question est apparue : **Les abondances contrastées de phytoplancton, observées de part et d'autre du front, sont-elles uniquement dues à l'effet du front ou d'autres phénomènes en particulier au niveau biologique peuvent intervenir ?**

En effet, des nombreux processus biologiques, comme par exemple la prédation par le zooplancton et la lyse virale, influencent les abondances de phytoplancton et impactent leur distribution. De plus, la dynamique cellulaire du phytoplancton alternant entre phase de croissance et de division peut également moduler les abondances de phytoplancton. C'est sur ce dernier point que nous nous sommes focalisés dans une deuxième étude (cf chapitre 4), dans laquelle la reconstruction du cycle cellulaire des différents groupes phytoplanctoniques identifiés par cytométrie en flux a apporté un nouvel éclairage sur le lien entre la distribution des micro-organismes phytoplanctoniques et leurs dynamiques intrinsèques.

D'une façon plus générale, l'objectif de cette thèse est d'élargir notre compréhension du fonctionnement global de l'océan, à partir de l'étude d'une structure précise et localisée dans une région peu intense et oligotrophe similaire à la grande majorité de l'océan. Le second objectif est de venir compléter les connaissances actuelles sur le lien étroit entre la dynamique océanique de fine échelle et celle des communautés phytoplanctoniques.

2. Matériel et méthodes

Sommaire

2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018	28
2.1.1. Stratégie d'échantillonnage Lagrangienne et adaptative	29
2.1.2. Les données satellites	30
2.1.3. Les mesures <i>in situ</i>	31
2.1.3.1. Les mesures physiques	31
2.1.3.2. Les mesures par cytométrie en flux automatisée	33
2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω	36
2.2.1. Sélection des données dans la zone de front	36
2.2.2. Interpolation en 3 dimensions des données <i>in situ</i>	37
2.2.3. Résolution de l'équation- ω	39
2.2.4. Tests de sensibilité de solveur de calcul des vitesses verticales	40
2.2.4.1. Résolution de la grille	40
2.2.4.2. Variation des coefficients de corrélation	41
2.2.4.3. Estimation de la vitesse verticale en utilisant la vitesse horizontale géostrophique calculée	44
2.2.5. Comparaison avec les résultats de la campagne PRE-SWOT	46
2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton	47

2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

La campagne PROTEVSMED-SWOT (Prévision Océanique, Turbidité, Écoulement, Vagues et Sédimentologie en Méditerranée; *Surface Water and Ocean Topography*) s'est déroulée en Méditerranée occidentale, au sud des îles Baléares, du 30 avril au 18 mai 2018, à bord du RV Beautemps-Beauprès (Fig. 2.1a) (Dumas, 2018; Garreau et al., 2020). Cette campagne est associée au projet BIOSWOT (PI F. d'Ovidio, LOCEAN-IPSL, co-PIs A.M. Doglioli et G. Grégori, MIO) soutenu par le Centre National d'Études Spatiales (CNES, <https://cnes.fr/en>, dernier accès 6 janvier 2023). Ce projet a pour objectif d'étudier la dynamique associée aux structures de fine échelle, en combinant des données *in situ* et des données satellites, afin de pouvoir observer l'impact des processus à fine échelle sur la biogéochimie.

2.1.1. Stratégie d'échantillonnage Lagrangienne et adaptative

Un écoulement peut être caractérisé en suivant deux approches différentes : Eulérienne ou Lagrangienne. L'approche Eulérienne adopte un référentiel fixe par rapport à l'écoulement, tandis que l'approche Lagrangienne consiste à suivre chaque particule de fluide le long de sa trajectoire dans l'espace et dans le temps. Cette méthode s'avère être un outil efficace pour certaines analyses biogéochimiques, pour lesquelles il est nécessaire de suivre la dispersion de traceurs en se plaçant dans un référentiel Lagrangien afin de négliger les processus d'advection horizontale. Cela a notamment été mis en évidence par les travaux de Law et al. (1998) et Stanton et al. (1998), qui ont utilisé cette approche pour suivre l'enrichissement en fer de certaines masses d'eau, au moyen de traceurs chimiques et de bouées dérivantes. Cette stratégie d'échantillonnage Lagrangienne a par la suite été adaptée pour étudier les processus physiques et biogéochimiques associés aux structures de méso et fine échelle. C'est le cas notamment des campagnes LATEX, qui ont mis en place une stratégie Lagrangienne et adaptative basée sur une utilisation combinée de données satellites, de résultats de modèles numériques et de mesures *in situ*, permettant de suivre des structures méso- ou fine échelles en temps quasi-réel et ainsi d'adapter la route du navire (Nencioli et al., 2011; A. Doglioli et al., 2013; Petrenko et al., 2017). De nombreuses campagnes ont depuis adopté cette méthode d'échantillonnage, comme par exemple les campagnes LatMix (Shcherbina et al., 2015), KEOPS2 (d'Ovidio et al., 2015), OUTPACE (Moutin et al., 2015), OSCAHR (A. Doglioli, 2015), AlborEx (Pascual et al., 2017), TONGA (Guieu et al., 2019), FUMSECK (Barrillon, 2019).

Durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018, une stratégie Lagrangienne et adaptative a été mise en place dans le but d'identifier une structure de fine échelle et de suivre son évolution au cours du temps. Cette stratégie d'échantillonnage s'est appuyée à la fois sur l'utilisation de données satellites traitées grâce au logiciel SPASSO (*Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises*, <https://spasso.mio.osupytheas.fr>, dernier accès : 6 janvier 2023) par une équipe à terre, et sur les données *in situ* mesurées par l'équipe embarquée. En effet, en combinant les données satellites telles que l'altimétrie, la couleur de l'eau comme la SST (*Sea Surface Temperature*) et la chlorophylle a (Chla), SPASSO permet de suivre l'évolution temporelle et spatiale des structures de fine échelle en temps quasi-réel (*near real time*) et en temps différé (*delayed time*). La description des données satellites utilisées pendant la campagne sera détaillée dans la partie 2.1.2. Au cours de la campagne, l'analyse des cartes générées par SPASSO a mis en évidence deux régions distinctes, caractérisées par leur différence dans la concentration de chlorophylle a ([Chla]) en surface. La stratégie d'échantillonnage du bateau a consisté à effectuer des aller-retours dans ces deux régions contrastées, un aller-retour correspondant à une période de 8 heures. En effet, en plus de vouloir échantillonner une structure de fine échelle comme lors des campagnes précédentes, l'autre objectif de la campagne PROTEVSMED-SWOT était d'adapter l'échantillonnage temporel aux échelles de temps biologiques, afin de saisir le cycle diurne du phytoplancton (cf partie 2.3). Dans la suite du manuscrit, ces allers-retours du bateau mis en évidence sur la carte

2. Matériel et méthodes – 2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

(Fig. 2.1b) sont appelés "hippodromes" en raison de leur forme particulière. L'hippodrome Ouest-Est (OE) représenté en orange sur la figure 2.1b a eu lieu du 8 mai 15:30 au 10 mai 2018 17:30 UTC, tandis que l'hippodrome Nord-Sud (NS) représenté en violet a eu lieu du 11 mai 2:00 au 13 mai 2018 8:30 UTC.

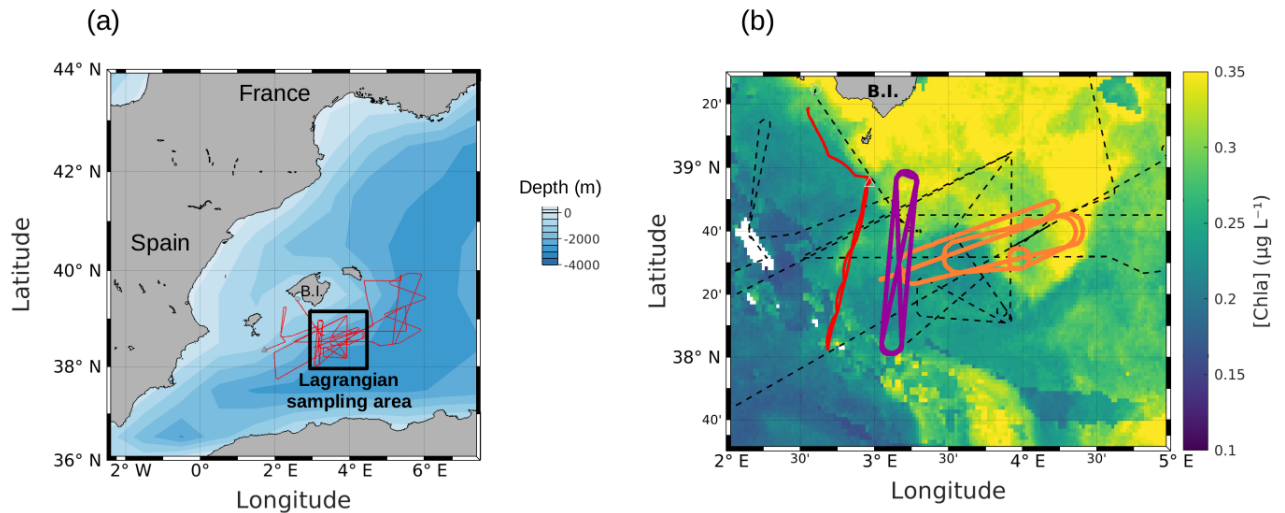


FIGURE 2.1. – (a) Route du RV Beautemps-Beaupré durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. La case en noir représente la zone où a été effectué l'échantillonnage Lagrangien.

(b) Carte de [Chla] du 11 mai 2018 superposée au tracé de l'échantillonnage Lagrangien à travers les deux eaux contrastées en [Chla]. Les lignes orange et violette délimitent les aller-retours du bateau appelés hippodromes "Ouest-Est" (en orange) et "Nord-Sud" (en violet). Le tracé en rouge représente la route du glider SeaExplorer.

2.1.2. Les données satellites

Différentes données satellites ont été utilisées durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. Les données de SST (niveaux 3 et 4, résolution 1 km) et de Chla (niveau 3, résolution 1 km), ont été fournies par Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS, <https://marine.copernicus.eu>, dernier accès : 6 janvier 2023) et par Collecte Localisation Satellites (CLS, <https://www.cls.fr/en/>, dernier accès : 6 janvier 2023) avec le soutien du CNES. Concernant, l'élévation du niveau de l'eau mer (*Sea Surface Height*, SSH) et les courants géostrophiques dérivés, ces données ont été fournies par le réseau global AVISO (*Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic*, <http://www.aviso.altimetry.fr>, dernier accès : 6 janvier 2023). Ces dernières ont ensuite été utilisées pour dériver les *Finite Size Lyapunov Exponents* (FSLE).

2. Matériel et méthodes – 2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

Les FSLE sont un outil mathématique, mesurant le taux de séparation des trajectoires de particules initialement proches dans l'espace. Ils sont déduits à partir des champs de courants géostrophiques issus de l'altimétrie, selon la méthode et le code développés par d'Ovidio et al. (2004). Dans le cas présent, les FSLE ont été calculés en intégrant sur 30 jours des trajectoires de particules, selon l'équation (2.1).

$$\lambda(x, t, \delta_0, \delta_f) \equiv \frac{1}{\tau} \log \frac{\delta_f}{\delta_0} \quad (2.1)$$

$\lambda(x, t, \delta_0, \delta_f)$ désigne le FSLE à la position initiale x , et au temps t . τ est le temps nécessaire pour que deux particules séparées d'une distance initiale δ_0 au temps t deviennent séparées d'une distance finale δ_f .

Les FSLE forment souvent des lignes continues, ou des crêtes, permettant ainsi d'identifier des structures de fine échelle telles que les fronts (Lehahn et al., 2007). C'est pourquoi, depuis les travaux de Lehahn et al. (2018) et Hu et al. (2019), les FSLE ont été utilisés à maintes reprises dans la mise en place de stratégie d'échantillonnage Lagrangienne, où ils se sont révélés très utiles pour repérer les structures d'intérêts (Smetacek et al., 2012; d'Ovidio et al., 2015; Rousselet et al., 2018; De Verneil et al., 2019; Benavides et al., 2021).

2.1.3. Les mesures *in situ*

Les variables physiques et biologiques (courants horizontaux, température, salinité et les abondances de phytoplancton) ont été mesurées à haute fréquence temporelle et spatiale tout au long de la campagne, au moyen de différents instruments.

2.1.3.1. Les mesures physiques

Les mesures physiques ont été réalisées grâce à différents capteurs montés sur le bateau tels que l'*Acoustic Doppler Current Profiler* (ADCP) et le thermosalinographe (TSG) ou comme le SeaSoar tracté par le bateau.

Les mesures de courants horizontaux, ont été réalisées en continu, par deux ADCP de coque aux fréquences de 150 kHz et de 38 kHz. Les vitesses de courants déduites à partir de l'enregistrement à 150 kHz, ont ainsi été estimées sur une couche de 0 à 250 m. Le traitement des données ADCP, a ensuite été réalisé avec le logiciel Matlab Cascade V.7 (Le Bot et al., 2011).

Concernant les mesures de température et de salinité, elles ont été effectuées à la fois à bord du bateau par un TSG, et par l'engin tracté SeaSoar. Le TSG mesure en continu, au moyen de deux capteurs : une CTD Sea-Bird Electronics SBE 45 installée dans le laboratoire humide, et reliée à l'eau de mer grâce à une pompe située à 3 m de profondeur; et un autre capteur de température, SBE 38, installé à l'entrée de la prise d'eau. Le SeaSoar est un engin remorqué par le bateau, conçu pour osciller entre la surface et une profondeur allant jusqu'à 400 m maximum (John T Allen et al., 2002). Il est équipé de deux capteurs Sea-Bird SBE-9 (un *SBE-3 temperature* et un

2. Matériel et méthodes – 2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

SBE-4 conductivity) qui mesurent simultanément la température, la conductivité et la pression. Il possède également des capteurs bio-optiques qui permettent de mesurer la concentration en Chla et en oxygène, la fluorescence ou encore la turbidité du milieu. La chaleur émise par la cellule de conductivité peut affecter la mesure de la température et par conséquent augmenter les valeurs de la salinité dérivée à partir de ces mesures. Ce phénomène est appelé *thermal-lag*. Dans cette thèse, la température et la conductivité mesurées par le Seasoar, ont été corrigées du *thermal-lag* suivant la méthodologie de Lueck et al. (1990), Morison et al. (1994), Mensah et al. (2009) (Fig. 2.2). Enfin, la température et la salinité obtenues grâce au TSG et au SeaSoar, ont été converties en température conservative (Θ) et en salinité absolue (S_A) suivant TEOS-10 (McDougall et al., 2012).

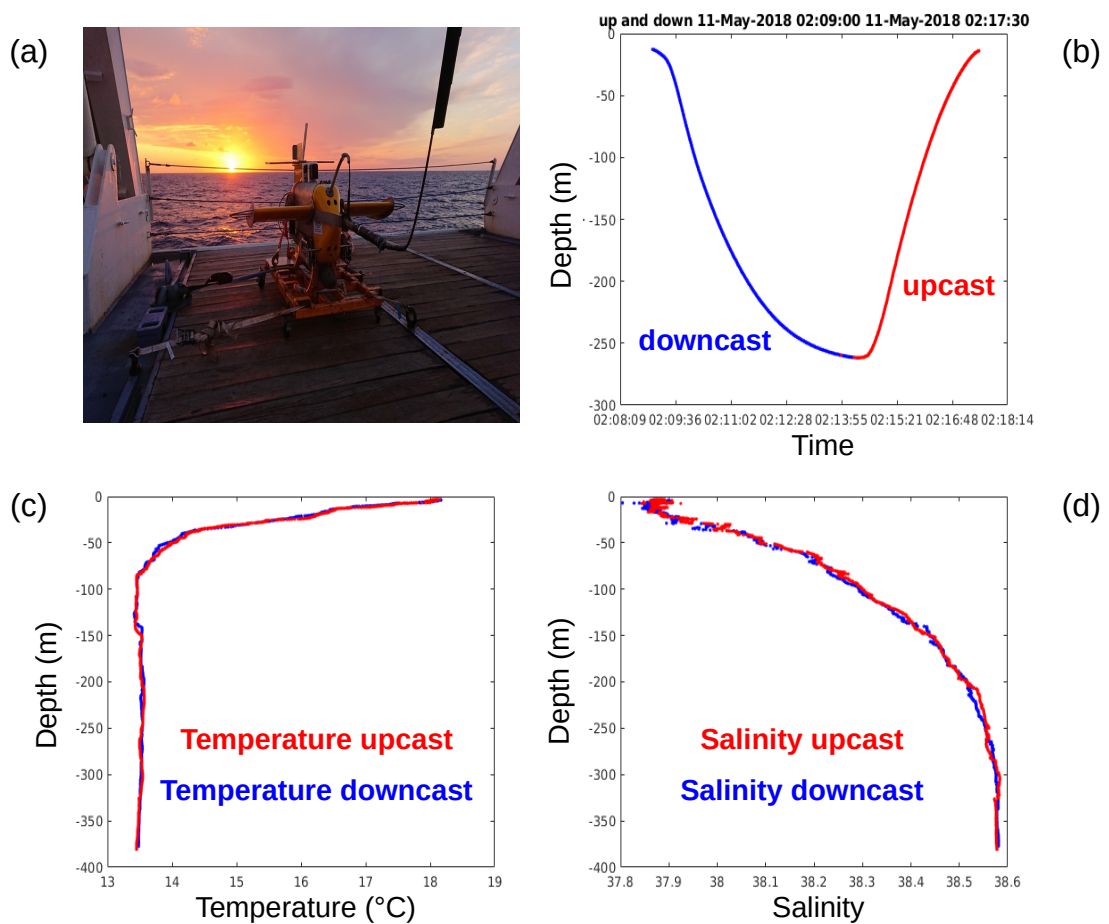


FIGURE 2.2. – (a) Seasoar à bord du Beautemps-Beaupré. (b) Ondulation du Seasoar. (c) Température et salinité (d) corrigées du *thermal-lag*.

2. Matériel et méthodes – 2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

En complément des mesures effectuées pendant la campagne, un SeaExplorer glider a été déployé. Il a avancé en suivant une route parallèle à l'hippodrome NS (tracé rouge sur la carte 2.1b). Il est capable de plonger jusqu'à 650 m et est équipé d'un capteur *Sea-Bird's GPCTD* mesurant la température et la conductivité avant conversion en température conservative et salinité absolue par TEOS-10. Il peut également mesurer la concentration en oxygène au moyen d'un capteur *Sea-Bird's SBE-43F* ainsi que la fluorescence aux longueurs d'onde d'excitation et d'émission, $\lambda_{Ex}/\lambda_{Em} = 470/695 \text{ nm}$ grâce au *WET Labs ECO Puck FLBBCD*.

2.1.3.2. Les mesures par cytométrie en flux automatisée

Durant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018, les mesures biologiques ont été réalisées par un cytomètre en flux automatisé CytoSense (CytoBuoy b.v.), installé à bord du Beautemps-Beaupré et raccordé au circuit d'eau de mer du TSG (Fig. 2.3a). Cet instrument est un système automatique capable d'effectuer des analyses à haute fréquence de l'eau de mer afin d'identifier plusieurs types de phytoplancton (Thyssen et al., 2009; Thyssen et al., 2014). L'instrument contient un liquide de gaine constitué d'eau de mer filtrée à 0,1 μm , qui étire l'échantillon afin de séparer, aligner et conduire chaque particule à travers un faisceau laser de 488 nm. Lorsque les particules traversent le faisceau laser, elles interagissent avec les photons. Plusieurs signaux optiques sont alors enregistrés pour chaque particule : la diffusion aux petits angles, (*forward angle light scatter*, FWS) et la diffusion à 90° (*90° sideward angle scatter*, SWS) (Fig. 2.3b). Le FWS est dépendant de la taille des particules, tandis que le SWS est influencé par la structure (granularité) des particules. Deux signaux de fluorescence induits par l'excitation lumineuse sont également enregistrés et collectés par des photodétecteurs (tubes photomultiplicateurs ou PMTs) : une fluorescence rouge (FLR) induite par la Chla et une fluorescence orange (FLO) induite par les pigments de phycoérythrine.

2. Matériel et méthodes – 2.1. La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018

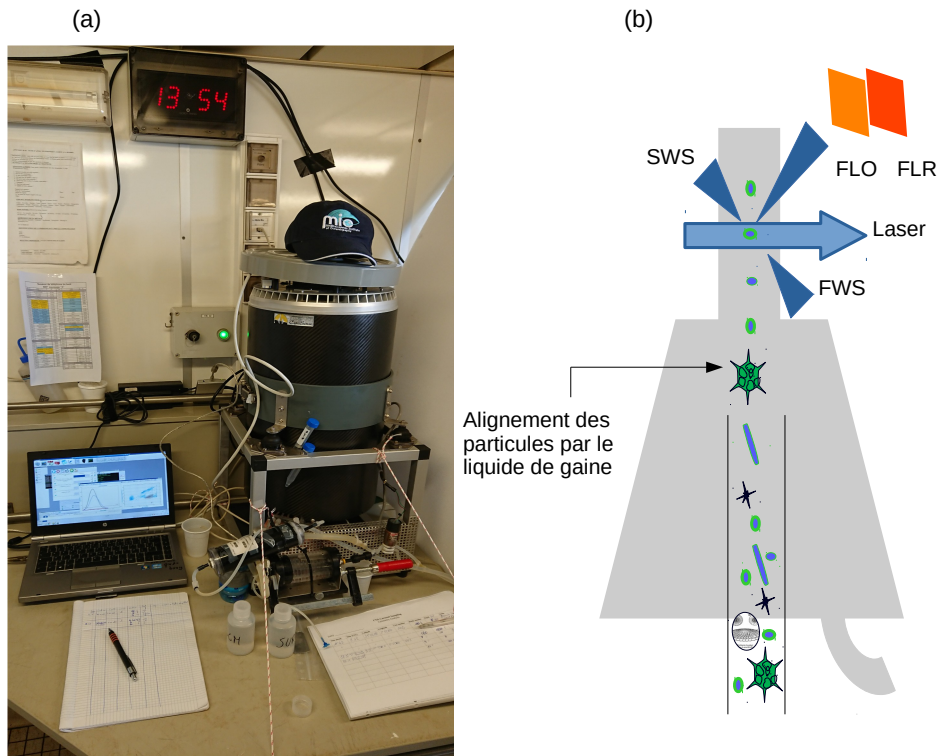


FIGURE 2.3. – (a) Cytomètre en flux CytoSense, embarqué à bord du Beautemps-Beaupré.
(b) Représentation schématique du principe de focalisation hydrodynamique au sein du cytomètre en flux CytoSense.

Deux protocoles distincts ont été exécutés séquentiellement toutes les 30 minutes durant la campagne. Le premier protocole (FLR6) est dédié à l'identification du plus petit phytoplancton comme le picophytoplancton et *Synechococcus*. Son seuil de déclenchement est fixé à 6 mV et il permet d'analyser un volume de $1,5\text{ cm}^3$. Le deuxième protocole (FLR25) permet quant à lui de détecter les plus grosses cellules de phytoplancton (nanophytoplancton et microphytoplancton) avec un niveau de déclenchement FLR fixé à 25 mV et un volume analysé de 4 cm^3 . Ces deux protocoles ont été créés à l'aide du logiciel cytoUSB (Cytobuoy b.v.) qui permet également de contrôler le cytomètre en flux et de recueillir les données sur un ordinateur. Le cytomètre est automatisé et ne requiert aucune intervention humaine (à l'exception de toute maintenance) : il échantillonne et analyse automatiquement les échantillons selon la fréquence définie dans le logiciel CytoUSB.

La combinaison des différents signaux obtenus par le cytomètre en flux (FWS, SWS, FLR et FLO) génère plusieurs cytogrammes bidimensionnels, sur lesquels chaque point représente une cellule enregistrée par le cytomètre (Fig. 2.4). Nous avons ensuite utilisé le logiciel Cytoclus (Cytobuoy b.v.) pour créer ces cytogrammes et y regrouper manuellement dans des régions les cellules partageant des propriétés optiques similaires sur chaque cytogramme, de façon à résoudre optiquement les différents

groupes (clusters) de phytoplancton que nous allons étudier. Enfin, l'abondance (en cellules par milli-litre) a été calculée pour chaque groupe phytoplanctonique.

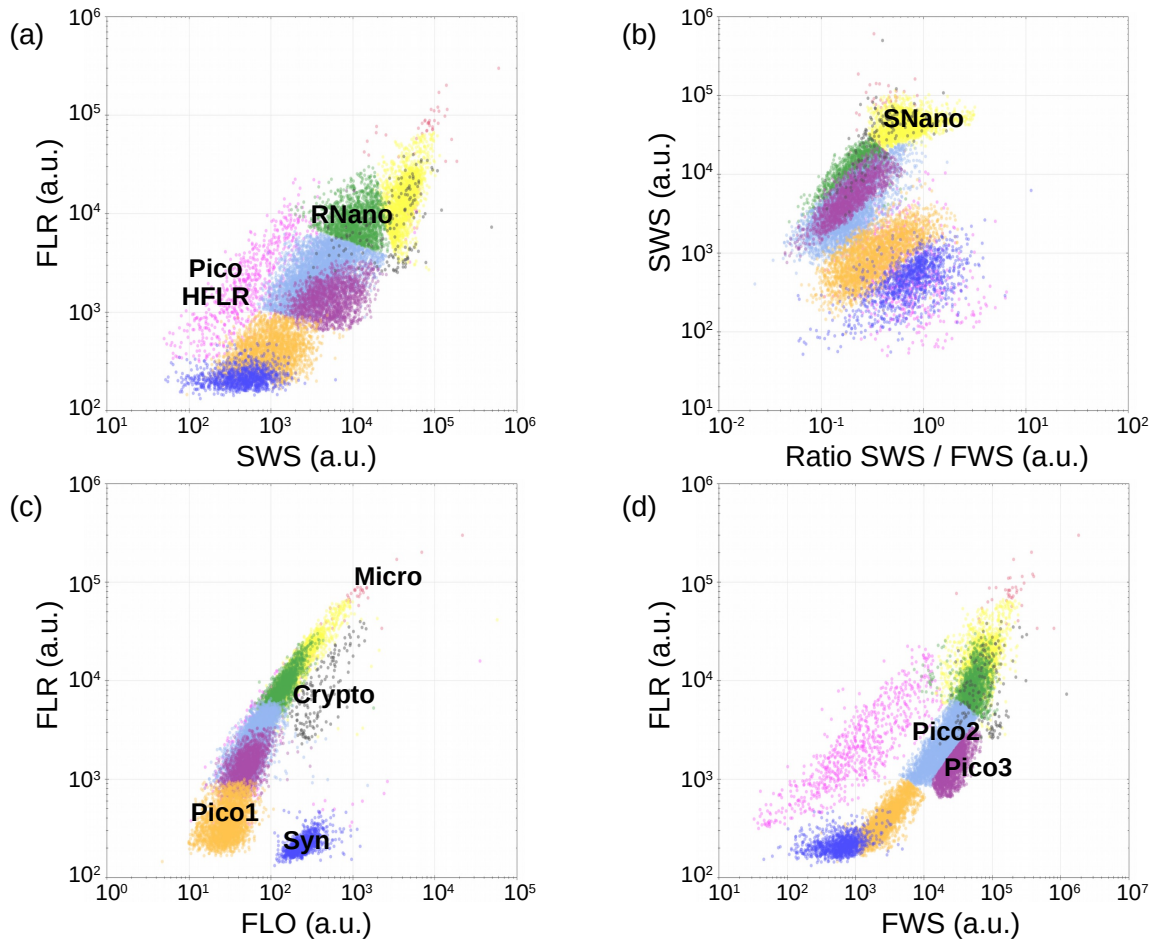


FIGURE 2.4. – Cytogrammes obtenus avec un seuil de déclenchement de 25 mV par le cytomètre Cytosense. Les *Synechococcus* (Syn) sont représentés en bleu marine, le picophytoplancton avec l'intensité de FLO le plus bas (Pico1) en orange, le picophytoplancton avec le signal de FWS intermédiaire (Pico2) en bleu clair, le picophytoplancton avec le plus intense signal de FWS (Pico3) en violet, le picophytoplancton à forte fluorescence rouge (PicoHFLR) en rose, le nanophytoplancton à fort ratio SWS/FWS (SNano) en jaune, les autres nanophytoplanctons (RNano) en vert, les Cryptophytes (Crypto) en gris, et le microphytoplancton (Micro) en rouge. La fluorescence et la diffusion de la lumière sont exprimées en unité arbitraires (a.u.).

2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

Les structures de fine échelle, en particulier les fronts sont des zones propices à la formation de vitesses verticales (Rudnick, 1996). De plus, de nombreuses études ont montré l'importance des mouvements verticaux sur la dynamique du phytoplancton (e.g. Lévy et al., 2001; Pidcock et al., 2016; Mahadevan, 2016), du fait de leur capacité à moduler les apports de nutriments et l'exposition à la lumière des cellules phytoplanc-toniques. C'est pourquoi, l'estimation des vitesses verticales est un enjeu important dans l'étude du couplage physique et biologique à fine échelle.

L'approche la plus courante pour diagnostiquer les vitesses verticales w est la version \mathbf{Q} -vector de l'équation- ω , mise en oeuvre par Hoskins et al. (1978) et se basant sur la théorie quasi-géostrophique (Eq. 2.2 et Eq. 2.3). Cette théorie quasi-géostrophique est valide pour les faibles nombres de Rossby, une condition qui est satisfaite dans notre cas d'étude.

$$\nabla^2(N^2 w) + f^2 \frac{\partial^2 w}{\partial z^2} = 2\nabla \cdot \mathbf{Q} \quad (2.2)$$

Avec f le paramètre de Coriolis et N^2 la fréquence de Brunt Väisala.

$$\mathbf{Q} = \left(\frac{g}{\rho_0} \frac{\partial \mathbf{V}_g}{\partial x} \nabla \rho, \frac{g}{\rho_0} \frac{\partial \mathbf{V}_g}{\partial y} \nabla \rho \right) \quad (2.3)$$

$\mathbf{V}_g = (u_g, v_g)$ représente la vitesse horizontale géostrophique, g l'accélération de pesanteur, ρ la masse volumique et ρ_0 une masse volumique de référence. La résolution de cette équation sera présentée dans la partie 2.2.3.

Cette méthode a été numérisée sous la forme d'un solveur de calcul par Pietri et al. (2021). Durant cette thèse, nous avons utilisé ce solveur pour estimer les vitesses verticales à partir des données de masse volumique ρ et de courants horizontaux $\mathbf{V}(u, v)$, mesurées pendant la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. Cependant avant de pouvoir résoudre l'équation- ω , il est nécessaire d'effectuer plusieurs étapes préliminaires afin de respecter les contraintes imposées par le solveur. Ces étapes seront détaillées dans les parties suivantes.

2.2.1. Sélection des données dans la zone de front

La plupart des études utilisant l'équation- ω ont été effectuées à partir de données échantillonnées lors de campagnes en mer dédiées à la recherche des vitesses verticales. Cela signifie que ces campagnes ont souvent été effectuées dans des zones connues pour avoir une dynamique verticale, souvent intense et persistante (Rudnick, 1996; Pietri et al., 2013; Barceló-Llull et al., 2017). Contrairement à ces travaux précédents, notre zone d'étude située au Sud des Baléares n'est pas connue pour être

une région d'intense mouvements verticaux. Cela a donc nécessité de caractériser cette zone grâce aux données satellites et *in situ*, afin d'identifier une structure, en l'occurrence un front, propice à la formation de courants verticaux (cf chapitre 3).

De plus, l'utilisation de l'équation- ω requiert un échantillonnage régulier ainsi qu'une bonne synopticit  des donn es *in situ* (John T Allen et al., 2001). Lors des campagnes consacr es aux vitesses verticales, les donn es ont  t   chantillonn es de mani re r guli re, le plus souvent en "accord on" (Rudnick, 1996; De Verneil et al., 2019) ou de mani re plus originale, i.e., en "papillon" comme lors de la campagne OSCAHR (Rousselet et al., 2019). La campagne PROTEVSMED-SWOT 2018  tait avant tout une campagne "Lagrangienne" d di e au suivie de l' volution des masses d'eau et du cycle circadien du phytoplancton et non   l' tude des vitesses verticales, expliquant l' chantillonnage particulier qui a eu lieu sous la forme d'hippodromes dans la zone de front. A notre connaissance, notre  tude est la premi re   utiliser l' quation- ω dans le cadre d'un  chantillonnage Lagrangien. L'estimation des vitesses verticales a donc n cessit  au pr alable de s lectionner les donn es de ρ et de \mathbf{V} , le long de quatre transects de l'hippodrome NS (cf Fig. 2.6), i.e., du 11 au 13 Mai 2018, afin de reconstruire une structure similaire au papillon de Rousselet et al. (2019) et ayant ainsi une bonne synopticit .

2.2.2. Interpolation en 3 dimensions des donn es *in situ*

Dans notre  tude, les vitesses verticales ont  t  estim es   partir des donn es de masse volumique (ρ) mesur es par le SeaSoar, et des courants horizontaux \mathbf{V} mesur s par ADCP. Pour utiliser le solveur de l' quation- ω , les donn es d'entr e doivent  tre compatibles avec une grille Arakawa-C (Fig. 2.5), dans les 3 dimensions d'espace (x , y , z).

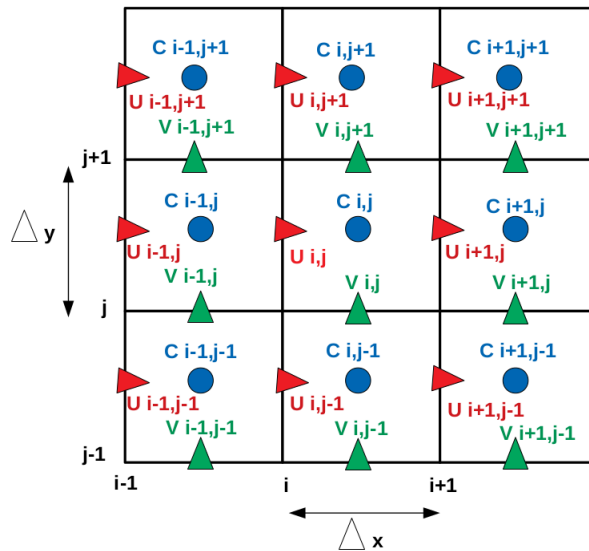


FIGURE 2.5. – Grille Arakawa-C.

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

Il est donc nécessaire de passer par une étape de reconstruction des champs de ρ et de \mathbf{V} sur chaque niveau de profondeur, en respectant les contraintes imposées par la grille Arakawa-C. En effet, les variables doivent donc avoir les dimensions suivantes :

$$\rho(L + 1, M + 1, N)$$

$$u(L, M + 1, N)$$

$$v(L + 1, M, N)$$

L , M et N représentant le nombre de mailles de grille sur l'axe x , y et z respectivement. Afin d'optimiser le temps de calcul dans le solveur et la qualité de l'interpolation, il faut trouver le meilleur compromis pour avoir des mailles de forme carrée et en nombre suffisant, en fonction de la zone d'étude. Dans le cas de PROTEVSMED-SWOT 2018, la dimension de l'hippodrome NS correspond à environ 20 km sur l'axe des x (longitude) et 96 km sur l'axe des y (latitude). Nous avons donc choisi $L = 22$ et $M = 97$, de façon à avoir une résolution d'environ 900 m sur les axes x et y . Pour l'axe z , nous avons décidé de conserver le même écart entre les niveaux de profondeur que ceux mesurés par l'ADCP. Nous avons donc pris un $N = 41$ afin d'avoir un écart de 6 m entre chaque niveau de profondeur (allant de 19 à 253 m de profondeur).

L'interpolation a été réalisée au moyen d'un *objective-mapping*. Cette méthode est depuis longtemps utilisée dans les sciences de l'atmosphère et en océanographie (Bretherton et al., 1976), et a été adapté par Rudnick (1996) pour l'étude d'un front océanique et plus récemment par Rousselet et al. (2019) dans le cas d'un tourbillon. L'intérêt de l'*objective-mapping* par rapport à une interpolation classique est qu'il permet d'obtenir un seuil de confiance (seuil d'erreur). Selon Le Traon (1990) le signal (u) de l'*objective-mapping* est composé du signal moyen (\bar{u}), des fluctuations (u') et du bruit (n) (causé par la variabilité des structures de méso ou fine échelles et des erreurs de mesure des instruments), Eq.2.4.

$$u = \bar{u} + u' + n \quad (2.4)$$

Les fluctuations (u') du signal sont supposées être anisotropique (i.e. dépendant de la direction), avec une auto-covariance (C) Gaussienne Eq.2.5.

$$C(x, y) = A \exp\left[-\frac{(x \cos \theta - y \sin \theta)^2}{L_x^2} - \frac{(x \sin \theta + y \cos \theta)^2}{L_y^2}\right] \quad (2.5)$$

- L_x, L_y : coefficients de corrélation
- θ : angle d'orientation de la structure échantillonnée
- E/A = le rapport bruit signal de 0.05 selon Rudnick (1996)
- E : matrice de covariance incluant la contribution des fluctuations u' et du bruit n (erreur)

Les coefficients de corrélation L_x et L_y ont été choisis en analysant la matrice d'auto-covariance du champ de masse volumique ρ (cf Fig. 5 en Annexe D). De plus, nous avons effectué plusieurs tests de sensibilité en testant plusieurs valeurs de coefficients L_x et L_y (présentés dans la partie 2.2.4). Suite à ces tests, nous avons

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

déterminé une échelle de corrélation de 20 km dans les directions x et y , par rapport à l'angle θ d'orientation du front, de 18.4° par rapport à la verticale (au nord). Les cartes objectivement cartographiées de ρ et de \mathbf{V} sont représentées sur les figures 2.6a et b. Sur ces figures, les données interpolées ont été sélectionnées là où l'erreur calculée par l'*objective-mapping* est inférieure à 0.0025 (cf Fig 2.8).

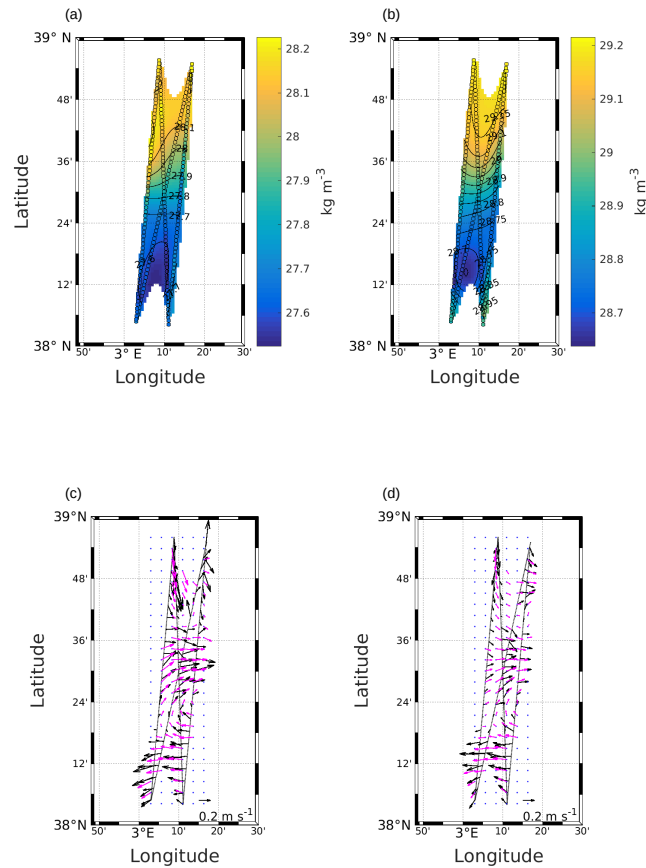


FIGURE 2.6. – Cartes objectivement interpolées de masse volumique ρ (a,b) et de vitesses horizontales $\mathbf{V}(u, v)$ (c,d) à 25 m (a,c) et 85 m (b,d). La ρ estimée à partir des mesures du Seasoar (a,b) et \mathbf{V} mesurées par ADCP (flèches noires) (c,d), le long des quatre transects de l'hippodrome NS sont superposées à l'interpolation.

2.2.3. Résolution de l'équation- ω

Une fois les champs de masse volumique et de vitesses horizontales reconstruits par l'*objective-mapping*, il est désormais possible d'estimer les vitesses verticales à chaque niveau de profondeur. Une solution de l'équation- ω (Eq. 2.2) peut être obtenue, par méthode itérative, en inversant l'opérateur (Eq. 2.6) et en résolvant $\omega = L^{-1} \cdot \nabla \cdot \mathbf{Q}$

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

(Giordani et al., 2006).

$$L = N^2 \nabla^2 + f^2 \frac{\partial^2}{\partial^2 z} \quad (2.6)$$

Les estimations de w sur les bords du domaine doivent cependant être prises avec précaution du fait de la condition aux frontières $w = 0$. C'est pourquoi, nous avons recoupé la grille sur laquelle ont été estimées les vitesses verticales grâce au seuil d'erreur obtenue avec l'*objective-mapping* (Fig. 2.7 et Fig. 2.8).

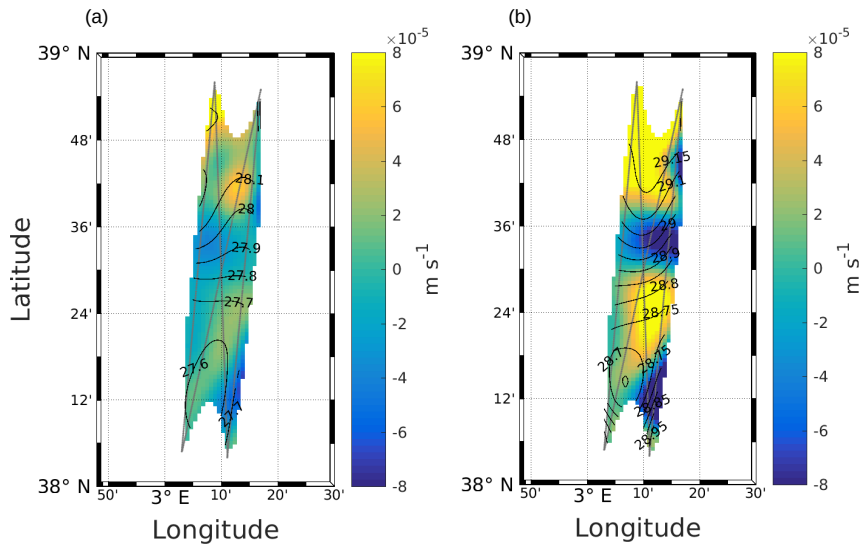


FIGURE 2.7. – Vitesses verticales w (en $m s^{-1}$), à 25 m (a) et 85 m (b).

2.2.4. Tests de sensibilité de solveur de calcul des vitesses verticales

Différents tests de sensibilité ont été réalisés afin d'optimiser l'estimation des vitesses verticales par le solveur de calcul.

2.2.4.1. Résolution de la grille

Tout d'abord, nous avons testé la sensibilité du solveur de calcul des vitesses verticales (w) au nombre de mailles de grille du domaine d'étude. Ce test a été réalisé en premier car nous pensions que le nombre de mailles de grilles était le paramètre pouvant avoir le plus d'influence sur l'estimation de w par le solveur. En plus des contraintes liées à la zone d'échantillonnage des données *in situ*, la détermination du nombre de mailles de grille devait tenir compte de la forme de ces mailles, qui devait se rapprocher le plus possible d'une forme carrée. D'autre part, dans le solveur

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

TABLEAU 2.1. – Intensités moyennes de w (en $m s^{-1}$) aux profondeurs de 25, 85 et 133 m, calculées pour différentes résolutions de mailles de grille (en km) le long des axes x (i.e., orienté Ouest-Est (OE)) et y (i.e., orienté Nord-Sud (NS)), avec $L_x = L_y = 30$ km et $\theta = 18.4^\circ$.

	0.7 NS-0.2 OE	1.1 NS-1.1 OE	0.9 NS-0.9 OE	0.7 NS-0.6 OE
25 m	$5.06 \cdot 10^{-5}$ $\pm 1.35 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$	$3.19 \cdot 10^{-5}$ $\pm 6.77 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$4.03 \cdot 10^{-5}$ $\pm 9.35 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$5.13 \cdot 10^{-5}$ $\pm 1.34 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$
85 m	$1.51 \cdot 10^{-4}$ $\pm 1.29 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$	$1.02 \cdot 10^{-4}$ $\pm 6.66 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.25 \cdot 10^{-4}$ $\pm 8.73 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.54 \cdot 10^{-4}$ $\pm 1.20 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$
133 m	$1.17 \cdot 10^{-4}$ $\pm 9.61 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$7.64 \cdot 10^{-5}$ $\pm 4.96 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$9.48 \cdot 10^{-5}$ $\pm 6.50 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.19 \cdot 10^{-4}$ $\pm 9.01 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$

le nombre de mailles de grille (L, M et N) dans les 3 dimensions d'espace (x,y,z) sont forcées de suivre :

$$\begin{aligned}
 Lm &= L - 1 = i x p \times 2^{(iex-1)} + 1 \\
 M &= j y q \times 2^{(jey-1)} + 1 \\
 N &= k z r \times 2^{(kez-1)} + 1
 \end{aligned}$$

Les coefficients $i x p$, $i e x$, $j y q$, $j e y$, $k z r$ et $k e z$ servent à définir la taille de la grille d'interpolation de ρ et (u, v) , ainsi que la dimension de la grille sur laquelle le calcul itératif de w va se faire successivement. Le solveur commence par faire un calcul sur une grille de dimension $[i x p+1, j y q+1, k z r+1]$ puis va incrémenter la résolution au fur et à mesure des itérations. Pour réduire le temps de calcul il faut donc que ces coefficients soient les plus petits possible, 2 ou 3 (éventuellement 5) mais pas plus au risque de réduire les taux de convergence de la solution. $i e x$, $j e y$ et $k e z$ permettent alors d'ajuster la taille de la grille à la taille du domaine d'observation. L'idéal est d'avoir des $i x p$ les plus petits possibles et des $i e x$ les plus grands possible.

Nous sommes donc contraints dans le choix du maillage de la grille. C'est pourquoi, nous avons testé quatre tailles de résolution sur l'axe (x, y) (Tableau 2.1).

Suite à ces tests, nous avons opté pour le maillage de 0.9 NS-0.9 OE km (i.e., 900 m de résolution), afin d'avoir une bonne précision de la zone d'étude et d'optimiser le temps de calcul du solveur.

2.2.4.2. Variation des coefficients de corrélation

Le solveur de calcul utilise en entrée les données objectivement cartographiées de ρ et de \mathbf{V} . Or l'interpolation de ces données avec l'*objective-mapping* nécessite de définir des coefficients de corrélation (L_x et L_y). Bien que la méthode pour déterminer ces coefficients décrite dans la partie 2.2.2 soit efficace, elle manque néanmoins de précision. En effet, elle permet de définir des coefficients avec une précision de l'ordre de la dizaine de km. Cela s'avère être suffisant pour une large grille d'interpolation, en revanche dans notre zone d'étude, la grille étant très restreinte nous avons voulu

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

TABLEAU 2.2. – Intensité moyenne de w (en $m s^{-1}$) sur une grille de 900 m de résolution et pour différentes valeurs de (L_x, L_y) , à 3 niveaux de profondeurs.

	25 m	85 m	133 m
$L_x = L_y = 15$ km	$5.58 \cdot 10^{-5}$ $\pm 9.18 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.36 \cdot 10^{-4}$ $\pm 1.24 \cdot 10^{-4} m s^{-1}$	$1.13 \cdot 10^{-4}$ $\pm 7.66 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$
$L_x = L_y = 20$ km	$4.34 \cdot 10^{-5}$ $\pm 8.23 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.26 \cdot 10^{-4}$ $\pm 8.53 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$9.47 \cdot 10^{-5}$ $\pm 6.20 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$
$L_x = L_y = 30$ km	$4.03 \cdot 10^{-5}$ $\pm 9.35 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$1.25 \cdot 10^{-4}$ $8.73 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$	$9.48 \cdot 10^{-5}$ $\pm 9.48 \cdot 10^{-5} m s^{-1}$

définir plus précisément L_x et L_y . C'est pourquoi nous avons réalisé plusieurs interpolations de ρ et de V sur une grille de résolution de 900 m , en faisant varier les valeurs de L_x et L_y , afin de vérifier si cela impacte par la suite l'estimation des vitesses verticales w par le solveur de calcul. Le tableau 2.2 présente les résultats obtenus pour $L_x = L_y = 15$ km, 20 km et 30 km.

Ces tests ont mis en évidence que les coefficients L_x et L_y ont peu d'influence sur la forme de l'interpolation de l'*objective mapping* ainsi que sur l'intensité de w . En revanche, ils permettent de jouer sur le seuil d'erreur de l'interpolation de l'*objective mapping* (Fig. 2.8). Suite à ces tests, nous avons opté pour $L_x = L_y = 20$ km.

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

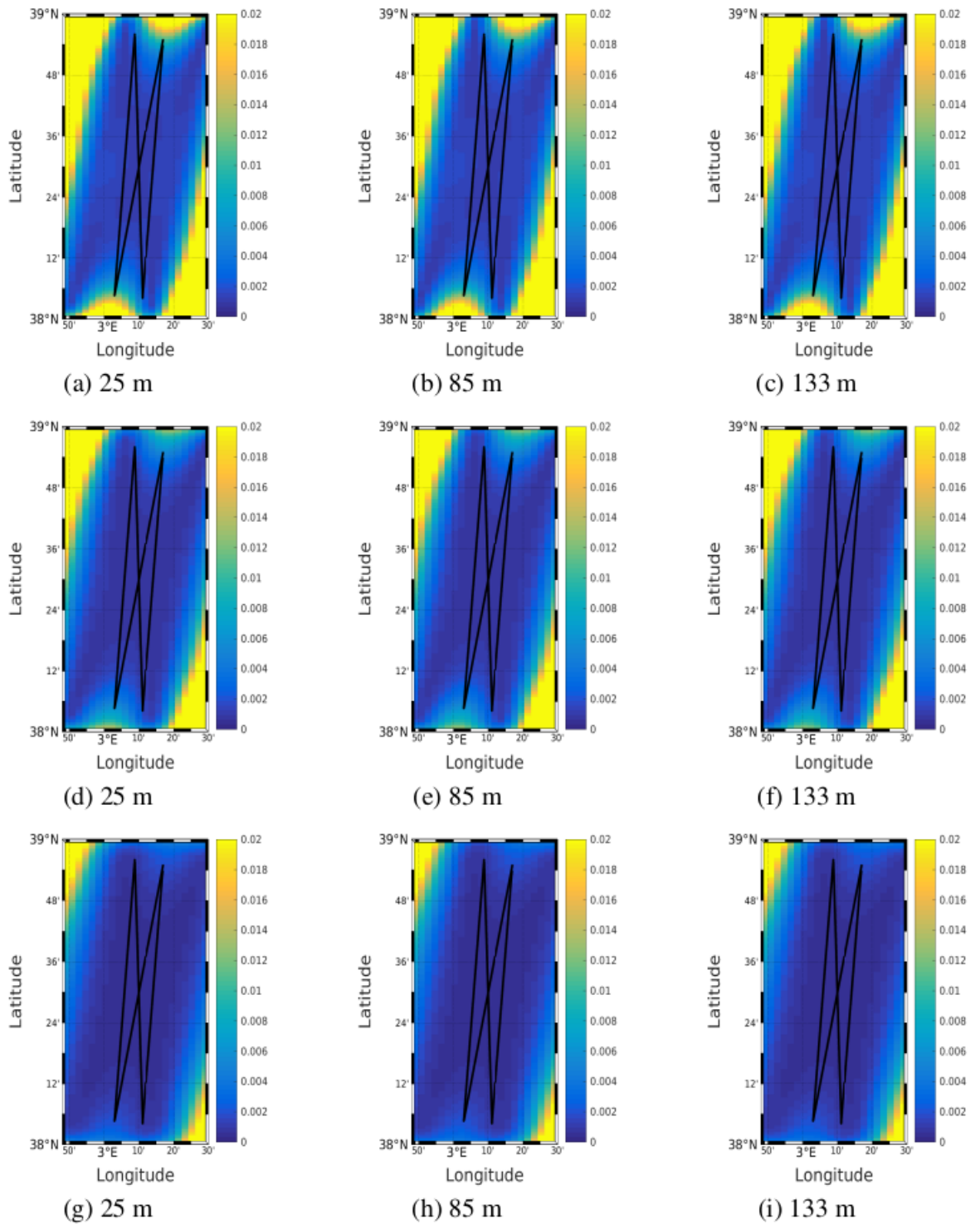


FIGURE 2.8. – Carte d'erreur de la cartographie objective sur une grille de résolution de 900 m, avec $L_x = L_y = 15 \text{ km}$ (a,b,c), $L_x = L_y = 20 \text{ km}$ (d,e,f) et $L_x = L_y = 30 \text{ km}$ (g,h,i).

2.2.4.3. Estimation de la vitesse verticale en utilisant la vitesse horizontale géostrophique calculée

Comme expliqué précédemment, nous avons utilisé les vitesses horizontales mesurées par ADCP (\mathbf{V}) pour estimer la vitesse verticale (w). Pour cela, nous nous sommes basés sur le faible nombre de Rossby de notre zone d'étude, pour faire l'hypothèse que les courants mesurés par ADCP étaient quasi-géostrophiques, afin de pouvoir appliquer l'équation- ω sous la forme \mathbf{Q} -vector décrite par Hoskins et al. (1978) (cf partie 2.2.3). Pour appuyer notre hypothèse comme quoi nous étions dans un cas quasi-géostrophique, nous avons estimé la vitesse verticale en utilisant la vitesse horizontale géostrophique \mathbf{V}_g calculée à partir de la masse volumique mesurée par le Seasoar (Fig. 2.9).

$$\mathbf{V}_g = -\frac{1}{f} \frac{\phi}{\Delta x} \quad (2.7)$$

ϕ représente l'anomalie géopotentielle définie comme : $\phi = \sum_p^0 \bar{\alpha} \Delta p$, avec $\alpha = \frac{1}{\rho}$.

Enfin $\mathbf{V}_g = \mathbf{V}_{ref} - \mathbf{V}_g$ avec \mathbf{V}_{ref} , la vitesse géostrophique de référence, c'est à dire à 400 m, correspondant à la profondeur maximale du Seasoar.

La structure des vitesses verticales obtenue avec le champ géostrophique (Fig. 2.10) et similaire à celle obtenue en utilisant les vitesses mesurées par ADCP (Fig. 2.7). De plus, l'intensité des vitesses verticales est du même ordre de grandeur dans les deux cas. Cela confirme que la théorie quasi-géostrophique s'applique bien dans notre cas, et est compatible avec l'utilisation des vitesses mesurées par ADCP.

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

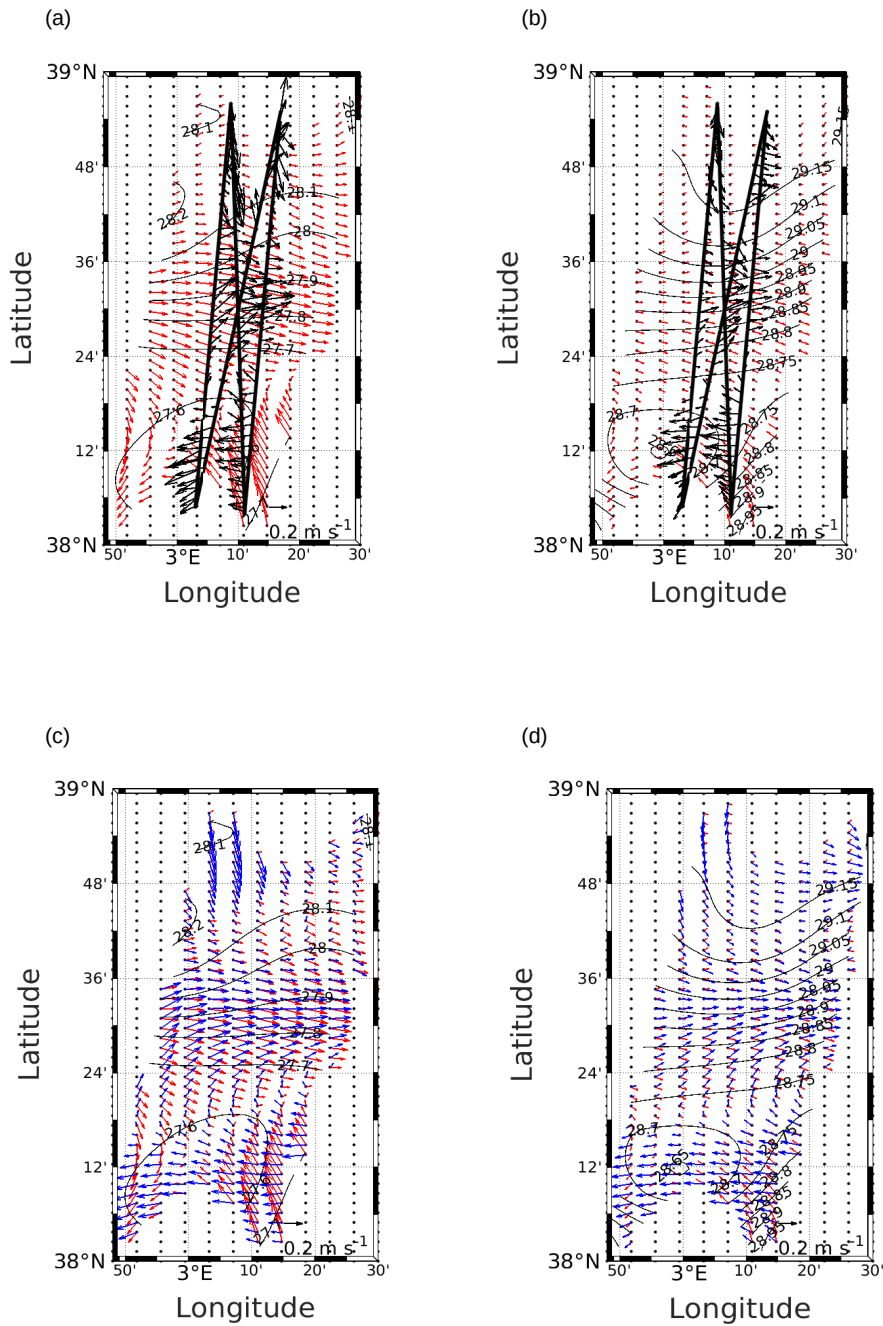


FIGURE 2.9. – (a,b) Champ géostrophique calculé (en rouge) superposé aux vitesses mesurées par ADCP le long des 4 transects de l'hippodrome NS (en noir), à 25 m (a) et 85 m (b).
(b,d) Champ géostrophique calculé (en rouge) superposé aux vitesses mesurées par ADCP interpolées par *objective-mapping* (en bleu), à 25 m (c) et 85 m (d).

2. Matériel et méthodes – 2.2. Estimation des vitesses verticales par l'équation- ω

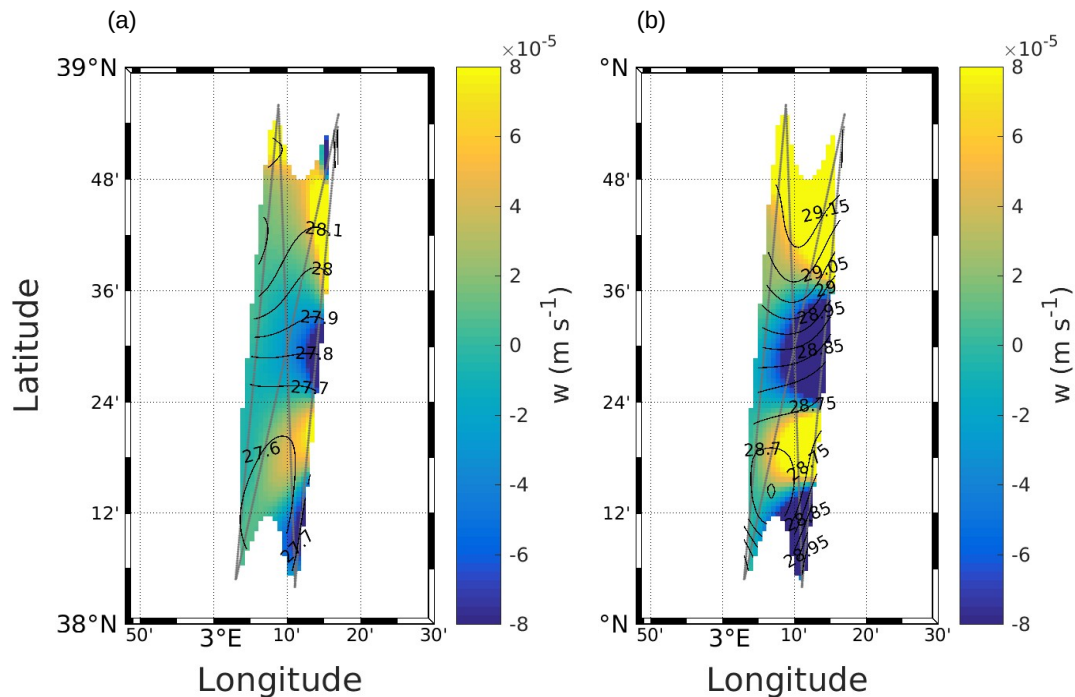


FIGURE 2.10. – Vitesses verticales w calculées en utilisant le champ géostrophique, à 25 m (a) et 85 m (b).

2.2.5. Comparaison avec les résultats de la campagne PRE-SWOT

Nous avons comparé nos résultats avec ceux obtenus par l'équipe de chercheurs de l'IMEDEA durant leur campagne PRE-SWOT (Fig. 2.11). L'objectif de la campagne PRE-SWOT était d'étudier une structure de fine échelle, en collectant des données in situ à partir de différentes plateformes d'observation combinées à de la télédétection et de la modélisation numérique (Barceló-Llull et al., 2021). Cette campagne a eu lieu au sud des Baléares, à la même période que la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. Contrairement à notre échantillonnage Lagrangien, durant PRE-SWOT un échantillonnage régulier a été effectué à l'aide de bathysondes. L'intensité de notre champ vertical, comprise entre $2 - 8 \times 10^{-5} \text{ m s}^{-1} \approx 1.7 - 6.9 \text{ m d}^{-1}$ est du même ordre de grandeur que celle obtenue par l'équipe espagnole (Barceló-Llull et al., 2021). Le fait de retrouver une structure similaire et de même intensité en ayant un utilisé un échantillonnage Lagrangien (non dédié à l'estimation des vitesses verticales) est encourageant pour l'utilisation de cette méthode dans de futures campagnes Lagrangiennes.

2. Matériel et méthodes – 2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton

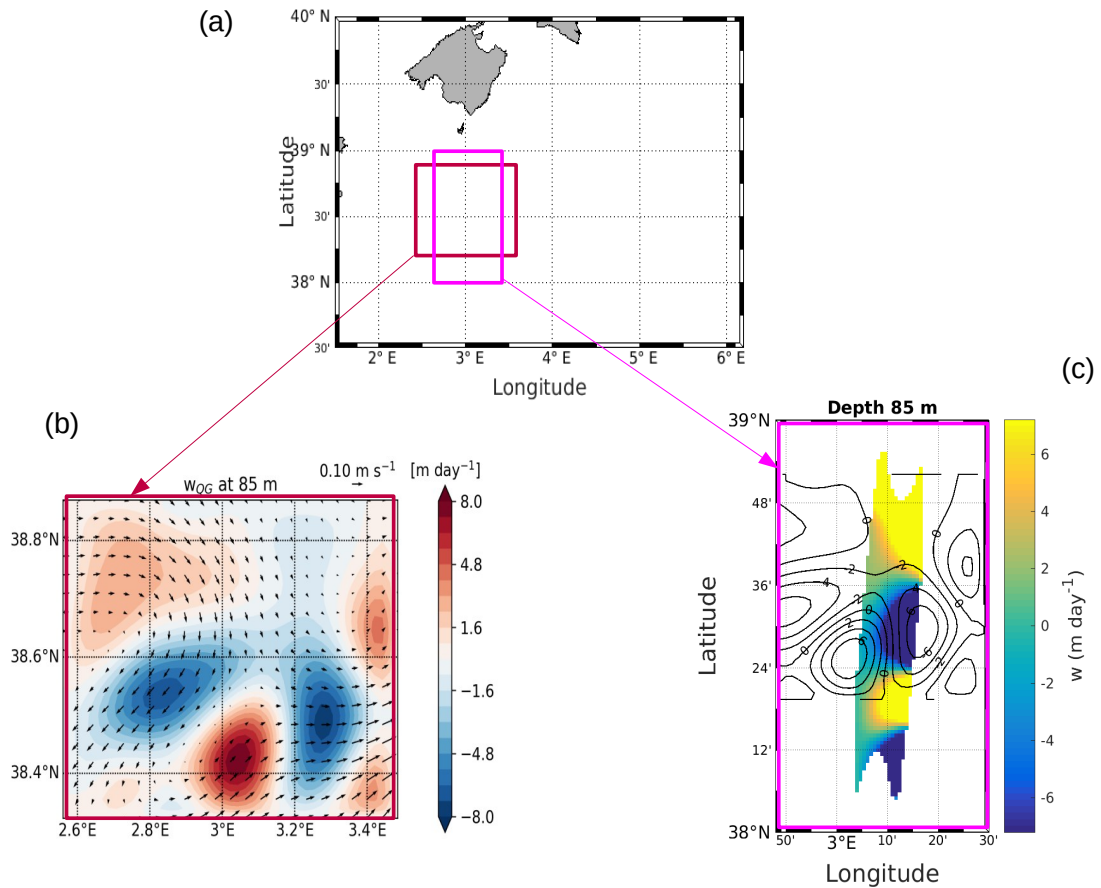


FIGURE 2.11. – Comparaison des vitesses verticales obtenues lors de la campagne PRE-SWOT (b) et durant cette thèse (c) à 85 m. La carte (a) représente la localisation de l'échantillonnage de PRE-SWOT (en rouge) et de notre zone d'étude (en rose). Sur la figure (c) nos données de vitesse verticale sont superposées à celles de la campagne PRE-SWOT représentées par les isolignes noires (en $m\ d^{-1}$).

2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton

La dynamique du phytoplancton est le résultat complexe de nombreux phénomènes à la fois physiques et biologiques, en interaction les uns les autres. Nous avons déjà évoqué l'importance des forçages physiques, qui peuvent perturber la disponibilité des nutriments et de la lumière (cf chapitre 1.4). Les processus biologiques, jouent également un rôle important sur la dynamique phytoplanctonique. Ils peuvent être de deux natures, les processus dits extrinsèques qui concernent les phénomènes se déroulant à l'extérieur des cellules phytoplanctoniques, tels que la lyse virale (Brussaard, 2004) ou la prédation par le zooplancton. Les processus intrinsèques définissent, quant à eux, les phénomènes se produisant à l'intérieur des cellules de phytoplancton,

2. Matériel et méthodes – 2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton

et qui rythment leur vie par l'alternance de phases de croissance, division et mort cellulaire (cf chapitre 1.3.2). Quelques travaux se sont penchés sur le cycle de vie des organismes phytoplanctoniques et ont montré que celui-ci est étroitement lié au cycle nyctéméral (jour/nuit) de la lumière (Vaulot et al., 1999; Jacquet et al., 1998; Jacquet et al., 2002). En effet, leurs estimations des taux de croissance et de division des cellules phytoplanctoniques ont mis en évidence le fait que ces dernières ont tendance à augmenter de volume durant la journée et à se diviser la nuit. Dans cette partie, nous nous intéressons justement au cycle de vie du phytoplancton en utilisant un modèle de croissance phytoplanctonique développé pour *Synechococcus* par Sosik et al. (2003) et adapté par la suite pour *Prochlorococcus* par Ribalet et al. (2015), et pour les autres groupes phytoplanctoniques définis par cytométrie en flux par Dugenne et al. (2014).

Nous avons appliqué ce modèle aux groupes de phytoplancton identifiés par cytométrie en flux (cf partie 2.1.3.2). Pour cela, nous avons sélectionné les données de cytométrie échantillonnées dans l'hippodrome NS, afin de reconstruire une journée type de 24 h, pour chaque groupe phytoplanctonique, dans deux masses d'eau distinctes, séparées par le front (Fig. 2.12). Nous nous sommes basés sur les hypothèses suivantes : Premièrement, nous considérons que les deux masses d'eau ainsi que la communauté phytoplanctonique n'évoluent pas durant les quelques jours où elles sont échantillonnées. Secondement, nous présumons que dans des conditions environnementales similaires (luminosité, hydrologie), le cycle du phytoplancton se comporte toujours de la même façon. Enfin, nous estimons que les cellules phytoplanctoniques échantillonnées sont représentatives de leurs communautés respectives et que par conséquent leur dynamique est la même que celle des autres cellules présentes dans le milieu.

Concernant les deux masses d'eau échantillonnées, celles-ci sont appelées *older AW* et *younger AW* en raison de leur signature en terme de salinité, indiquant qu'il s'agit de deux types d'eau Atlantique (AW) à différents stades de mélange (cf chapitre 3). De plus, ces deux masses d'eau sont caractérisées par des abondances de phytoplancton contrastées (cf chapitre 3 et 4). La distinction entre ces deux masses d'eau est également visible sur les observations satellites de chl_a (Fig. 2.12a). En effet, sur cette figure la *older AW* située au nord du front (i.e., au dessus de 38°N 30') est marquée par un plus forte [chl_a] par rapport à la *younger AW* localisée au sud du front (i.e., au dessous de 38°N 30').

2. Matériel et méthodes – 2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton

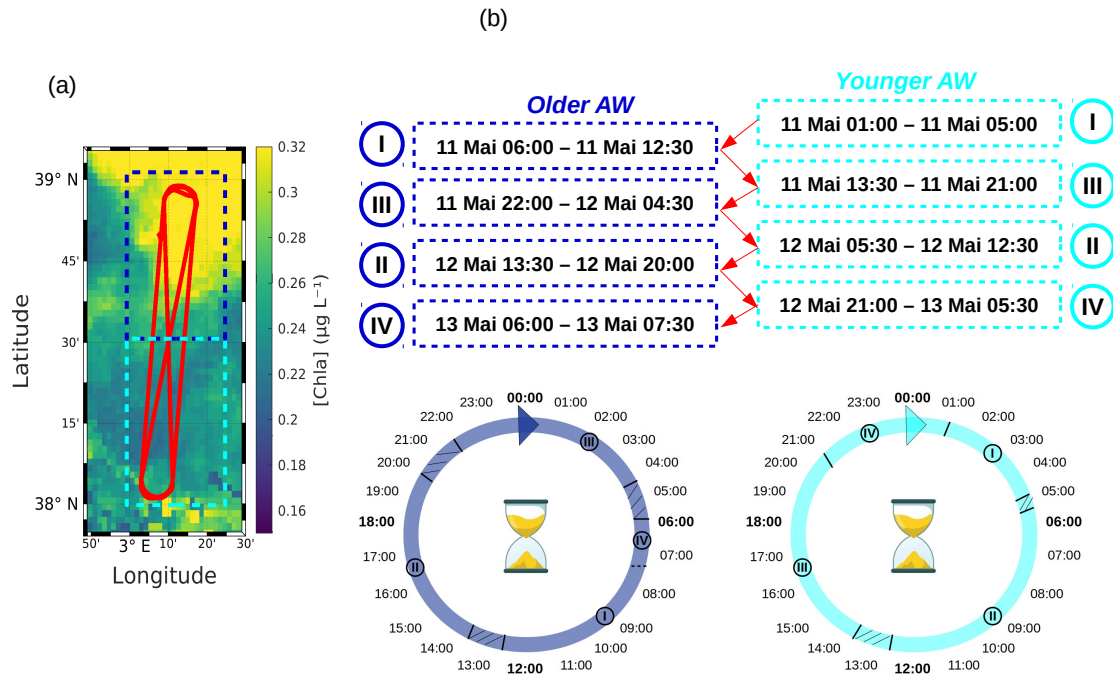


FIGURE 2.12. – (a) Sélection des données de cytométrie échantillonnées le long de l’hippodrome NS, dans les deux masses d’eau séparées par le front. La *older AW* est représentée en bleu marine et la *younger AW* en bleu ciel. (b) Temps des transects (notés de I à IV) effectués la *older AW* et la *younger AW*, servant à reconstruire une journée type de 24 h dans chaque masse d’eau.

Le détail des équations du modèle de Sosik et al. (2003) est donné dans le chapitre 4, ici nous nous concentrons sur le principe du modèle. Celui-ci est basé sur la reconstruction du cycle diurne du phytoplancton. En effet, pendant la journée une cellule effectuant la photosynthèse, augmente son volume et va par la suite se diviser en deux cellules filles de volume deux fois plus petit que celui de la cellule mère. Le modèle utilise en entrée les données de FWS issues de la cytométrie et converties en volume cellulaire. Le nombre absolu de cellules est compté dans chaque classe de taille (ν) de façon à obtenir les proportions de cellules transitant dans chaque classe de taille. Les transitions entre les classes de taille sont supposées résulter de la probabilité γ pour une cellule d’effectuer sa croissance, et de la probabilité δ que cette cellule entre en phase de mitose (Fig. 2.13). Dans le modèle, la croissance cellulaire par photosynthèse dépend uniquement de l’énergie lumineuse disponible. A partir du nombre de cellules par classe de taille, il est alors possible d’estimer des taux de croissance μ_{size} et de perte l de la population.

2. Matériel et méthodes – 2.3. Le modèle de croissance du phytoplancton

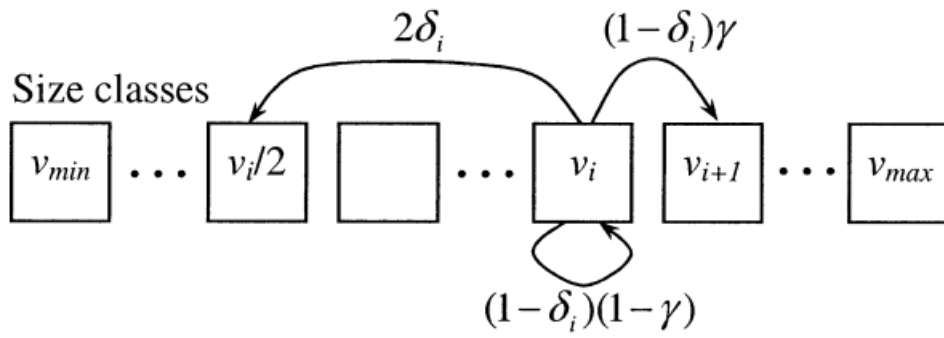


FIGURE 2.13. – Transition d’une cellule entre chaque classe de taille au cours du temps, résultant de l’alternance entre phase de croissance et de division. (Figure extraite de Sosik et al. (2003)).

3. Impact de la dynamique océanique de fine échelle d'énergie modérée sur la structure des communautés phytoplanctonique en Méditerranée Occidentale

Sommaire

3.1. Résumé	51
3.2. Article 1	53
3.2.1. Abstract	53
3.2.2. Introduction	54
3.2.3. Materials and methods	56
3.2.3.1. Satellite-based adaptive sampling strategy	56
3.2.3.2. In situ measurements	57
3.2.3.3. Vertical velocity estimation	59
3.2.4. Results	60
3.2.4.1. Hydrodynamics	60
3.2.4.2. Hydrology	61
3.2.4.3. Characterization and distribution of phytoplankton by flow cytometry	65
3.2.4.4. Statistical analysis	68
3.2.5. Discussion	72
3.2.5.1. Physical properties of the front	72
3.2.5.2. Biogeochemistry	73
3.2.5.3. Physical-biological coupling in the frontal area	74
3.2.6. Conclusion and perspectives	76

3.1. Résumé

Comme énoncé en introduction, les processus physiques à fine échelle tels que les fronts peuvent impacter la dynamique du phytoplancton. Cet effet des fronts sur

le phytoplancton a été mis en évidence par de nombreux travaux de modélisation (e.g. Mahadevan, 2016; Lévy et al., 2018). En revanche, peu d'études *in situ* ont été menées, en raison de la difficulté à échantillonner les structures de fine échelle lors de campagnes en mer. De plus, il faut noter que les quelques rares études *in situ*, ont eu lieu dans des courants de bord ouest comme le Gulf Stream et le Korushio qui sont des zones propices à la formation de fronts intenses (D'asaro et al., 2011; Nagai et al., 2012). Or ces régions ne sont pas représentatives de l'océan global qui est majoritairement composé de structures d'énergie faible à modérée (Pascual et al., 2006; Yu et al., 2019). Ce chapitre présente les résultats obtenus dans un front éphémère et d'énergie modérée, situé en Méditerranée Occidentale, au sud des îles Baléares. Cette zone frontale a été observée au cours de la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. La stratégie d'échantillonnage Lagrangienne et adaptative utilisée pendant cette campagne, a été décrite dans le chapitre précédent (cf partie 2.1.1). Cette stratégie avait pour objectif d'identifier une structure de fine échelle à partir d'observations satellite et de mesures *in situ*, et de suivre son évolution au cours du temps. Les mesures physique et biologique réalisées à haute fréquence spatiale et temporelle (cf partie 2.1.3) ont ensuite permis de caractériser la zone d'étude du point de vue hydrodynamique, hydrologique et biologique.

Tout d'abord, les mesures des vitesses horizontales par ADCP, couplée aux données FSLE, ont mis en évidence une zone de changement drastique de la direction de ces courants, indiquant la présence d'un front. L'estimation de la vitesse verticale (cf partie 2.2) a ensuite permis d'étudier l'hydrodynamisme de la colonne d'eau, en mettant en évidence des zones d'upwelling et de downwelling séparées par le front. Dans un second temps, les mesures de température conservative (Θ) et de salinité absolue (S_A) réalisées par l'engin tracté SeaSoar ont été utilisées pour étudier l'hydrologie de la région au moyen de diagrammes $\Theta - S_A$. Deux types d'eau Atlantique (*Atlantic Water*, AW) ont été identifiées en surface (i.e., sur les premiers 100 m de la colonne d'eau). La première AW caractérisée par une salinité comprise entre 37 et 38 $g\ kg^{-1}$, correspondait à de l'eau en provenance de l'océan Atlantique, récemment entrée en Méditerranée via le détroit de Gibraltar et amenée vers les îles Baléares par les tourbillons de méso-échelle générés par le courant Algérien (Millot, 1999). C'est pourquoi dans notre article, cette eau a été nommée "*younger AW*". La deuxième AW était marquée par une salinité supérieure à 38 $g\ kg^{-1}$, due à l'évaporation subie durant sa circulation dans le bassin Méditerranéen. Dans notre article, nous avons appelé cette eau "*older AW*", mais d'autres auteurs la nomme "*local AW*" (Barceló-Llull et al., 2019) ou "*resident AW*" (Balbín et al., 2012). La localisation de ces 2 types d'AW a montré que la "*older AW*" était situé au nord du front tandis que la "*younger AW*" se trouvait au sud, leur séparation ayant lieu au niveau du front. En s'enfonçant dans la colonne d'eau, le SeaSoar a mis en évidence la présence d'eau intermédiaire (*Intermediate Water*, IW) entre 100 et 400 m. Concernant l'aspect biologique de cette étude, les mesures par cytométrie en flux (cf partie 2.1.3.2) ont permis d'identifier 9 groupes phytoplanctoniques (cf Fig. 2.4). L'analyse des abondances de chaque groupes phytoplanctoniques a montré un fort contraste au niveau du front. En effet, nous avons observé que pour la majorité des groupes à l'exception du microphytoplancton,

les abondances les plus élevées étaient situées au sud du front.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer cette distribution phytoplanctonique particulière. Le rôle de la physique et en particulier des courants verticaux a notamment été avancé. En effet, ces derniers peuvent moduler l'apport en nutriment et l'exposition à la lumière du phytoplancton. De plus, nous avons mis en évidence le lien entre cette répartition phytoplanctonique et les conditions hydrologiques du milieu, au moyen d'une analyse en composante principale (ACP) groupant les données de température et salinité avec les abondances de phytoplancton. Nous avons finalement conclu que ce front jouait un rôle de barrière, séparant les abondances phytoplanctoniques.

Ainsi, nos résultats montrent qu'un front de plus faible intensité que ceux étudiés lors d'études antérieures (Barton et al., 2010; Clayton et al., 2014) est tout de même capable d'influencer la distribution des abondances phytoplanctoniques. De plus, notre travail apporte une contribution aux études cherchant à expliquer la grande diversité de phytoplancton présente en Méditerranée, malgré le fait que cette mer soit très oligotrophe (Siokou-Frangou et al., 2010). Étant donné que les processus à fine échelle et les régions oligotrophes prédominent dans l'océan, notre étude offre un éclairage nouveau sur le fonctionnement de l'océan mondial.

3.2. Article 1

Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea

3.2.1. Abstract

Model simulations and remote sensing observations show that ocean dynamics at fine scales (1–100 *km* in space, day–weeks in time) strongly influence the distribution of phytoplankton. However, only a few in situ-based studies at fine scales have been performed and most of them concern western boundary currents which may not be representative of less energetic regions. The PROTEVSMED-SWOT cruise took place in the moderately energetic waters of the western Mediterranean Sea, in the region south of the Balearic Islands. Taking advantage of near-real-time satellite information, we defined a sampling strategy in order to cross a frontal zone separating different water masses. Multi-parametric in situ sensors mounted on the research vessel, on a towed vehicle and on an ocean glider were used to sample physical and biogeochemical variables at a high spatial resolution. Particular attention was given to adapting the sampling route in order to estimate the vertical velocities in the frontal area also. This strategy was successful in sampling quasi-synoptically an oceanic area characterized by the presence of a narrow front with an associated vertical circulation. A multiparametric statistical analysis of the collected data identifies two water masses characterized by different abundances of several phytoplankton cytometric functional

groups, as well as different concentrations of chlorophyll *a* and O₂. Here, we focus on moderately energetic fronts induced by fine-scale circulation. Moreover, we explore physical-biological coupling in an oligotrophic region. Our results show that the fronts induced by the fine-scale circulation, even if weaker than the fronts occurring in energetic and nutrient-rich boundary current systems, maintain nevertheless a strong structuring effect on the phytoplankton community by segregating different groups at the surface. Since oligotrophic and moderately energetic regions are representative of a very large part of the world ocean, our results may have global significance when extrapolated.

3.2.2. Introduction

Phytoplankton are essential for the functioning of the oceans by supporting the marine food chain and playing a key role in biogeochemical cycles. They are responsible for almost half of the oxygen produced each year on the planet by photosynthesis (Field et al., 1998). Studying their role in CO₂ recycling (Watson et al., 1991) in particular is important in the context of global climate change. For several decades, satellite observations have revealed that phytoplankton concentrations at the surface of the ocean are characterized by a patchy distribution (Gower et al., 1980; Yoder et al., 1987). These patches can be generated by biological processes such as cell buoyancy, behavioral patterns or grazing (Martin, 2003), and also by physical ocean circulation (Strass, 1992). The term "fine scales" refers here to ocean dynamical processes occurring on horizontal scales of the order of 1–100 *km*, characterized by a small Rossby number, and having a relatively short lifetime from days to weeks. Such ephemeral structures are induced by mesoscale interactions and frontogenesis (McWilliams, 2016). Since the fine-scale lifetime is often similar to the phytoplankton growth time scale, this suggests that fine-scale can affect and modulate the phytoplankton community.

The role of fine-scales on phytoplankton bulk primary production is now well established. Several modelling studies have shown that fine-scales could generate intense vertical velocities, which transport nutrients from the mixed layer to the euphotic zone, thus enhancing phytoplankton production (e.g., Lapeyre et al., 2006; Lévy et al., 2001; Pidcock et al., 2016; Mahadevan, 2016). These vertical motions can also limit phytoplankton growth by subducting phytoplankton cells from the euphotic zone to the deeper layers before the nutrients are entirely consumed (Lévy et al., 2001). Much less is known about the role of fine-scales on phytoplankton diversity. However, the effect of fine-scale oceanic features on phytoplankton diversity has been predominantly studied using numerical simulations (Clayton et al., 2013; Barton et al., 2014; Lévy et al., 2015; Soccodato et al., 2016), while in situ sampling remains challenging because of the ephemeral nature of the dynamical structures. This explains why the few existing targeted in situ sampling experiments have been performed principally in coastal upwelling regions (Ribalet et al., 2010) and in boundary currents (Clayton et al., 2014; Clayton et al., 2017), which generate persistent fronts. These frontal structures associated with intense horizontal transport and vertical velocities (J. Allen et al., 1996; Rudnick, 1996), can create physical barriers in the surface ocean which separate water

masses and phytoplankton (Bower et al., 1994). Furthermore, since the study by Yoder et al. (1994) these regions are well-known to be sites of high biological productivity.

More recently, the numerical simulations of Barton et al. (2010) showed that fine-scales may also be hotspots of phytoplankton diversity. In addition, d'Ovidio et al. (2010) exploited remote sensing observations and suggested that fronts play a key role in the generation of fluid dynamical niches by segregating water patches with specific physical and chemical characteristics for time-scales for long enough to permit the emergence of a local phytoplanktonic community. It has since been suggested that these features, which eventually mix together, can precondition biodiversity hotspots (De Monte et al., 2013; Soccodato et al., 2016). This scenario of higher phytoplanktonic diversity driven by fine-scale fronts has recently been reinforced by empirical evidence obtained from the comparison of molecular data of diatom diversity with satellite-derived front detections (Busseni et al., 2020).

However, the large majority of these studies have focused on extreme situations occurring in boundary currents, where intense fronts and dramatic contrasts in water properties are not representative of the global ocean. On the contrary, vast oceanic regions are dominated by weak fronts which are continuously created, moved, and dissipated, and which separate water masses with similar properties. Whether or not fine-scale fronts also maintain their driving role on phytoplankton diversity in these weaker regions remains therefore an open question which has been largely neglected, no doubt due to the difficulty of performing in situ experiments over these short lived features. In this study, we attempt to address this issue in a case study, focusing on a moderately energetic front, and we try to explain its role on the distribution of phytoplankton groups. Compared to more energetic regions, the effect of fine-scale features on biogeochemical processes is more elusive here. This leads to the following question: is the physical forcing induced by horizontal and vertical motions sufficiently strong to segregate phytoplankton groups effectively in this moderately energetic region?

New sampling strategies were required to track the fine-scale ephemeral structures. Using remote sensing and numerical simulations to define the sampling strategy, field studies such as LatMix (Shcherbina et al., 2015), AlborEx (Pascual et al., 2017) and LATEX (Petrenko et al., 2017) have demonstrated that individual fine-scale features can be targeted experimentally. While these past campaigns focused mainly on physical processes, recent progress in biogeochemical sensors now makes the study of physical–biological coupling easier, including in moderately-energetic and oligotrophic areas. During the BLUE-FIN-13 cruise, Mena et al. (2016) studied the picophytoplankton distribution in a haline front formation area in the Balearic Sea. More recently, the OSCAHR cruise in the Ligurian Sea was specially designed to combine high-resolution measurements of both physical and biological variables (A. Doglioli, 2015). Exploiting the large data set collected during this cruise, Marrec et al. (2018) and Rousselet et al. (2019) have shown the influence of physical dynamics in controlling the spatial distribution of phytoplankton through an eddy structure, highlighting the close relationship between fine-scale dynamics and the distribution of phytoplankton. In the southwest Pacific ocean, high-resolution biological sampling during OUTPACE

(Moutin et al., 2015) and TONGA (Guieu et al., 2019) has shown the influence of fronts in controlling the spatial distribution of bacteria and phytoplankton (Rousselet et al., 2019; Benavides et al., 2021). Recently, the methodological developments in underway nitrogen (N_2) fixation measurements have allowed researchers to capture a rapid shift of the diazotrophic community in the North Atlantic ocean (Tang et al., 2020).

Following a satellite-based adaptive and Lagrangian sampling strategy, high-resolution coupled physical–biological sampling was performed during the PROTEVSMED-SWOT cruise in the southwestern Mediterranean Sea, south of the Balearic Islands (Dumas, 2018; Garreau et al., 2020). This cruise was operated in the context of the preparation for the new satellite mission Surface Water and Ocean Topography (SWOT; <https://swot.jpl.nasa.gov/>, <https://swot.cnes.fr>, last access: January 6, 2023). This mission is dedicated to providing ocean topography and surface currents at an unprecedented resolution, in particular during a fast sampling phase when SWOT will sample some key "cross-over" areas twice per day, thus providing a suitable opportunity to study the physical–biological fine-scale coupling (Morrow et al., 2019; d'Ovidio et al., 2019). The PROTEVSMED-SWOT cruise took place at one of these future cross-overs in the Mediterranean Sea. We have combined this large dataset obtained during our cruise with another data collected during the simultaneous and coordinated Spanish PRE-SWOT cruise (Barceló-Llull et al., 2018).

In this paper, we first describe the hydrodynamics of the study area, with a focus on the vertical velocities estimated using the omega equation, and we identify the water masses residing in the region during the cruise. We then present the distribution of various phytoplankton groups, and fluorescent dissolved organic matter (FDOM) in relation to the fine-scale dynamics. An advanced statistical analysis is performed to highlight the physical–biological coupling objectively.

3.2.3. Materials and methods

3.2.3.1. Satellite-based adaptive sampling strategy

PROTEVSMED-SWOT took place onboard the RV *Beautemps-Beaupré* between 30 April and 18 May 2018. During the cruise, an adaptive Lagrangian sampling strategy was made possible thanks to SPASSO (Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises ; <https://spasso.mio.osupytheas.fr>, last access: January 6, 2023). Various satellite datasets were used during PROTEVSMED-SWOT. Sea surface temperature (SST, levels 3 and 4, 1 km resolution, not shown in this study) and chlorophyll *a* concentrations ([Chl*a*], level 3, 1 km resolution) were provided by CMEMS (Copernicus Marine Environment Monitoring Service, <https://marine.copernicus.eu>, last access: January 6, 2023). In addition, ocean color composite maps were provided by CLS with the support of CNES. They were constructed using a simple weighted average over the previous five days of data gathered by the Suomi/NPP/VIIRS sensor. The altimetry-derived geostrophic velocities from the AVISO (Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic) database were exploited to extract near real-time daily maps. These were also used

to derive the finite size Lyapunov exponents (FSLEs). The FSLE analysis permits to identify biogeochemical regions of potential interest. Indeed, FSLEs values often form continuous lines, or ridges, which are used to identify regions of enhanced strain that are to be expected near frontal zones. The first study to show the benefit of using FSLE-derived fronts for biogeochemical studies was probably Lehahn et al. (2007). Before that, Abraham et al. (2002) were the first to apply the Lyapunov exponent technique (albeit using finite-time rather than finite-size) to the ocean, in turn borrowing some ideas from dynamical system theory (see in particular Boffetta et al., 2001). A review on the FSLE and other satellite-based Lagrangian techniques can be also found in Lehahn et al. (2018) and Hu et al. (2019). This strategy has since been tested in both post-cruise and real-time analysis during many campaigns (e.g., Smetacek et al., 2012; d'Ovidio et al., 2015; Rousselet et al., 2018; De Verneil et al., 2019; Benavides et al., 2021). In the present work, FSLE were obtained by time-integrating trajectories following the algorithm of d'Ovidio et al. (2004), after a 30 day backward integration.

SPASSO was used to follow both the temporal and spatial variability of the horizontal fine-scale features of interest. SPASSO combines satellite-derived currents, SST and [Chla], to provide maps of dynamical and biogeochemical structures in both Near Real Time (NRT) and Delayed Time (DT). During the cruise, the analysis of these maps suggested the presence of two different regions, characterized by their different surface [Chla] (Fig. 2.1). Consequently, these two regions were sampled along a designated route of the ship, represented in purple and in orange in Fig. 2.1. Special attention was paid to adapting the temporal sampling in these different water masses to the biological time scales, i.e., to trying to catch the diurnal cycle. The shape depicted by the ship's track led us to call these areas "West-East (WE) hippodrome" (in orange in Fig. 2.1 performed from 8 May 15:30 to 10 May 17:30 UTC, and "North-South (NS) hippodrome" (in purple in Fig. 2.1 performed between 11 May 02:00 and 13 May 08:30 UTC).

3.2.3.2. In situ measurements

Physical and biological variables (horizontal velocities, temperature, salinity, and abundances of the different phytoplankton functional groups) were measured at high frequency all along the route. In situ systems included a Seasoar deployed at sea, a vessel-mounted Acoustic Doppler Current Profiler (VMADCP), a thermosalinograph (TSG) and a flow cytometer installed on board. The Seasoar is a towed undulating vehicle capable of achieving undulations from the surface down to 400 *m*. Two Sea-Bird SBE-9 (with SBE-3 temperature and SBE-4 conductivity sensors) instruments mounted on either side of the Seasoar enabled simultaneous measurements of temperature, salinity (from conductivity) and pressure. The conductivity and temperature data were lag-corrected to reduce salinity spiking following the methodology developed by Lueck et al. (1990), Morison et al. (1994) and Mensah et al. (2009), before conversion to absolute salinity S_A and conservative temperature Θ , in accordance with TEOS-10 standards (McDougall et al., 2012). Herein, temperature and salinity refer to absolute salinity and conservative temperature. Horizontal ve-

locities between 19 *m* and 253 *m* were measured with a VMADCP operating at 150 *kHz*. VMADCP data treatment was performed with the Matlab software Cascade V.7 (<https://www.umr-lops.fr/en/Technology/Software/CASCADE-7.2>, last access: January 6, 2023). The sea surface temperature and salinity were measured continuously along the ship route by the Underway TSG. The TSG was equipped with two sensors: i) a CTD SeaBird Electronics SBE 45 sensor which was installed in the wet lab, was connected to the surface water, and which continuously pumped seawater at 3 *m* depth and ii), an SBE 38 temperature sensor which was installed at the entry of the water intake.

An automated CytoSense flow cytometer (CytoBuoy b.v.) was installed on board and connected to the seawater circuit of the TSG to perform scheduled automated sampling and analysis of phytoplankton (Thyssen et al., 2009; Thyssen et al., 2015). The instrument contains a sheath fluid made of 0.1 μm filtered seawater which stretches the sample in order to separate, align and drive the individual particles (i.e. cells) through a light source. This light source is composed of a 488 *nm* laser beam. When the particles cross the laser beam, they interact with the photons. Several optical signals are recorded for each individual particle: the forward angle light scatter (FWS) and 90° sideward angle scatter (SWS), related to the size and the structure (granularity) of the particles. Two signals of fluorescence induced by the light excitation were also recorded a red fluorescence (FLR) induced by chlorophyll *a* and an orange fluorescence (FLO) induced by the phycoerythrin pigment. Two distinct protocols were run sequentially every 30 min, in order to process the 1164 samples. The first protocol (FLR6) had an FLR trigger threshold fixed at 6 *mV* and could analyze a volume of 1.5 cm^3 . It was dedicated to the analysis of the smaller phytoplankton such as *Synechococcus*, which were optimally resolved and counted with this protocol. The second protocol (FLR25) targeted nanophytoplankton and microphytoplankton with an FLR trigger level set at 25 *mV* and an analyzed volume of 4 cm^3 . The data were acquired using the USB software (Cytobuoy b.v.) but were analyzed with the CytoClus software (Cytobuoy b.v.). The combination of the different variables recorded by the flow cytometer exhibited various clusters of particles (cells) whose abundance (cells per cubic centimeter) and average variable intensities were provided by the CytoCLUS software, which generated several two-dimensional cytograms (e.g. Fig. 2.4, see section 3.2.4.3 for explanation of the group identification) of retrieved information from the 4 pulse shaped curves (FWS, SWS, FLO, FLR) obtained for each individual cell.

On 5 May 2018, a SeaExplorer glider, manufactured by Alseamar (codename: SEA003), was deployed at sea. After a short transit, it performed a route approximately parallel to the NS hippodrome (red track on Fig. 2.1). This glider, was programmed to dive to 650 *m* depth and was equipped with a pumped conductivity-temperature-depth sensor (Seabird's GPCTD) from which the conservative temperature (Θ), the absolute salinity (S_A) and the density anomaly referenced to the surface (σ_0) were derived using the TEOS-10 toolbox (McDougall et al., 2011). This GPCTD was also equipped with a dissolved oxygen (O_2) sensor (Seabird's SBE-43F) to measure oxygen concentrations. In addition, the glider carried a WET Labs ECO Puck FLBBCD for measurements of i) [Chla] fluorescence (targeting excitation and emission wavelengths at

$\lambda_{Ex}/\lambda_{Em}$: 470/695 nm), converted into Chla concentrations (in micrograms per litre), ii) backscattering at 700 nm (BB700), and iii) a FDOM fluorophore, namely the humic-like fluorophore or peak C in the Coble (1996)'s classification ($\lambda_{Ex}/\lambda_{Em}$: 370/460 nm), expressed in micrograms per litre equivalent quinine sulfate units (micrograms per litre QSU). Finally, the SeaExplorer was also equipped with two MiniFluo-UV fluorescence sensors (hereafter called MiniFluo) for the detection of various FDOM fluorophores (Cyr et al., 2017; Cyr et al., 2019). In this study, the MiniFluo-1 was used for the detection of tryptophan-like fluorophore ($\lambda_{Ex}/\lambda_{Em}$: 275/340 nm), while the MiniFluo-2 was used for the detection of tyrosine-like fluorophore ($\lambda_{Ex}/\lambda_{Em}$: 260/315 nm). Tryptophan- and tyrosine-like fluorophores, referred to as peak T and peak B, respectively, in the Coble (1996) classification, are amino acid-like components commonly found in the marine environment, and generally associated with autochthonous biological processes (see review by Coble et al. (2014)). Here, fluorescence intensities of tryptophan- and tyrosine-like fluorophores are provided in relative units (RU) and are not converted into mass concentration (microgram per litre) (Cyr et al., 2017; Cyr et al., 2019). Glider observations were processed with the Socib glider toolbox (Troupin et al., 2015) for cast identification and geo-referencing.

3.2.3.3. Vertical velocity estimation

Vertical velocity was estimated using the so-called quasi-geostrophic (QG) omega equation (Hoskins et al., 1978; Tintoré et al., 1991; J. Allen et al., 1996, Eq. (3.1)):

$$\nabla^2(N^2 w) + f^2 \frac{\partial^2 w}{\partial z^2} = 2\nabla \cdot \vec{Q} \quad (3.1)$$

where w is the vertical component of the velocity field and \vec{Q} is the vector determined by the horizontal derivatives of water density and horizontal velocity (Hoskins et al., 1978; Giordani et al., 2006, Eq. (3.2)):

$$\vec{Q} = \left(\frac{g}{\rho_0} \frac{\partial \vec{V}_g}{\partial x} \nabla \rho, \frac{g}{\rho_0} \frac{\partial \vec{V}_g}{\partial y} \nabla \rho \right) \quad (3.2)$$

with \vec{V}_g the geostrophic horizontal velocity vector, ρ the density, ρ_0 a reference density equal to 1025 kg m^{-3} , g the gravitational acceleration, f the Coriolis parameter (considered constant and computed at the mean latitude of the area), and N^2 the Brunt–Väisälä frequency. The QG theory is valid for low Rossby numbers, a condition that is satisfied in this study.

High-resolution in situ data are necessary to solve Eq. (3.1). In this work, σ was obtained from Seasoar CTD measurements (Fig. 2.6) and the geostrophic component of the horizontal velocity was estimated from the measurements performed with the VMADCP as in the work of Barceló-Llull et al. (2017). Following suggestions made by John T Allen et al. (2001) to preserve synopticity as much as possible, we selected four transects of the NS hippodrome (see Fig. 2.1) between 11 May and 12 May 2018 in order to obtain a "butterfly" design as in Cotroneo et al. (2016) and Rousselet et al.

(2019). The σ , u and v fields were interpolated onto a 3D grid, using objective analysis (Le Traon, 1990; Rudnick, 1996). The horizontal grid resolution is $0.9 \text{ km} \times 0.9 \text{ km}$ and the vertical resolution is 6 m (from 19 m to 253 m depth). We followed the method described by Rudnick (1996), using the scripts freely downloadable from his web page at http://chowder.ucsd.edu/Rudnick/SIO_221B.html, last access: January 6, 2023. The in situ data are considered to be composed of a mean value, a fluctuation and some noise including both smaller scale variability and instrument error. The fluctuation part of the field statistics was assumed to have a decorrelation length scale of 20 km in both the x and y directions, with a structure orientation of 18.4° from north. The correlation length scale was chosen by analyzing the auto-covariance matrix of the σ field and performing several sensitivity tests. The noise-to-signal ratio was assumed to be 0.05, as in Rudnick (1996). The interpolated fields are shown superimposed onto the in situ measurements (see Fig. 2.6). The ageostrophic component of the velocity measured by the VMADCP was then removed and Eq. (3.1) was solved with an iterative relaxation method and constrained by Dirichlet boundary conditions ($w = 0$), as in the case of the front studied by Rudnick (1996). To minimize the effect of the imposed boundary conditions, only data with an error on the objective mapping of $\sigma \leq 0.0025$ were then considered.

3.2.4. Results

3.2.4.1. Hydrodynamics

We will first describe the hydrodynamic conditions encountered during PROTEVSMED-SWOT in order to characterize the area. For simplicity, two transects only, representative of each of the two hippodromes, are described: a first transect, on the WE hippodrome and performed from 9 May 16:50 to 23:45 UTC is referred to as the WE transect (Fig. 3.1a). The second one, performed on the NS hippodrome from 11 May 02:00 to 08:40 UTC, is referred to as the NS transect (Fig. 3.1b). Note that we obtained similar results for the other transects (see Fig. 6 in Appendices). The horizontal velocities were measured by VMADCP at 25 m along both WE and NS transects, and superimposed onto the FSLE field for the corresponding date. The intensity and the direction of the current vary along the transects. A slowly evolving zonal fine-scale feature is present at around $38^\circ \text{ N } 20'$ in the altimetry-derived FSLE field and is confirmed by the VMADCP data. Indeed, two FSLE features cut the transect at this latitude, exactly where the horizontal current directions change substantially. The WE transect shows a larger current variability than the NS transect, due to its alignment with the fine-scale structure. However, an FSLE feature cuts this transect just north of $38^\circ \text{ N } 20'$ where the current begins to change and turns to the North-East.

Figures 2.7a and 2.7b show the vertical velocities estimated at 25 m and 85 m depths for the NS hippodrome. The area is characterized by three main features: two upwelling cells (positive values) separated by a downwelling cell (negative values) located between $38^\circ \text{ N } 30'$ and $38^\circ \text{ N } 36'$. Another smaller downwelling patch is present in the south-east of the sampling area. The intensities of these vertical motions,

ranging from 2 to $8 \cdot 10^{-5} \text{ m s}^{-1}$ (corresponding to 1.7 to 6.9 meters per day), are stronger in the intermediate layer.

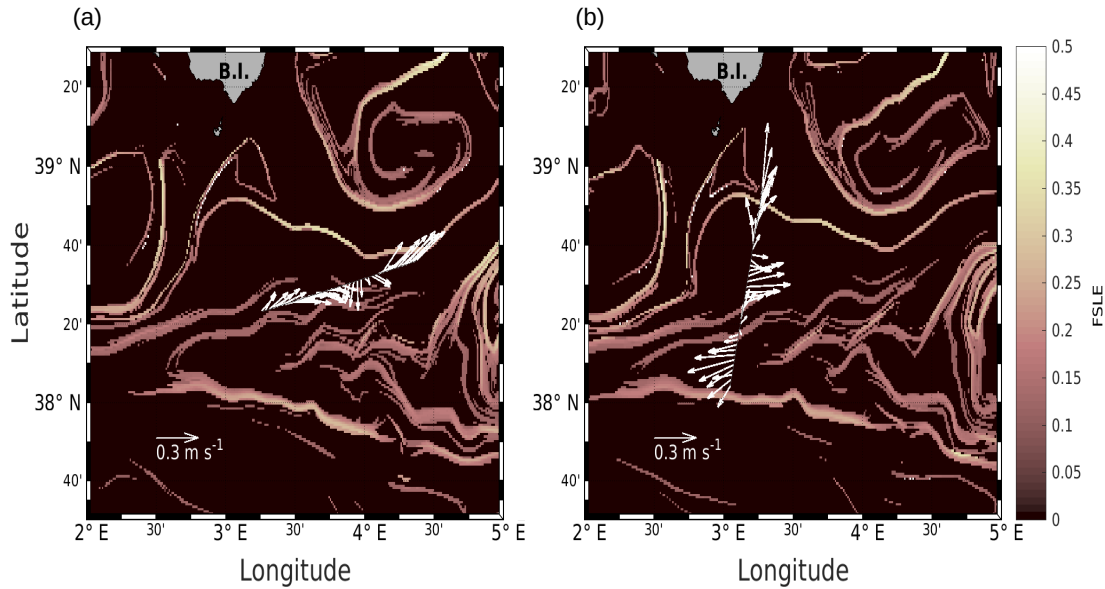


Figure 3.1. – Horizontal velocities measured by VMADCP at 25 m, along the WE (a) and NS (b) transects, superimposed onto the FSLE field for the corresponding date (i.e. 9 May 2018 and 11 May 2018, respectively). Unit for FSLE is day^{-1} .

3.2.4.2. Hydrology

The typical southwestern Mediterranean water masses are shown in the Θ - S_A diagrams of the Seasoar CTD data of the WE and NS transects (Fig. 3.2a and Fig. 3.2c, respectively). A clear separation into two different water masses is visible at the surface. In order to objectively identify where these two water masses separate we first distinguish surface from intermediate waters by the isopycnal at 28.45 kg m^{-3} on the Θ - S_A diagrams. Then, an iterative method with a granularity of 0.05° in longitude(latitude) along the WE(NS) transect was used to calculate the means of the two surface water masses in terms of salinity and temperature, $(\overline{S_{A1}}, \overline{\Theta_1})$ and $(\overline{S_{A2}}, \overline{\Theta_2})$, and the difference in terms of mean salinity, $|\overline{S_{A1}} - \overline{S_{A2}}|$. The best separation between the two surface water masses thus corresponds to the longitude(latitude) along the WE(NS) transect where the maximal difference $|\overline{S_{A1}} - \overline{S_{A2}}|$ is found. Table 3.1 summarizes the maximal differences calculated for the transects of the WE and NS hippodromes performed with the Seasoar and the associated localisations of the best separation. Only one

Table 3.1. – Results of the iterative algorithm to determine the best separation between the two types of AW along the Seasoar transects of the WE and NS hippodromes. The lines in bold correspond to the WE and the NS transects represented in Fig. 3.2. Only one transect is available for WE hippodrome due to technical problems encountered with the towed fish.

Transects (Time UTC)	$(\overline{S_{A1}}, \overline{\Theta_1})$	$(\overline{S_{A2}}, \overline{\Theta_2})$	Max of $ \overline{S_{A1}} - \overline{S_{A2}} $	Lon / Lat
9 May 16:50–9 May 23:45	(37.71, 15.62)	(38.02, 15.93)	0.31 $g\ kg^{-1}$	4° E 06'
11 May 02:00–11 May 08:40	(37.63, 15.68)	(38.03, 15.91)	0.40 $g\ kg^{-1}$	38° N 32'
11 May 10:00–11 May 16:45	(37.59, 15.95)	(38.03, 15.69)	0.44 $g\ kg^{-1}$	38° N 30'
11 May 17:55–12 May 00:50	(37.63, 16.02)	(38.07, 15.61)	0.44 $g\ kg^{-1}$	38° N 34'
12 May 01:50–12 May 08:20	(37.63, 15.82)	(38.01, 16.15)	0.38 $g\ kg^{-1}$	38° N 31'
12 May 09:30–12 May 16:40	(37.63, 15.54)	(38.03, 16.09)	0.40 $g\ kg^{-1}$	38° N 29'
12 May 17:30–13 May 00:20	(37.75, 15.43)	(38.05, 16.30)	0.30 $g\ kg^{-1}$	38° N 34'

transect of the WE hippodrome is shown due to a lack of data in the Seasoar measurement during the other transects of this hippodrome. In Table 3.1, along the WE transect the surface water masses separate at longitude 4° E 06', while along the NS transect they separate at latitude 38° N 32', as is also indicated by the triangles on the corresponding figures (Fig. 3.2b and Fig. 3.2d). Note that for the other meridional transects the estimated separation varies by a few minutes only (Table 3.1).

Θ - S_A diagrams (Fig. 3.2a and Fig. 3.2c) and their associated maps (Fig. 3.2b and Fig. 3.2d) correspond to the WE and the NS transects described previously in section 3.2.4.1. The maps shown in Fig. 3.2b and Fig. 3.2d indicate the geographical positions of the two types of Atlantic Waters (AW), using the same color code as in the Θ - S_A diagrams. Interpretation of these data is as follows: The surface layer is occupied by AW with different residence times in the Mediterranean Sea. We refer to these two AW as "younger AW" (in light blue) and "older AW" (in dark blue). The "younger AW" corresponds to AW which has entered the Mediterranean basin more recently and which is characterized by a salinity between 37 $g\ kg^{-1}$ and 38 $g\ kg^{-1}$, while the "older AW" is characterized by a higher salinity. Previous authors have referred to this water as "local AW" (Barceló-Llull et al., 2019) or "resident AW" (Balbín et al., 2012). The "younger AW" is located at the west and at the south of the WE and NS transects, respectively. Moreover, the separation between the two types of AW is in agreement with the localisation of the front identified by the FSLE and the change in the current direction (Fig. 3.1).

This separation between the two types of AW is also visible on the Seasoar vertical sections of conservative temperature, absolute salinity and density (Fig. 3.3). Examination of the gradients along the temperature (Fig. 3.3a and Fig. 3.3d) and salinity (Fig. 3.3b and Fig. 3.3e) transects enables to clearly identify the separation between the two types of AW at longitude 4° E for the WE transect and latitude 38° N 30' for the NS transect, corresponding to the localisation of the front. However, this separation is less apparent along the two density transects (Fig. 3.3c and Fig. 3.3f). Furthermore, the

vertical extension of the surface and intermediate water masses is also visible on the vertical Seasoar sections along the WE and NS transects (Fig. 3.3). The warm surface layer with temperature greater than 15 °C extends to about 100 m (Fig. 3.3a and Fig. 3.3d). This layer is also characterized by a salinity between 37.5 g kg⁻¹ and 38 g kg⁻¹ (Fig. 3.3b and Fig. 3.3e) and, as a consequence, by the lowest density (Fig. 3.3c and Fig. 3.3f). Note that this surface layer is more apparent along the WE transect (Fig. 3.3a, 3.3b and 3.3c), than along the NS transect. Below 100 m depth, the intermediate water is more homogeneous and is characterized by a temperature of 13–14 °C and a salinity of 38–38.5 g kg⁻¹ (in pink on Fig. 3.2a and Fig. 3.2c).

The SeaExplorer glider also performed temperature and salinity measurements along a transect parallel to and slightly west of the NS hippodrome (see Fig. 2.1). The Θ - S_A diagrams of the glider data (Fig. 7a and Fig. 7b) confirm the presence of the two types of AW in surface, in particular during the outward route (Fig. 7a). During the glider's return route (Fig. 7b) the surface water masses were beginning to be more homogeneous than during the outward route and the NS Seasoar transect (Fig. 3.2c). This can be explained by the fact that the Seasoar transects were performed within a few hours, while the glider transects lasted several days. Finally, the deeper glider sampling allowed to detect another thermohaline signature, with temperature values about 13 °C and salinity about 38.5 g kg⁻¹, corresponding to Western Mediterranean Deep Water (WMDW) as found by Balbín et al. (2012).

3. Impact de la dynamique océanique de fine échelle d'énergie modérée sur la structure des communautés phytoplanctonique en Méditerranée Occidentale – 3.2.
Article 1

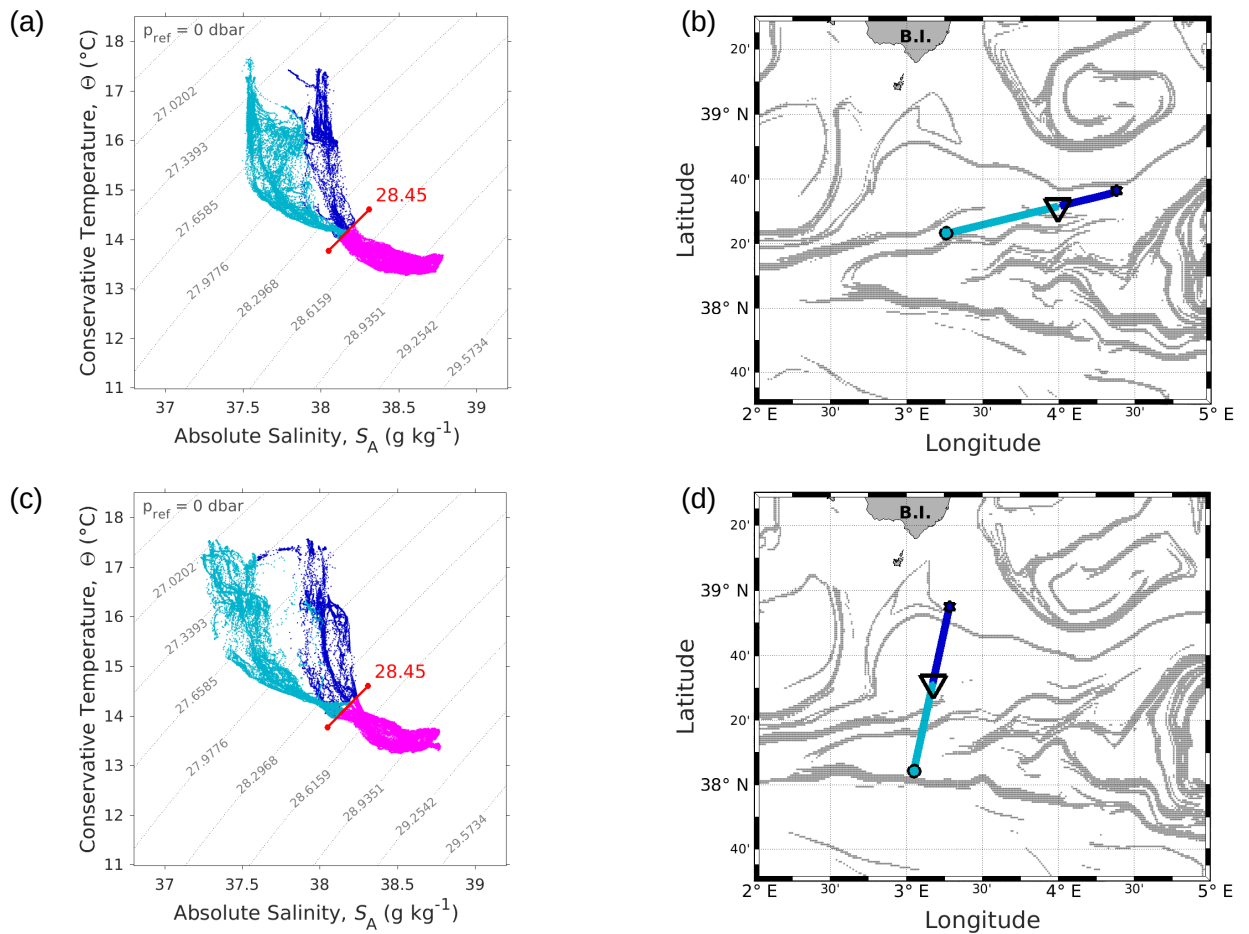


Figure 3.2. – Θ - S_A diagrams of data collected along the WE (a) and the NS (c) transects. The "younger AW" is represented in light blue and the "older AW" in dark blue. Intermediate water is also represented in pink. The isopycnal 28.45 $kg m^{-3}$, separating surface waters from the deeper ones, is highlighted in red. Triangles in panels (b) and (d) indicate the geographical position of the separation between the two types of AW along the corresponding transect.

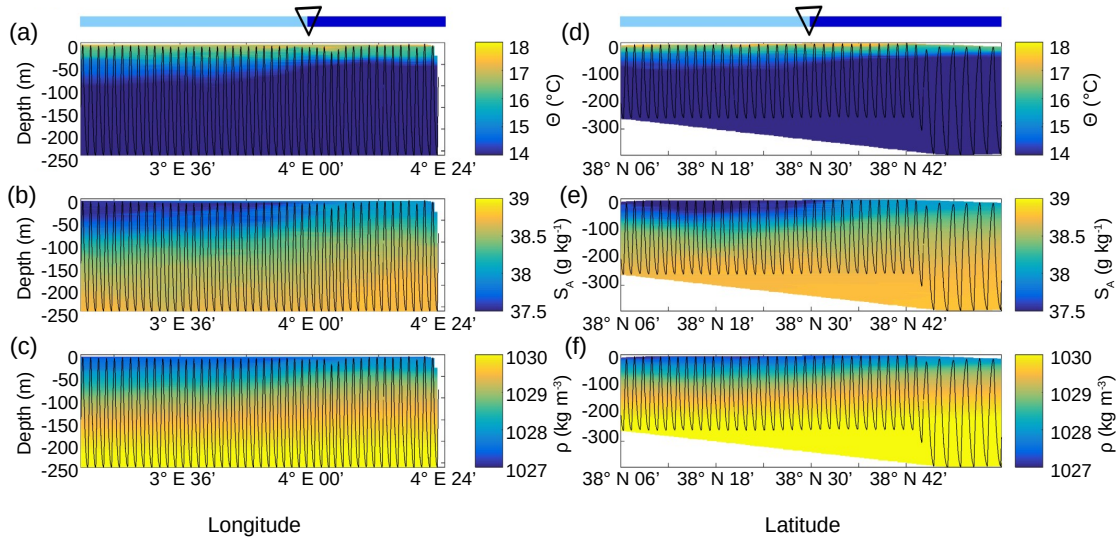


Figure 3.3. – Vertical sections of conservative temperature Θ (a, d), absolute salinity S_A (b, e), and density ρ (c, f), sampled by the Seasoar along the WE transect (left) and along the NS transect (right). The Seasoar trajectory is represented by the black lines. The triangle indicates the location of the front area between the two types of AW represented in light and dark blue (see Fig. 3.2b and Fig. 3.2d respectively).

3.2.4.3. Characterization and distribution of phytoplankton by flow cytometry

Up to nine phytoplankton groups were optically resolved by flow cytometry (Fig. 2.4). The light scatter (forward scatter FWS, and sideward scatter SWS) and fluorescence intensities (red fluorescence FLR, and orange fluorescence FLO) were used to identify these nine phytoplankton groups, following Thyssen et al. (2015) and Marrec et al. (2018). We called these groups by the conventional names used by flow cytometrists, i.e., some groups relate to taxonomy (*Synechococcus*, Cryptophytes) while others relate to a range of sizes (picoeukaryotes, nanoeukaryotes) following Sieburth et al. (1978). Indeed, the first group corresponds to *Synechococcus* (Syn on Fig. 2.4c), which is a prokaryotic picophytoplankton. We distinguish *Synechococcus* from the other picophytoplanktonic groups, because brought to light by flow cytometry thanks to its higher FLO intensity compared to FLR intensity (Fig. 2.4c), induced by the presence of phycoerythrin pigments. A first eukaryotic picophytoplankton group (Pico1) shows lower FLR and FLO intensities than *Synechococcus* (Fig. 2.4c). Two other groups of

Table 3.2. – Size and abundances of the nine phytoplankton groups, identified by flow cytometry analysis in Fig. 2.4

Groups	Size (μm)	Abundances ($cells\ cm^{-3}$)
<i>Synechococcus</i>	1	10^4
Pico1	0.2–2	10^3
Pico2	0.2–2	10^3
Pico3	0.2–2	10^2
PicoHFLR	0.2–2	10^2
RNano	2–20	10^2
SNano	2–20	10^2
Microphytoplankton	20–200	10
Cryptophytes	10–50	1

picophytoplankton (Pico2 and Pico3) exhibit higher FWS, SWS and FLR intensities than Pico1 (Fig. 2.4d). The last group of picophytoplankton (PicoHFLR) is characterized by a high FLR signal induced by Chla. Two distinct nanophytoplankton groups (SNano) and (RNano) were defined according to their high FLR and FLO intensities (Fig. 2.4a and Fig. 2.4c). SNano have a high SWS/FWS ratio and higher SWS intensities than RNano (Fig. 2.4b) and Fig. 2.4a). Finally, microphytoplankton (Micro) and Cryptophytes (Crypto) exhibit high FLR and FLO intensities (Fig. 2.4c). Cryptophytes can belong to the pico- or nanoeukaryotes but have also been discriminated from the red-only fluorescing pico- or nanoeukaryotes based on their orange fluorescence induced by phycoerythrin, like *Synechococcus*. The size and the abundances of these nine groups are summarized in Table 3.2.

Figures 3.4 and 3.5 show the surface abundances of the various phytoplankton groups, along the WE and the NS transects. *Synechococcus* (Fig. 3.4a and Fig. 3.5a), Pico1 (Fig. 3.4b and Fig. 3.5b) and Pico2 (Fig. 3.4c and Fig. 3.5c) present a similar distribution pattern. High abundances around $2.2\text{--}3.0\ 10^4\ cells\ cm^{-3}$, $\geq 1.1\ 10^3\ cells\ cm^{-3}$, and $\geq 1.7\ 10^3\ cells\ cm^{-3}$, recorded respectively for *Synechococcus*, Pico1, and Pico2 are located at the western and southern parts of the front, along with the WE and the NS transects. On the other side of the front, their abundances are lower, ($\leq 1\ 10^4\ cells\ cm^{-3}$ for *Synechococcus* and ~ 500 and $\sim 900\ cells\ cm^{-3}$ for Pico1 and Pico2, respectively). RNano abundances (Fig. 3.4g and Fig. 3.5g) present a similar distribution with these groups along the NS transect, with high abundances ($450\text{--}500\ cells\ cm^{-3}$) located at the southern part of the front. However, the distribution of RNano abundances is less clear along the WE transect. Pico3 (Fig. 3.4d and Fig. 3.5d), Microphytoplankton (Fig. 3.4f and Fig. 3.5f), and SNano (Fig. 3.4h and Fig. 3.5h) abundances vary between $100\text{--}500\ cells\ cm^{-3}$, $8\text{--}18\ cells\ cm^{-3}$, and $300\text{--}500\ cells\ cm^{-3}$, respectively, and present an opposite distribution compared to the other groups. Indeed, higher abundances are found in the eastern and northern parts of the front. PicoHFLR (Fig. 3.4e and Fig. 3.5e) and Cryptophytes abundances (Fig. 3.4i and Fig. 3.5i) ranged from $160\text{--}280\ cells\ cm^{-3}$ and $10\text{--}30\ cells\ cm^{-3}$ respectively. However,

3. Impact de la dynamique océanique de fine échelle d'énergie modérée sur la structure des communautés phytoplanctonique en Méditerranée Occidentale – 3.2.
Article 1

the latter exhibited a less obvious pattern between the two sides of the front. Overall, the distribution of the abundances of the various phytoplankton groups evidenced by flow cytometry on either side of the front (except for these two last groups) fits well with the hydrodynamic and hydrological observations.

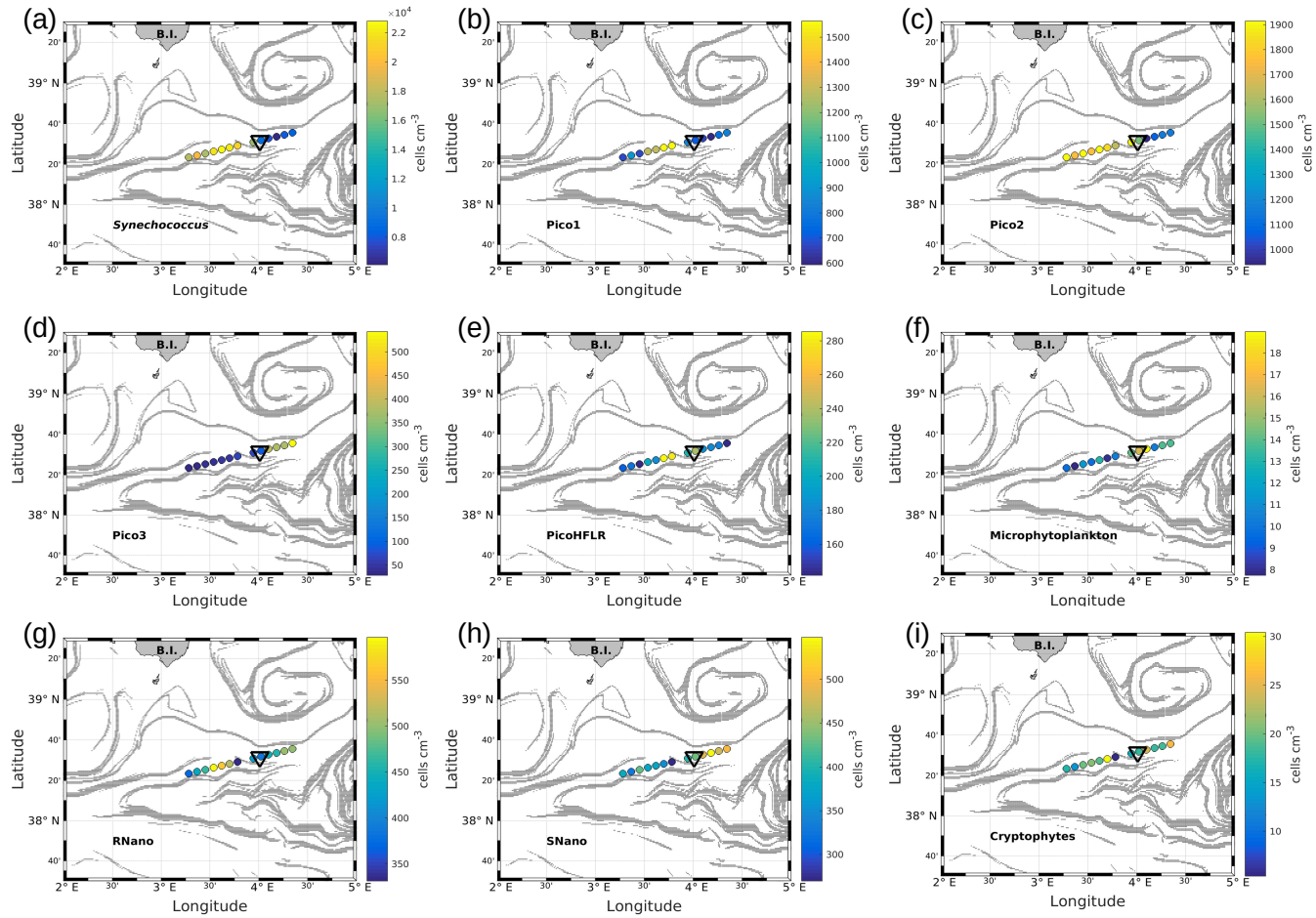


Figure 3.4. – Abundances (in cells per cubic centimeter) of the phytoplankton groups along the WE transect, superimposed upon the FSLE field. Triangles indicate the front area. (a) *Synechococcus*, (b) Pico1, (c) Pico2, (d) Pico3, (e) PicoHFLR, (f) Microphytoplankton, (g) RNano, (h) SNano, (i) Cryptophytes.

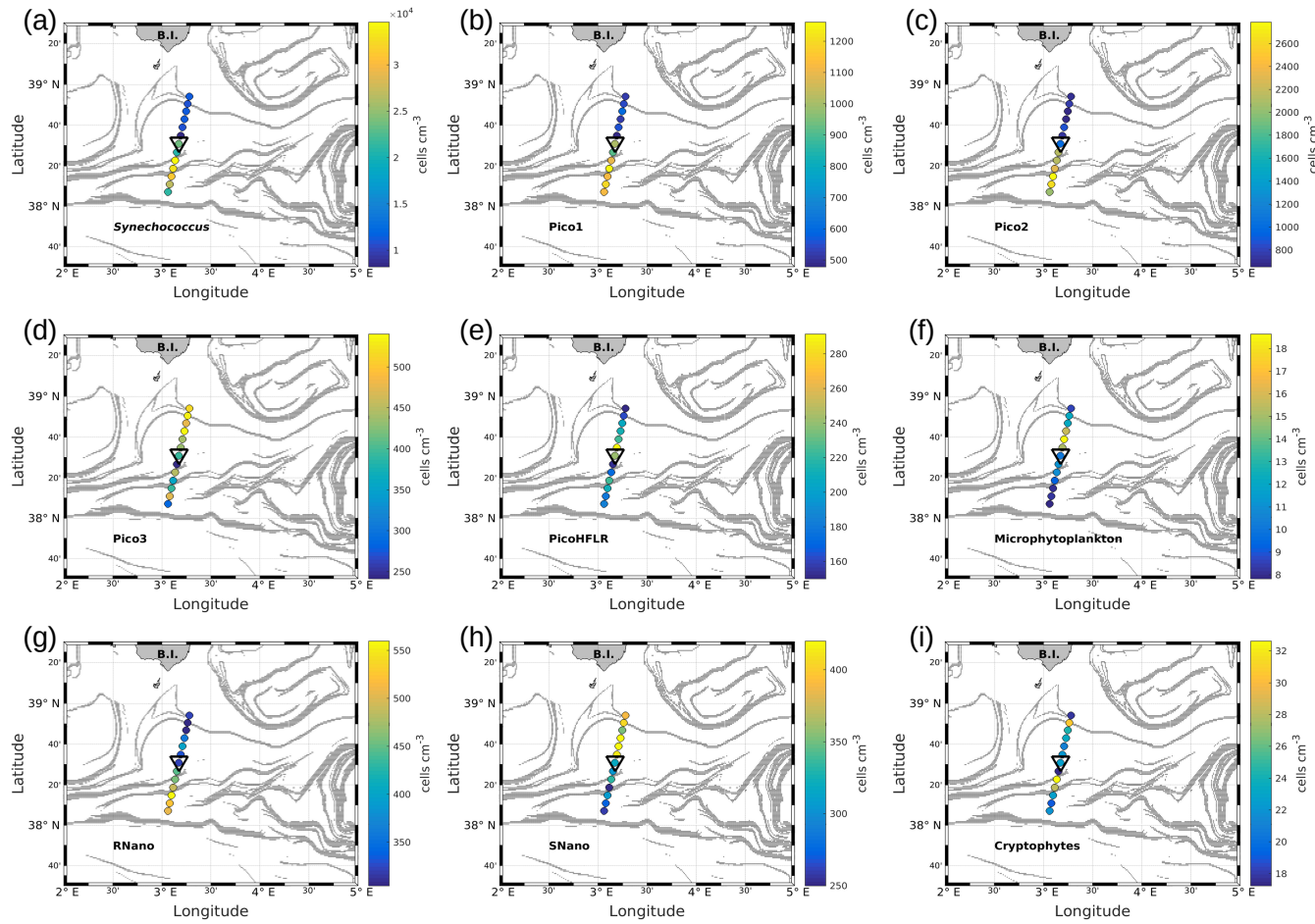


Figure 3.5. – As in Fig. 3.4, but for NS transect.

3.2.4.4. Statistical analysis

Surface temperature and salinity data measured with the TSG were merged with abundance data of the 9 phytoplankton groups at each cytometry sampling point along the WE and NS hippodromes. Thus, the final data set consists of 11 variables, each of which contains 215 observations. To deal with this large multivariate data set a principal component analysis (PCA) was applied.

PCA consists of summarizing the information contained in the data set by replacing the initial variables with new synthetic variables (called principal components), which are linear combinations of the initial variables and uncorrelated two by two. When applied to our data set, a PCA reveals that the first three components account for 36.7 %, 18.1 % and 13 % of the total variance of the data, respectively. The following statistical analysis focuses on these three components, representing 67.8 % of the total variance of the data. Figure 3.6a shows positively correlated variables grouped together in the first factorial plane: salinity (S_A) with microphytoplankton (Micro); *Synechococcus* (Syn) with picophytoplankton Pico1 group; picophytoplankton Pico2

group and nanophytoplankton RNano group; temperature (Θ) with picophytoplankton Pico3 group and nanophytoplankton SNano group. However, the Cryptophytes (Crypto) group and the picophytoplankton PicoHFLR group are less well correlated with the other variables compared to the other groups of phytoplankton.

The K-medoid algorithm, described by Hartigan et al. (1979) and Kaufman et al. (1987), is another method used to represent the various aspects of the data structure. This algorithm divides M points in N dimensions into K groups (or clusters). A cluster is an object for which the average dissimilarity to all the data is minimal. In our case study, the K-medoid algorithm splits the 215 points (i.e., observations) into three clusters (Fig. 3.6b). Each point of a given cluster shows a high degree of similarity with the others points of the same cluster. The three clusters are well separated from each other. Only a few points of the black and red clusters are difficult to unravel. Finally, the average of each variable called local average and the global average can be calculated for each cluster to show the contribution of each variable to a cluster. The most discriminating variables for each cluster (Table 3.3) were also determined with the standard deviation.

Figure 3.6c is a spatio-temporal representation of the three main clusters obtained by the K-medoid algorithm. The WE hippodrome from 8 to 10 May is characterized by the presence of the black cluster in the east and the red cluster in the west. The NS hippodrome starts on 11 May with the red cluster present in the south and the black cluster in the north. The latter remains dominant in the north for the remainder of the sampling period. In the south, the red cluster is gradually replaced by the blue cluster, except for a few points on 13 May.

Figure 3.6d displays the geographical distribution of the three clusters superimposed upon the FSLE field. It evidences a general good agreement between the shifts of the clusters and the FSLE maxima. In particular, the separation between the black and red clusters at around 4° E on the WE hippodrome corresponds to the two FSLE maxima crossing this longitude at 38° N $40'$ and 38° N $20'$. On the NS hippodrome, the black cluster is separated from the two others at about 38° N $20'$ where zonally-disposed FSLE maxima cross the vessel route. To summarize, the black cluster dominates in the north of the sampled area, while in the south, the red cluster is dominant at the beginning before being replaced by the blue cluster. The separation between the clusters matches the distribution of the FSLE field maxima, and can be explained by the fine-scale dynamics. Given their ephemeral nature the fine-scale structures, the temporal evolution of the distribution of the red and blue cluster is probably due to the displacement over time of the frontal structure during the cruise.

Table 3.3. – Description of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm and represented in Fig. 3.6b, 3.6c and 3.6d. The local averages (μ_{local} , i.e. the average of each variable in a cluster) are compared with the global average (μ_{global} , i.e. the average of each variable for the complete dataset) to highlight the contribution of each variable to a cluster. Note that only the five most discriminating variables, determined with the standard deviation (σ) are shown for each cluster. Absolute salinity (S_A) is measured in grams per kilogram, conservative temperature (Θ) in degrees Celsius and phytoplankton abundances in cells per cubic centimeter. The bold lines represent the variables with the greatest contribution to each cluster (i.e. with local average > global average).

Clusters	Variables	μ_{local}	μ_{global}	σ_{local}	σ_{global}
1 (Black)	S_A	37.65	37.45	0.115	0.235
	Micro	14	11	5	5
	SNano	461	417	65	86
	Θ	18.1	18.2	0.4	0.4
	RNano	386	454	81	140
2 (Red)	Pico1	1148	838	361	343
	Syn	23820	16949	5049	7699
	Pico2	1955	1656	355	770
	Micro	10	11	4	5
	Θ	18	18.2	0.3	0.4
3 (Blue)	Pico2	2761	1657	467	770
	Θ	18.7	18.2	0.3	0.4
	RNano	593	454	186	140
	Pico3	557	355	280	212
	Syn	22151	16949	3940	7693

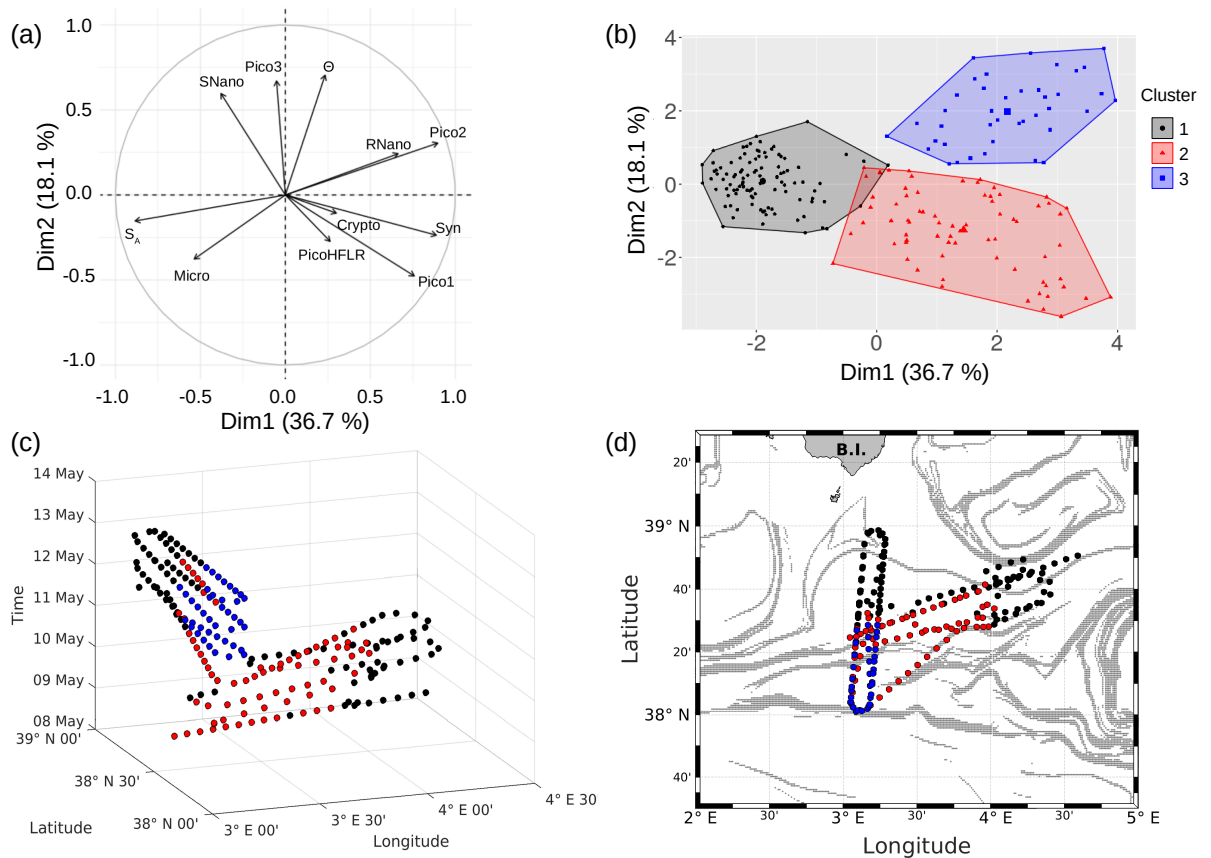


Figure 3.6. – (a) Principal component analysis in the first factorial plane. (b) Representation in two dimensions of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm. (c) Spatio-temporal representation of the three clusters obtained with the K-medoid algorithm. (d) Geographical representation of these clusters, superimposed upon the FSLE field, 11 May 2018.

3.2.5. Discussion

3.2.5.1. Physical properties of the front

During the PROTEVSMED-SWOT cruise, the satellite-derived surface [Chla] showed contrasted values between the south-west and the north-east of the studied area (Fig. 2.1). The analysis of ocean color images combined with the altimetry-derived FSLE field, have been associated with the strong variation of current direction observed in the horizontal velocities measured by VMADCP data, allowing the identification of a frontal area located at about 38° N 30' latitude and between 3° E and 4° E longitude (Fig. 2.1).

Our estimation of vertical velocities using the omega equation method have allowed to investigate the vertical dynamics in the frontal area (Fig. 2.7). Several previous studies have shown the importance of fine-scale dynamics in generating vertical velocities (e.g., Rudnick, 1996; Lapeyre et al., 2006; Mahadevan et al., 2006; Balbín et al., 2012). Although the ship route was designed mainly with an eye to cytometry sampling across the front, we obtained a sufficiently regular spatial grid to allow us to apply the omega equation method, as John T Allen et al. (2001). In the area where our Seasoar sampling overlapped with CTD casts performed on a 10 km spaced regular grid by Barceló-Llull et al. (2018), the respective estimations of the vertical velocity field are in good agreement (Barceló-Llull et al., 2021). As our sampling area extends further south with respect to that of Barceló-Llull et al., 2018, we were also able to observe the shift in current direction, from eastward to westward, and the associated vertical recirculation pattern. Vertical velocities associated with the front are in the order of a few meters per day. These values are of the same order of magnitude as the velocities associated with a frontal structure reported by Balbín et al. (2012) in the north-west of the Balearic Islands, and by Simón Ruiz et al. (2019) in the Alboran Sea.

The data from the CTD sensors mounted on the Seasoar towed fish and on the SeaExplorer ocean glider reveal a rapid shift between two different types of surface water masses on the $\Theta-S_A$ diagrams (Fig. 3.2 and Fig. 7). These water masses are AW at different stages of modification. Indeed, AW enters the Mediterranean Sea through the Strait of Gibraltar and then forms an anticlockwise circulation along the continental slope of the western Mediterranean basin, caused by the combination of the Coriolis effect and the topographical forcing (Millot, 1999; Millot et al., 2005; Millot et al., 2006). In the south-west part of the basin, this circulation is dominated by the Algerian Current (AC), which can form meanders and mesoscale eddies due to baroclinic and barotropic instabilities (e.g., Millot, 1999). These eddies spread over the basin and join the study area south of the Balearic Islands, carrying with them the newly arrived AW, known as "younger AW". In this region, the "younger AW" encounters the "older AW", i.e. the AW modified by cooling and evaporation during its progression along the northern part of the western Mediterranean basin (Millot, 1999; Millot et al., 2005). The presence of this water has already been observed by Balbín et al. (2012) and Barceló-Llull et al., 2019 who use the terms "resident AW" or "local AW", respectively, to indicate the colder and saltier AW of the Balearic Sea.

During our cruise, the "older and younger AW" are separated by a frontal area (Fig. 3.2). This separation between these two AWs is also clearly visible in the first 100 *m* of the water column, on the depth sections of temperature and salinity (Fig. 3.3). López-Jurado et al. (2008) and Balbín et al. (2012) and Balbín et al. (2014), made similar observations and developed hypotheses to explain the seasonal and inter-annual variability of the location and intensity of the front between these two AWs. According to Balbín et al. (2014), the presence or absence in early summer of Intermediate Water in the Mallorca and Ibiza channels determines the meridional position of the front.

3.2.5.2. Biogeochemistry

Vertical sections of [Chla] and oxygen [O₂], provided by the SeaExplorer glider were measured along the outward route (Fig. 8a and Fig. 8b) and the return route (Fig. 8c and Fig. 8d) parallel to the NS hippodrome, in the first 250 *m* of the water column. These glider vertical sections show patterns that can be explained by the vertical movement of the water masses. The deep chlorophyll maximum (DCM), appears to remain at a fairly constant depth along the transects. However, a deepening of the lower boundary of the layer containing the DCM is noticeable north of 38° N 30' along the outward route (Fig. 8a) and the return route (Fig. 8c) of the SeaExplorer glider, corresponding to the "older AW" identified in Fig. 3.2d. Similar patterns also observed in the [O₂] data confirm a possible downwelling of the surface waters at the front location (see Fig. 2.7), but also indicate a deeper oxygenation of the "older AW".

The vertical sections of tyrosine- and tryptophan-like fluorophores (peak B and peak T respectively) from the glider (not shown) reveal distribution patterns very close to that of [Chla] for tyrosine-, and very close to that of [O₂] for tryptophan-like fluorophore. These similarities in the profiles of [Chla] and [O₂] were confirmed by correlation analyses (not shown), which indicate a very highly significant linear positive correlation between [Chla] and tyrosine-, and between [O₂] and tryptophan-like fluorophores when considering all glider data for the two transects from 5 to 200 *m* depth ($r = 0.88$ and 0.84 , $n \sim 32595$, $p < 0.0001$). Tryptophan- and tyrosine-like fluorophores are recognized as having an autochthonous origin (Coble et al., 2014), as being produced through the activity of autotrophic and heterotrophic plankton organisms, in particular phytoplankton and heterotrophic bacteria (Stedmon et al., 2014), and as being indicators of bioavailable/labile DOM (C and N) (Hudson et al., 2008; Fellman et al., 2009). Even though phytoplankton activity is considered a source of tryptophan- and tyrosine-like fluorophores (Determann et al., 1998; Stedmon et al., 2005; Romera-Castillo et al., 2010), bacterial degradation appears to be not only a source, but also a sink for these fluorophores, depending on nutrient availability (Cammack et al., 2004; Nieto-Cid et al., 2006; Biers et al., 2007). The fact that tyrosine-like fluorophore was fairly associated with [Chla] and tryptophan-like with [O₂] reveals that these two fluorophores were probably not produced by the same phytoplankton groups. Moreover, it seems that tryptophan is more susceptible to release by heterotrophic bacteria (in addition to being released by phytoplankton) than is tyrosine-like material (Hudson et al., 2008; Tedetti et al., 2012; Stedmon et al., 2014). Figure 9 shows the

comparison of distribution of [Chla], and fluorescence intensities of tyrosine- and tryptophan-like fluorophores between the "younger and older AW". It appears that the content of Chla, tyrosine- and tryptophan-like fluorophores was higher in "older AW" than in "younger AW" (the mean values of Chla, Peak B and Peak T in "older AW" being significantly higher than those in "younger AW" ; t-test, $p < 0.0001$). These results are in line with the distribution of microphytoplankton, which exhibited higher abundances in the northern part of the transect ("older AW"), thus highlighting the strong coupling between hydrology, phytoplankton activity and DOM concentration in this area.

3.2.5.3. Physical-biological coupling in the frontal area

The distribution of phytoplankton groups showed contrasted abundances across the front. Figure 3.7 summarizes our results, providing a view of the physical forcing occurring in the frontal area and its effect on the distribution of phytoplankton groups. The south-west of the front corresponding to the localisation of the "younger AW" is characterized by high abundances of *Synechococcus*, Pico1, Pico2 and RNano groups, whereas the north-east of the front associated with the "older AW" is dominated by the other phytoplankton groups, i.e. Pico3, Microphytoplankton and SNano (Fig. 3.4 and Fig. 3.5).

Although some studies conducted in western boundary currents have shown that fronts are sites of elevated phytoplankton diversity (Barton et al., 2010; Clayton et al., 2014), it remains unclear how physical processes impact phytoplankton distribution. In order to explain the distribution of phytoplankton abundances observed during our cruise, we can schematically separate the horizontal from the vertical processes as follows.

In terms of horizontal processes, the dominance of certain groups of phytoplankton appears well related with the type of AW. Statistical analysis proved very useful in synthesizing the physical and biological information and in identifying the relationship between some groups of phytoplankton and the hydrological water conditions. For instance, the principal component analysis (PCA) shows that *Synechococcus* abundance, salinity and temperature are well correlated (Fig. 3.6). This correlation is in accordance with the study by Mena et al. (2016), who found higher abundances of *Synechococcus* in the "younger AW" than in the "older AW". Marrec et al. (2018) also revealed a dominance of *Synechococcus* in the warmer waters surrounding a colder cyclonic re-circulation. Previous studies have shown that fine-scale ocean dynamics can drive the formation of ecological niches, by segregating water masses for long enough to create favorable conditions that permit some locally well adapted phytoplankton groups to become dominant (d'Ovidio et al., 2010; Perruche et al., 2011). d'Ovidio et al. (2010) also highlighted that these fluid ecological niches can be advected and can transport phytoplankton cells over distances far from their origin. This transport favors the creation of complex community distributions by enhancing the mingling of populations of phytoplankton. Clayton et al. (2013) reinforced this theory using global numerical simulations. According to them, dominant phytoplankton that are

very well adapted "locally" can emerge in hotspot regions, whereas the presence of other phytoplankton called "immigrants" is sustained by physical transport. The Mediterranean spans a much reduced latitudinal gradient and the intensity of its stronger currents allows a slower advection than that of western boundary currents. As a consequence, it is not surprising that our cytometry measurements fail to show the presence or absence of specific groups. Nevertheless, our results highlight that fine-scale dynamics modulate the relative abundance of phytoplankton groups. We can assume, for instance, that the "younger AW" may transport some phytoplankton cells from the Algerian Basin to the Balearic Islands. However, the front observed during our cruise cannot be defined as a "hotspot" of diversity as is seen in Clayton et al. (2014) and Clayton et al. (2017), where fine-scale features advect phytoplankton ecotypes that are absent in one oceanic region towards another. Our future cruises will include taxonomic analyses such as metagenomics, which will allow us to detail the structure of the communities further and better understand competition and immigration processes.

In terms of vertical processes, we can underline the role of vertical velocity (see Fig. 2.7). Clayton et al. (2014) and Clayton et al. (2017) highlighted the role of fine-scale circulation in regulating phytoplankton diversity. Nevertheless, they showed this in boundary currents and coastal upwelling regions and regarding opportunistic species (such as diatoms), which were fertilized by the strong nutrient enrichment induced by a very intense vertical transport. In our case, we found vertical velocities associated to the front that were less intense than those revealed by Clayton et al. (2014) and Clayton et al. (2017). This vertical transport can convey phytoplankton cells from the euphotic layer into the depths, and in so doing play a key role in their distribution and their metabolism (Marrec et al., 2018). In addition to playing a role in phytoplankton distribution, vertical velocity can also advect a sufficient quantity of nutrients into the euphotic layer, creating favorable conditions for phytoplankton groups that are well adapted to the oligotrophic conditions of the Mediterranean Sea. Indeed, a previous modelling study by Lévy et al. (2001), showed the significant impact of nutrient enhancement on the phytoplankton production in an oligotrophic regime. In order to better understand these two mechanisms, additional high-resolution and high-precision nutrient measurements are needed.

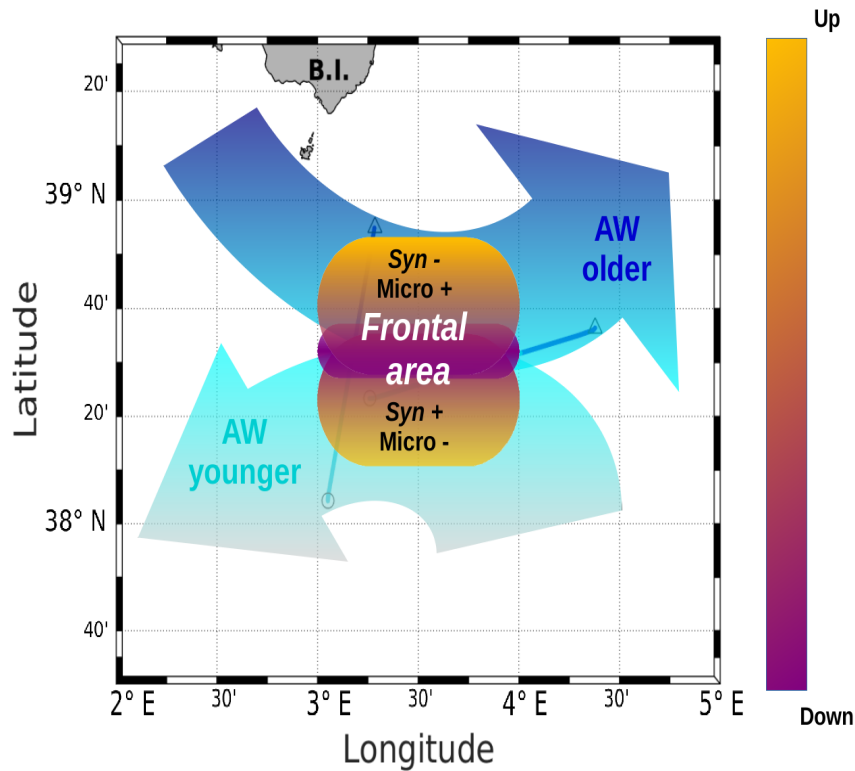


Figure 3.7. – A schematic view of the of PROTEVSMED-SWOT results in the surface layer. A narrow frontal area, characterized by the change in direction of the horizontal current and by opposite vertical movements, corresponds to a rapid shift in hydrological properties and biological content of the two water masses separated by the front. For simplicity's sake, only two groups of phytoplankton, *Synechococcus* (Syn) and Microphytoplankton (Micro), are indicated, but their contrasted abundances are also representative of those of other phytoplankton groups.

3.2.6. Conclusion and perspectives

In conclusion, our adaptive Lagrangian strategy and high-resolution coupled physical–biological sampling has allowed to detect a fine-scale frontal structure and has highlighted its structuring effect on the surface phytoplankton community, in accordance with previous modelling studies. The originality of our work resides in the fact that we have been able to demonstrate that less energetic fronts than those found in western boundary currents also have an impact on phytoplankton distribution. This suggests that the physico-chemical contrasts induced by the horizontal stirring processes in moderately energetic fronts are sufficiently strong to spatially reflect into phytoplanktonic communities with different structures. Furthermore, our work offers an interesting explanation concerning the fact that despite the Mediterranean Sea being an oligotrophic regime, this region is also characterized by a high diver-

sity of phytoplankton. Because fine-scale processes and oligotrophic regions are predominant in ocean, our results shed a new light on the functioning of the global ocean.

There remains a need for improved understanding of the biogeochemical processes generating this observed fine-scale physical–biological coupling. In particular, we plan to estimate and compare the growth rates of the various phytoplankton groups in the different water masses in future studies, using the data collected in a Lagrangian manner and applying a method similar to the one recommended by Marrec et al. (2018). Moreover, the role of nutrient supply (bottom-up) and of zooplankton grazing (top-down) are also key factors to be considered in explaining the variation in abundances of the diverse phytoplankton groups in the different areas visited during the cruise. To address these latter points, future experiments will involve high-resolution nutrient measurements (and also high-precision ones, considering the oligotrophy of the Mediterranean Sea), coupled with zooplankton sampling and experiments designed to improve understanding of zooplankton grazing on the different phytoplankton groups. Finally, this study highlights the value of satellite information, both the design of the cruise sampling strategy in the on-shore post-cruise interpretation of the data.

The new satellite SWOT (<https://swot.jpl.nasa.gov/>, last access: January 6, 2023; <https://swot.cnes.fr>, last access: January 6, 2023) will provide ocean topography and surface current data with a resolution one order of magnitude higher than present altimeters (Morrow et al., 2019). During the few months after its launch, throughout the so-called "fast sampling phase", the satellite will be on a specific orbit that will overfly a portion of the global ocean and measure "cross-over" zones, where high spatial resolution will be associated with high temporal resolution (d'Ovidio et al., 2019). The large data set collected during PROTEVSMED-SWOT represents precious new information on the SWOT cross-over area located to the south of the Balearic Islands. The work presented here thus paves the way for future cruises to be planned in this area during the SWOT period, which will provide a unique opportunity for a more detailed study of physical–biological fine-scale coupling.

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée

Sommaire

4.1. Résumé	78
4.2. Article 2	80
4.2.1. Abstract	80
4.2.2. Introduction	81
4.2.3. Materials and methods	83
4.2.3.1. The sampling strategy	83
4.2.3.2. In situ measurements	83
4.2.3.3. The size-structured population model	84
4.2.4. Results	87
4.2.4.1. Identification of the phytoplankton functional groups by flow cytometry	87
4.2.4.2. Spatio-temporal distribution of phytoplankton abundances in the two water masses	87
4.2.4.3. Phytoplankton cellular growth and division in the two water masses	89
4.2.5. Discussion	93
4.2.5.1. The phytoplankton diurnal cycle	93
4.2.5.2. The influence of the frontal system on the phytoplankton dynamics	94
4.2.6. Conclusion and perspectives	96

4.1. Résumé

Dans le chapitre précédent, nous avons montré qu'un front d'énergie modérée, peut avoir un impact sur la distribution des abondances des groupes phytoplanctoniques. En effet, ce front sépare deux masses d'eau distinctes, caractérisées par leur signature en terme de salinité et par des abondances de phytoplancton contrastées (cf chapitre

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.1. Résumé

3). La première masse d'eau appelée *younger AW* est située au sud du front (entre 38°N et 38°N 30') et est marquée par une salinité comprise entre 37 et 37.5 $g\ kg^{-1}$ correspondant à de l'eau Atlantique récemment entrée en Méditerranée via le détroit de Gibraltar. La deuxième appelée *older AW* est localisée au nord du front (entre 38°N 30' et 39°N) et est caractérisée par une salinité supérieure à 38 $g\ kg^{-1}$. Cette masse d'eau se distingue aussi par des abondances de *Synechococcus*, nanophytoplancton (RNano et SNano) et picophytoplancton (Pico1, Pico2, et Pico3) plus faibles que dans la *younger AW*. En revanche, la distribution des abondances du microphytoplancton est opposée à celles des autres groupes, avec une plus forte abondance dans la *older AW*. Bien que, plusieurs hypothèses aient été envisagées pour tenter d'expliquer cette distribution de phytoplancton particulière, à l'issue de cette première étude (cf chapitre 3) des incertitudes demeurent et amènent à poser la question suivante : La distribution de phytoplancton observée est-elle uniquement due à un effet barrière du front ou d'autres phénomènes peuvent également jouer un rôle ? Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés aux processus biologiques intervenant au niveau des cellules du phytoplancton, tels que la croissance et la division, pour tenter de répondre à cette question. Pour cela, le modèle de Sosik et al. (2003) a été utilisé pour reconstruire le cycle diurne du phytoplancton dans les deux masses d'eau séparées par le front (cf chapitre 2.3).

Ce modèle a été appliqué aux différents groupes de phytoplancton identifiés par cytométrie en flux (cf chapitre 2.1.3.2). Une distribution en classe de taille (i.e., biovolume) a été obtenue pour *Synechococcus*, et les deux groupes de nanophytoplancton (RNano et SNano). En revanche, pour les groupes de picophytoplancton (Pico1, Pico2, Pico3 et PicoHFLR), la distribution était très bruitée, rendant l'exploitation des résultats impossible. En effet, le picophytoplancton présente généralement une plus grande diversité en terme d'espèces que le nanophytoplancton (Siokou-Frangou et al., 2010), expliquant que la reconstruction du cycle diurne du picophytoplancton soit moins claire que celle des autres groupes. Pour les Cryptophytes et le microphytoplancton, le nombre d'individus composant ces deux groupes n'était pas suffisant pour pouvoir utiliser le modèle, car leurs abondances *in situ* étaient trop faibles par rapport au volume analysé par le cytomètre. A partir de la distribution en classe de taille, les taux de croissance et de division de *Synechococcus* et du nanophytoplancton ont été estimés dans les deux masses d'eau. La répartition en classe de taille et les taux calculés ont ensuite été comparés avec la distribution des abondances phytoplanctoniques dans les deux masses d'eau, pour chaque groupe respectif. Pour *Synechococcus*, la *older AW* est largement dominée par les cellules de plus grosses tailles ayant un taux de croissance inférieur aux cellules plus petites situées dans la *younger AW*. Cela est dû au fait que la *older AW* est composée de cellules de *Synechococcus* transitant à tous les stades du cycle cellulaire tout au long de la journée. Les cellules sont donc en moyenne plus grosses que dans la *older AW*, car elles croissent plus lentement à l'échelle de la population (taux de croissance plus faible). A l'inverse, dans la *younger AW*, la distribution du biovolume de *Synechococcus* est moins étendue, ce qui peut s'expliquer par la présence de cellules plus actives, plus homogène en termes de taille (biovolume) et mieux synchronisées. Cela explique également

pourquoi l'abondance de *Synechococcus* est plus élevée dans la *younger AW*. Une répartition similaire à celle de *Synechococcus* a été observée pour les deux groupes de nanophytoplancton (RNano et SNano), expliquant en partie la répartition de leurs abondances dans les deux masses d'eau.

Cette distribution particulière des différents groupes phytoplanctoniques en termes de taille et d'abondances, peut aussi être liée aux différents forçages physiques présents dans la zone de front. Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence la présence d'*upwelling* et de *downwelling* dans la zone frontale. Les vitesses verticales ascendantes peuvent enrichir en nutriment les couches de surface éclairées dans lesquelles le phytoplancton évolue stimulant ainsi sa dynamique (Lévy et al., 2001; Pidcock et al., 2016; Mahadevan, 2016). D'autre part, les fleuves sont également de grands vecteurs de nutriments. Au cours de sa circulation dans le nord du bassin Méditerranéen, la *older AW* reçoit des apports fluviaux, et est donc enrichie en nutriments à son arrivée au sud des îles Baléares (Bethoux, 1989; Schroeder et al., 2010). La plus forte concentration en nutriments de la *older AW* explique le fait que cette masse d'eau soit dominée par les plus grosses cellules de *Synechococcus* et de nanophytoplancton, et que l'abondance du microphytoplancton y soit plus élevée. En effet, les travaux de Kiørboe (1993) et Marañón (2015) ont montré que le gros phytoplancton est moins adapté aux milieux très faibles en nutriments comparativement aux plus petits organismes avantagés par leur rapport surface/volume.

Cette étude renforce l'idée que la structure et la dynamique du phytoplancton sont le résultat complexe de nombreux phénomènes biologiques et physiques en interaction. La reconstitution du cycle nyctéméral des différents groupes de phytoplancton dans les deux masses d'eau séparées par le front, a permis de mieux comprendre la répartition particulière des groupes de phytoplancton dans cette zone. Enfin, l'estimation des taux de croissance de différents groupes phytoplanctoniques réalisées dans notre étude pourraient renforcer les modèles biogéochimiques et ainsi améliorer l'évaluation de la contribution du phytoplancton dans les écosystèmes oligotrophes (Cullen et al., 1993).

4.2. Article 2

The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern Mediterranean Sea

4.2.1. Abstract

Phytoplankton plays a major role in the ocean, being the basis of the marine food web and controlling the biogeochemical cycles. Numerical simulation have shown that finescale structures such as fronts are often suitable places for the generation of vertical velocities, transporting subsurface nutrients to the euphotic zone and thus modulating phytoplankton abundance and community structure. Since several years, observations have concentrated on nutrient fluxes along these structures.

Instead, direct in situ estimations of the phytoplankton growth rates are much less numerous ; although difficult to obtain, they provide a precious information on the ecosystem functioning. Here, we consider the case of a front separating two water masses characterized by several phytoplankton groups with different abundances, in the southwestern Mediterranean Sea. In order to estimate possible differences in growing rates, we used an adaptive and Lagrangian sampling strategy to measure the phytoplankton diurnal cycle in these two water masses. The use of a size-structured population model was then applied to these data to estimate the growth and division rates for each phytoplankton groups identified by flow cytometry, showing that these two population parameters are significantly different on the two sides of the front, and consistent with the relative abundances. Our results introduce a general method for estimating growth rates at frontal systems, paving the way to in situ exploration of finescale biophysical scenarios.

4.2.2. Introduction

Phytoplankton is essential for the functioning of the oceans and for the marine ecosystems. Its capacity to perform photosynthesis influences the global carbon cycle, by fixing CO_2 and exporting it either into the ocean depth or to the higher trophic layers through the biological pump (Field et al., 1998; De La Rocha et al., 2007). That is why it is primordial to understand the factors that rule its abundance and diversity, particularly in the actual context of climate change (Bates et al., 2018).

Numerical simulations and remote sensing observations have demonstrated that finescale, i.e. ocean structures characterized by horizontal scale of the order of 1–100 *km*, with a short lifetime (days–weeks) can play a key role in phytoplankton biological processes. Indeed, the phytoplankton temporal scale is of the same order of magnitude as the one of finescale processes such as eddies, filaments or fronts, suggesting the possibility of a close coupling between phytoplankton growth and finescale forcing. Previous studies have established that finescale frontal structures could induce vertical velocities (Rudnick, 1996), which could modulate the light availability (a change in depth induces a change in irradiance) and drive nutrients in the euphotic layer, thus impacting the abundance and the distribution of phytoplankton communities (e.g. Clayton et al., 2014; Pidcock et al., 2016; Mahadevan, 2016; Lévy et al., 2018). However, most of these works have focus on the estimation of nutrient fluxes and much less is known about the phytoplankton dynamic across these frontal area. This is due to the rapid evolution of phytoplankton communities across these ephemeral finescale structures, that makes them particularly difficult to sample in situ with classical methods of observation. That is why, new sampling strategies were required to track these finescale structures. Some recent cruises have used remote sensing and numerical simulations to define the sampling strategy allowing to target and measure finescale features with physical sensors at high frequency (Shcherbina et al., 2015; Pascual et al., 2017; Petrenko et al., 2017). Concerning the biological variables, although some progress in the understanding of phytoplankton cell cycle has been provided thanks to incubation or sample manipulation (Worden et al., 2003), these

conventional methods cannot be easily conducted at a daily frequency. A solution is to perform in situ measurements at high frequency (every 20 *min*) and resolution (1–10 *km*), thanks to automated analytical flow cytometry, in order to resolve these biological processes at time scales relevant to the cells responses to their environment (Thyssen et al., 2008; Fontana et al., 2018).

The PROTEVSMED-SWOT cruise was performed in the southwestern Mediterranean Sea, south of the Balearic Islands (Dumas, 2018; Garreau et al., 2020) with the aim to study the physical and biological coupling at finescale, adopting a Lagrangian adaptive sampling strategy. This approach consists in using remote sensing products (such as sea surface salinity (SSS), temperature (SST), chlorophyll *a* concentration ([chl_a]) and altimetry) to determine the position of oceanic features and guide in quasi-real time the route of the ship and the sampling strategy across these structures of interest. Thanks to this strategy it was possible to identify a moderately energetic front separating two distinct water masses and to highlight its influence on the distribution of the phytoplankton abundances (Tzortzis et al., 2021). As these two water masses had a signature in temperature and salinity, Tzortzis et al. (2021) identified two types of Atlantic Water (AW) at different stage of mixing, separated by the front. The first AW located South of the front, characterized by absolute salinity (S_A) between 37 $g\ kg^{-1}$ and 37.5 $g\ kg^{-1}$ is named "younger AW" and corresponds to AW more recently entered into the Mediterranean Sea. Whereas the second AW, referred as "older AW", is found North of the front, and is characterized by a higher S_A (37.5 $g\ kg^{-1}$ to 38 $g\ kg^{-1}$). Contrasted phytoplankton abundances were observed in these two water masses, with the smallest phytoplankton such as *Synechococcus* dominating south of the front.

This study constitutes an important improvement in the understanding of the role of frontal structures at finescale on phytoplankton distribution. Nevertheless, open questions remain concerning the mechanisms generating the observed distribution. Is it exclusively driven by the dynamics of the ocean currents ? What is the role of biological processes ? In the present study, we attempt to explain the particular patterns of phytoplankton abundances observed by automated flow cytometry during the PROTEVSMED-SWOT in the frontal structure, using the size-structured population model of Sosik et al. (2003). This model is based on the reconstruction of the diurnal cycle of phytoplankton: during daylight, active individual cells increase in volume due to photosynthesis. The model follows the cells size distribution, and determines the growth and division rates, for a specific functional group determined by flow cytometry (Sosik et al., 2003; Marrec et al., 2018). Several studies have already used this model, but most of them applied it only to *Synechococcus* or *Prochlorococcus* (Ribalet et al., 2010; Hunter-Cevera et al., 2014; Marrec et al., 2018). An originality of our work is the attempt to apply this model also on the various phytoplankton functional groups identified by flow cytometry. Our approach implies that, except for *Synechococcus* which refer to a taxonomic group (*cyanobacteria*), other flow cytometric groups refer to different range of sizes (estimated from light scatter) and fluorescence intensities related to their photosynthetic pigment content. An other originality of our study is that, to our knowledge, our work is one of the first to apply the model of Sosik et al.

(2003) in a context of a Lagrangian sampling strategy to follow two contrasted water masses separated by a front and to study the temporal evolution of their respective phytoplankton communities and dynamics.

4.2.3. Materials and methods

4.2.3.1. The sampling strategy

The PROTEVSMED-SWOT cruise, dedicated to the study of finescale dynamics, has been conducted in the south of the Balearic Island between April 30th and May 18th 2018, on board of the RV *Beautemps-Beaupré* (Fig. 2.1). This site has been chosen in the context of the future altimetric satellite SWOT (Surface Water Ocean Topography) that will launch in 2023. This region has the advantage of being at the cross-over of two tracks of the satellite during the so called fast-sampling-phase dedicated to test and calval of the satellite (<https://www.swot-adac.org>, last access: January 6, 2023). Furthermore, the Mediterranean sea is a high biodiversity hot spot associated to conditions of oligotrophy and moderate energy, unlike oceanic areas as western boundary currents or eastern boundary upwellings that are largely explored and where the intense dynamics or the large nutrient input can mask the finescale coupled dynamics. The PROTEVSMED-SWOT cruise followed an adaptive and Lagrangian strategy, measuring at high resolution several physical and biological variables with in situ sensors installed both on board (Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP), thermosalinograph (TSG), flow cytometer installed on the seawater supply of the TSG) and on a towed vehicle (Seasoar). Tzortzis et al. (2021) provides the detailed description of all the in situ measurements performed during the cruise. In the present study, as we focus on the biological aspects in two contrasted water masses separated by a front, the following description is focused on the sampling strategy as well as the measurements performed by the TSG and the flow cytometer.

Our sampling strategy was both adaptive and Lagrangian, meaning that the vessel route was designed ad-hoc on the basis of daily remote sensing dataset of altimetry-derived currents and ocean color observations to follow and sample the same water masses for some days. In particular, maps of [chl_a] derived from satellite data allowed to identify two water masses, characterized by distinct [chl_a] values and separated by a zonal front at about 38° 30' N (Fig. 2.12a). This front has also been detected using the in situ horizontal velocities, temperature and salinity, as described by Tzortzis et al. (2021). Once the front localized, repeated transects were performed across the two water masses separated by the front adapting the temporal sampling to the biological time scales in order to reconstruct the phytoplankton 24-hours diurnal cycle for each water mass (Fig. 2.12b).

4.2.3.2. In situ measurements

The sea surface temperature and salinity have been measured by a thermosalinograph (TSG) SeaBird Electronics (SBE) 45, which is an underway sensor able to continuously pump seawater at 3 m (more details about the TSG sensor in Tzortzis et al.

(2021)). These two physical variables have been converted into conservative temperature (Θ) and absolute salinity (S_A) using the TEOS-10 standards of McDougall et al. (2012). To sample at high frequency the phytoplankton cells, an automated CytoSense flow cytometer (CytoBuoy b.v.) was installed on board and connected to the seawater circuit of the TSG. A sheath fluid made of $0.1 \mu m$ filtered seawater stretched the sample in order to separate, align, center and drive the individual particles (i.e. cells) through a laser beam (488 nm wavelength). Several optical signals were recorded when each particle crosses the laser beam: the forward angle light scatter (FWS) and 90° side-ward angle scatter (SWS), related to the size and the structure (granularity) of the particles. Two distinct fluorescence emissions induced by the light excitation were also recorded, a red fluorescence (FLR) induced by chlorophyll *a* content and an orange fluorescence (FLO) induced by the phycoerythrin pigment content.

The CytoUSB software (Cytobuoy b.v.) was used to configure and control the flow cytometer and set two distinct protocols, running sequentially every 30 min. A total of 1164 samples was analysed during the cruise. The first protocol (FLR6) was dedicated to the analysis of the smaller phytoplankton, thanks to a FLR trigger threshold fixed at 6 mV, and a volume analysed set up at 1.5 cm^3 . The second protocol (FLR25) targeted nanophytoplankton and microphytoplankton with a FLR trigger level fixed at 25 mV and an analyzed volume of 4 cm^3 . Data were stored in real time on a computer. Once recorded, they were analyzed with the CytoClus software (Cytobuoy b.v.) which retrieves information from the 4 pulse shapes curves (FWS, SWS, FLO, FLR) obtained for every single cell. These curves were then projected into distinct two-dimensional planes (cytograms) by computing the curves integral. Using a combination of various cytograms (e.g., FWS vs. FLR, FLO vs. FLR) allows to determine optimal clusters of cells sharing similar properties. These clusters have been demonstrated in the literature as Phytoplankton functional groups (PFGs) (Dubelaar et al., 2000; Reynolds, 2006; Thyssen et al., 2008; Edwards et al., 2015). The PFGs abundance (cells per cubic centimetre) and average variable intensities are extracted from each sample. Finally, the information on each PFG is fetched in the appropriate protocol (e.g., nanophytoplankton in FLR25), resulting in 582 samples (1164/2). Considering the successive samples acquisition permit to monitor the PFGs dynamics over time and space (Thyssen et al., 2008). The irradiance (wavelengths between 400 and 1000 nm) was also measured during the cruise by a CMP6 pyranometer (Kipp and Zonen; <https://www.campbellsci.fr/cmp6>, last access: January 6, 2023).

4.2.3.3. The size-structured population model

The size-structured population model described in Sosik et al. (2003) and adapted by Dugenne et al. (2014) was used to estimate the phytoplankton growth and division rates of phytoplankton in situ. The cell cycle of phytoplankton alternates between cellular growth during the interphase and division at the end of the mitosis. That is why the phytoplankton cells transit in different size classes following a circadian clock. The size-structured population model is based on this size classes distribution. It stands on the assumptions that (i) cell growth is determined by light exposure, (ii) the

probability of a cell dividing depends on its size, (iii) all cells have the same probability to change to another size class, and (iv) a cell divides into two daughter cells, each half the size of the mother cell.

To use the model, the light scatter signal recorded for each cell by the flow cytometer must be converted in a size (length) and then in a biovolume (v), using a power law relationship between cell size and FWS (Sosik et al., 2003). The absolute number of cells (N) and proportions of cells in the various size classes (\mathbf{w}) were investigated during a 24 h period to follow the transitions of cells in each size class for the m size classes defined in our study. The temporal transitions between size classes are assumed to result from either cellular growth, supported by photosynthetic carbon assimilation, or asexual division (i.e., mitosis). The number of classes m was chosen in order to cover the entire observed biovolume from v_{min} to v_{max} Eq. (4.1).

$$\mathbf{w} = \frac{N}{\sum_{i=1}^m N_{i|v=v_i}} \quad (4.1)$$

with $v_{1,2,\dots,i,\dots,m}$ denoting the size classes. The parameters of the model are defined in Table 4.1.

The increase in cell size occurring during the interphase is dependent of the proportion of cells that will grow between t and $t + dt$, noted $\gamma(t)$. This probability is expressed as an asymptotic function depending only on the light intensity necessary to the photosynthesis Eq. (4.2):

$$\gamma(t) = \gamma_{max} \cdot (1 - e^{-E(t)/E^*}) \quad (4.2)$$

with E the irradiance (i.e., the light intensity measured by the pyranometer), E^* the irradiance scaling parameter, and γ_{max} the maximal proportion of cells growing between t and $t + dt$.

However, the decrease of cell size depends on the proportions of cells that will enter mitosis between t and $t + dt$. Indeed, during mitosis, the division of one mother cell generates two daughter cells half the size their mother cell. The proportion of cells entering mitosis is expressed as a function of both time and cell size Eq. (4.3).

$$\delta(t) = \delta_{max} f(\mu_v \sigma_v^2) f(\mu_t \sigma_t^2) \quad (4.3)$$

with f the normal probability density, v the cell biovolume, δ_{max} the maximal proportion of cells entering mitosis, μ_v the mean of the size density distribution, σ_v the standard deviation (SD) of the size density distribution, μ_t the mean of the temporal density distribution, and σ_t the SD of the temporal density distribution. Note that the decrease of cell size controls the population net growth rates Eq. (4.4).

$$\mu(t) = \frac{1}{dt} \cdot \ln(1 + \delta(t)) \quad (4.4)$$

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

The initial distribution of the cell size, $\mathbf{N}(0)$, is projected with a time step $dt = 10/60$ h, to construct the normalized size distribution, $\mathbf{w}(t)$, over a 24 h period Eq. (4.5), with $\hat{\mathbf{N}}$ standing for model predictions.

$$\hat{\mathbf{N}}(t + dt) = A(t)\hat{\mathbf{N}}(t) \text{ and } \hat{\mathbf{w}}(t + dt) = \frac{A(t)\hat{\mathbf{N}}(t)}{\sum A(t)\hat{\mathbf{N}}(t)} \quad (4.5)$$

The tridiagonal transition matrix, $A(t)$, contains:

1. the stasis probability, expressed as the proportions of cells that neither grew nor divided between t and $t + dt$ (Sosik et al., 2003),
2. the growth probability (γ), expressed as the proportions of cells that grew between t and $t + dt$,
3. the division probability (σ), expressed as the proportions of cells that entered division between t and $t + dt$.

Depending on the set of optimal parameters (Table 4.1), the function $\boldsymbol{\theta}$ Eq. (4.6) minimizes the Gaussian error distribution between predictions ($\hat{\mathbf{w}}$) and observations (\mathbf{w}). Their standard deviations are estimated by a Markov chain Monte Carlo approach that samples $\boldsymbol{\theta}$ from their prior density distribution, obtained after running 200 optimizations on bootstrapped residuals.

$$\boldsymbol{\theta} = \{\gamma_{max}, E^*, \delta_{max}, \mu_v, \sigma_v, \mu_t, \sigma_t\} = \text{argmin}(\sum(\boldsymbol{\theta})) \quad (4.6)$$

with γ_{max} and δ_{max} the proportions of cells in growing phase and in mitosis, respectively, E^* the irradiance scaling parameter, μ_v and σ_v the mean and the SD of size density distribution, μ_t and σ_t the mean and the SD of temporal density distribution (cf Table 4.1).

$$\sum(\boldsymbol{\theta}) = \sum_{t=T_0}^{T1day} \sum_{i=1}^m (\mathbf{w} - \hat{\mathbf{w}}(\boldsymbol{\theta}))^2 \quad (4.7)$$

Ultimately, the equivalent of the temporal projection of proportions is conducted on the absolute diel size distribution (\mathbf{N}) with the optimal set of parameters to estimate population intrinsic growth rates (μ_{size}) on a 24 h period, from which the hourly logarithmic difference of observed abundances is subtracted to obtain the daily average population loss rates (\bar{l}) Eq. (4.8).

$$\mu_{size} = \frac{1}{24 \cdot \frac{1}{dt} + 1} \ln\left(\frac{\hat{\mathbf{N}}(T1day)}{\mathbf{N}_{T_0}}\right) \text{ and } \bar{l} = \int^{dt=1h} \mu_{size}(dt) - \frac{1}{dt} \cdot \ln\left(\frac{\mathbf{N}(t+dt)}{\mathbf{N}(t)}\right) \quad (4.8)$$

Since the model allows for any cell to grow, divide or be at equilibrium over the entire integration period (asynchronous populations), the growth rates μ_{size} superior to the median size ratio $\mu_{ratio} = \ln(v_{max}/v_{min})$ (indicative of a synchronous population) are assumed to be well represented.

Table 4.1. – Model parameters.

Parameters	Definition	Interval	Units
dt	Time step	$\frac{10}{60}$	h
γ_{max}	Max proportions of cells in growing phase	$[0,1]$	ϕ
E^*	Irradiance Scaling	$[0,\infty[$	$\mu E m^{-2} s^{-1}$
δ_{max}	Max proportions of cells in mitosis	$[0,1]$	ϕ
μ_v	Mean of size density distribution	$[v_{min}, v_{max}]$	μm^3
σ_v	Standard deviation of size density distribution	$[10^{-06}, \infty[$	μm^3
μ_t	Mean of temporal density distribution	$[1, 24 \frac{1}{dt} + 1]$	h
σ_t	Standard deviation of temporal density distribution	$[10^{-06}, \infty[$	h

4.2.4. Results

4.2.4.1. Identification of the phytoplankton functional groups by flow cytometry

Up to 9 groups of phytoplankton have been identified on the cytograms (Fig. 2.4), thanks to their light scatter (forward scatter FWS, and sideward scatter SWS) and fluorescence intensities (red fluorescence FLR, and orange fluorescence FLO). These groups have been called using the conventional names used by flow cytometrists, i.e., some groups relate to taxonomy (*Synechococcus*, Cryptophytes) while others relate to a range of sizes (picoeukaryotes, nanoeukaryotes) as described by Sieburth et al. (1978). *Synechococcus* (Syn on Fig. 2.4c) is a prokaryotic picophytoplankton that can be distinguished from the other picophytoplankton owing to its high FLO intensity, induced by phycoerythrin pigment content. Cryptophytes (Crypto on Fig. 2.4c) were also discriminated from the other groups as they also produce a characteristic orange fluorescence induced by phycoerythrin. Concerning the other phytoplankton groups, 4 eukaryotic picophytoplankton groups were put in evidence: Pico1 (on Fig. 2.4c) characterized by lower FLR and FLO intensities than *Synechococcus*, Pico2 and Pico3 (on Fig. 2.4d) with higher FWS, SWS and FLR intensities than Pico1, PicoHFLR (on Fig. 2.4a) has a high FLR signal induced by chl_a. We defined 2 distinct nanophytoplankton groups (SNano and RNano) according to their high FLR and FLO intensities. SNano exhibits higher SWS/FWS ratio and SWS intensities than RNano (Fig. 2.4b and Fig. 2.4a). Finally, microphytoplankton (Micro) is characterized by the highest FLR and FWS intensities (Fig. 2.4c).

4.2.4.2. Spatio-temporal distribution of phytoplankton abundances in the two water masses

The sampling strategy adopted during PROTEVSMED-SWOT enabled us to sample two water masses with different properties. The map of the satellited-derived surface [chl_a] shows higher concentration in the Northern part of the sampling route, corresponding to older AW, than in the the Southern part, corresponding to younger AW

(Fig. 2.12a). Figure 4.1 shows the properties of the sea surface water as a function of time (from 11 May 00:00 to 13 May 12:00 UTC) along the sampling route. The older AW is characterized by a colder temperature and higher values of salinity than the younger AW. Figure 4.1 also displays the abundances of each phytoplankton group over these two water masses. *Synechococcus* and Pico2 are the most abundant. They present a clear surface distribution pattern, with high abundances in the warm and low salinity water, corresponding to the young AW. A similar distribution is observed for Pico1, Pico3 and RNano but with lower abundances than *Synechococcus* and Pico2. The abundances of SNano, PicoHFLR and Cryptophyte show less contrasts along the cruise than the previous groups, nonetheless the highest abundances can be distinguished in the younger AW, in particular in the second and third passage (transect) across this water mass. Finally, microphytoplankton is the less abundant group, but it clearly shows a contrast between the two water masses, opposite to the one of the other phytoplankton groups.

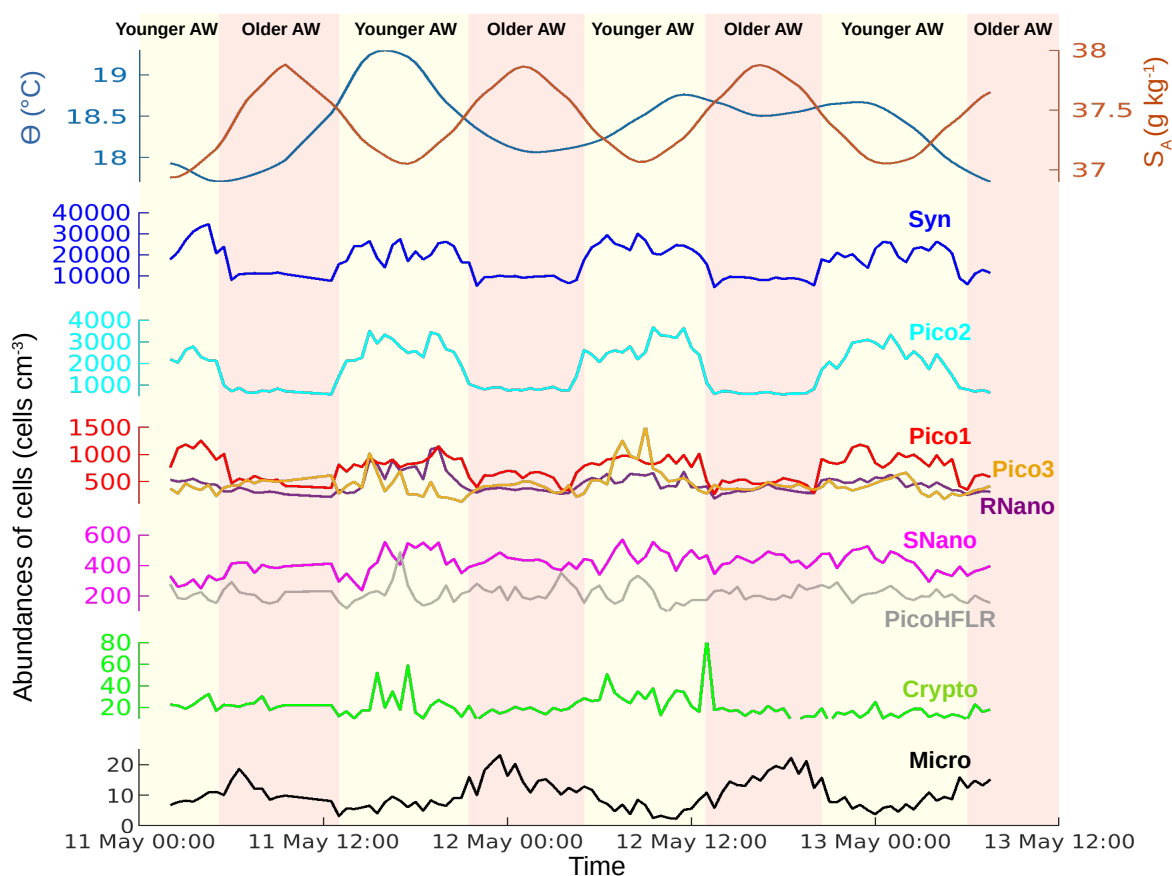


Figure 4.1. – Temporal evolution of sea surface conservative temperature (Θ) in °C, absolute salinity (S_A) in $g\ kg^{-1}$, and phytoplankton abundances in $cells\ cm^{-3}$, from 11 May 00:00 to 13 May 12:00 (UTC). Vertical colors correspond to the two water masses separated by the front (see Fig. 2.12).

4.2.4.3. Phytoplankton cellular growth and division in the two water masses

In addition to the cell abundances measured along the route of the ship, the phytoplankton diurnal cycle in the two water masses was also reconstructed using the size-structured population model (Sosik et al., 2003) to address the phytoplankton dynamics. We talk about reconstruction because the ship did not spend 24 h in a row in each water mass but sailed along two routes, each forming a sort of racetrack passing alternately through the two water masses. This adaptive Lagrangian approach allows sampling of the different functional groups of phytoplankton in each water mass (Fig. 2.12a). By eliminating the dates and keeping the associated sampling times (Fig. 2.12b), the 24-hour nocturnal cycle can be reconstructed for each water body. That relies on the hypothesis that the phytoplankton community and dynamics are the same on the two days, and that hydrology and physics for each water mass remain alike during sampling. Figures 4.2, 4.3, 4.4 show the phytoplankton biovolume distribution over 24 h for *Synechococcus*, RNano and SNano respectively. We have also reconstructed the 24-hour irradiance in the two water masses represented by the red lines on Fig. 4.2, 4.3, 4.4. Indeed, one of the most important parameters of this model is irradiance, since cell growth is dependent on light exposure due to photosynthesis. The reconstruction of the circadian cycle shows that irradiance (i.e., the area under the curves on Fig. 4.2, 4.3 and 4.4) is almost the same in the two water masses, and the computation of irradiance with a trapezoidal integration give intensities of 286 and 299 $\mu E m^{-2} s^{-1}$ for the older AW and the younger AW, respectively (Fig. 10).

Furthermore, the comparison between the biovolume observed in situ and the biovolume predicted by the model is sound and confirms that the model-predicted cell size distributions well recapitulated the diurnal cycle reflecting either growth or cell division. From the biovolume predicted it is possible to derive a specific growth rate (μ_{size}) and a loss rate (l) for both populations in the two water masses. Table 4.2 summarizes the growth and loss rates found for the different phytoplankton groups in the two water masses.

For *Synechococcus*, the older AW is populated by larger cells (mean biovolume $v_{mean} = 0.38 \mu m^3$) than in the younger AW, (mean biovolume $v_{mean} = 0.21 \mu m^3$). Furthermore, in the older AW, the large cells of *Synechococcus* have a growth rate $\mu_{size} = 0.25 d^{-1}$ and a loss rate $l = -0.64 d^{-1}$, whereas in younger AW the smaller cells are characterized by a high growth rate ($\mu_{size} = 0.71 d^{-1}$) and a low loss rate ($l = -0.21 d^{-1}$). Concerning RNano, the cell size distribution between the older AW (Fig. 4.3a,c) and the younger AW (Fig 4.3b,d) is less contrasted than for *Synechococcus* (Fig. 4.2). Indeed, we cannot observe a significant difference between the biovolumes, which are equal to 61.9 μm^3 and 59.3 μm^3 in the older AW and in the younger AW respectively. Furthermore, compared to *Synechococcus*, the RNano growth rates are generally low (Table 4.2), but with a contrast between the two water masses. Indeed, the growth rate is higher in the younger AW ($\mu_{size} = 0.04 d^{-1}$) than in the older AW ($\mu_{size} = 0.01 d^{-1}$). However, the loss rates of RNano are high, especially in the younger AW ($l = -1.32 d^{-1}$) in comparison to the older AW ($l = -0.87 d^{-1}$). The size distribution of SNano is similar

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

Table 4.2. – Means of biovolumes (v_{mean} in μm^3), growth rates (μ_{size} , μ_{ratio} in d^{-1}) and loss rate (l in d^{-1}) values for the phytoplankton groups, in the older and younger AW. μ_{size} represents the PFG intrinsic growth rates (d^{-1}) and mean size ratio $\mu_{ratio} = \ln(v_{max}/v_{min})$ was calculated to provide an indication about the model performance and the synchronicity of populations (Dugenne et al., 2014).

	<i>Synechococcus</i>	RNano	SNano
Older AW	$v_{mean} = 0.38 \pm 0.27$ $\mu_{size} = 0.25 \pm 0.91$ $\mu_{ratio} = 0.59$ $l = -0.64$	$v_{mean} = 61.9 \pm 20.6$ $\mu_{size} = 0.01 \pm 0.00$ $\mu_{ratio} = 0.17$ $l = -0.87$	$v_{mean} = 84.8 \pm 43.4$ $\mu_{size} = 0.04 \pm 0.26$ $\mu_{ratio} = 0.11$ $l = -0.32$
Younger AW	$v_{mean} = 0.21 \pm 0.13$ $\mu_{size} = 0.71 \pm 1.40$ $\mu_{ratio} = 0.63$ $l = -0.21$	$v_{mean} = 59.3 \pm 21.2$ $\mu_{size} = 0.04 \pm 0.28$ $\mu_{ratio} = 0.33$ $l = -1.32$	$v_{mean} = 60.6 \pm 35.3$ $\mu_{size} = 0.06 \pm 0.06$ $\mu_{ratio} = 0.24$ $l = -0.82$

to those of the other phytoplankton described previously. Indeed, the older AW is predominantly composed of large SNano cells ($v_{mean} = 84.8 \mu m^3$), compared to the younger AW ($v_{mean} = 60.6 \mu m^3$). Furthermore, the highest values of SNano biovolume and loss rate are found in the older AW, as observed for RNano.

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

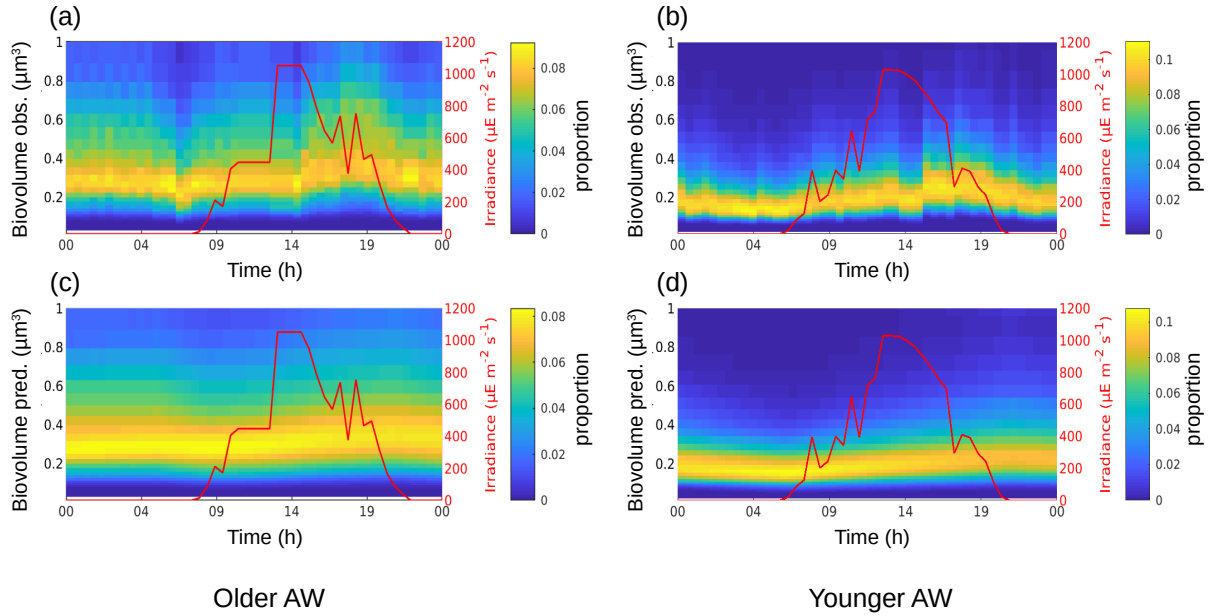


Figure 4.2. – Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for *Synechococcus* in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

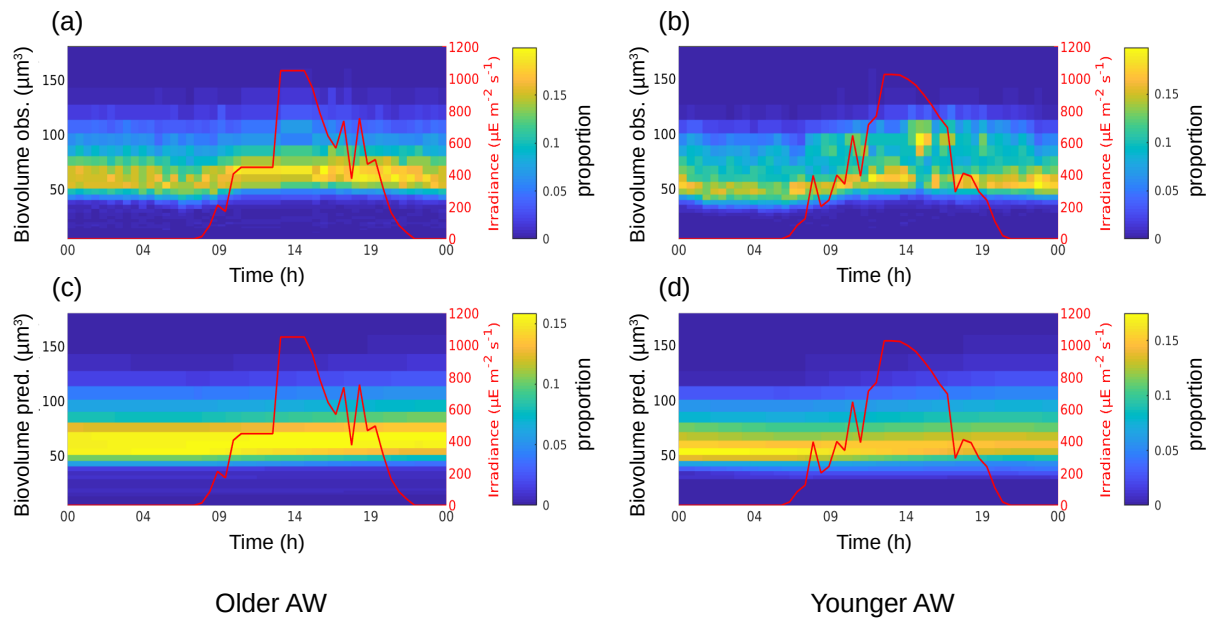


Figure 4.3. – Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for RNano in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

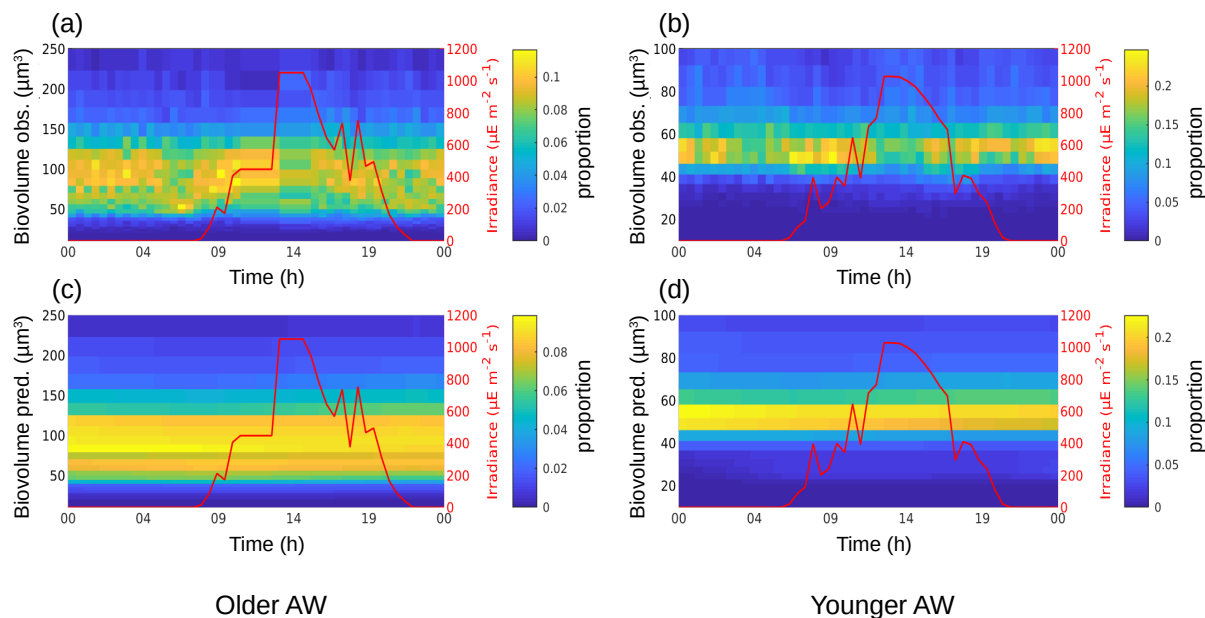


Figure 4.4. – Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for SNano in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

4.2.5. Discussion

4.2.5.1. The phytoplankton diurnal cycle

Although it has been clearly demonstrated that phytoplankton plays a fundamental role in the ocean ecosystem functioning, numerous questions remain open about their population dynamics in relation with the finescale structures.

Coupling high-resolution in-situ flow cytometry measurements performed with an adaptive and Lagrangian sampling strategy, with the size-structured population model developed by Sosik et al. (2003) allowed us to characterize the structure of phytoplankton and to reconstruct the diurnal cycle during which cell growth and division alternate over a 24 h period in two contrasted water masses separated by a finescale front. The values of growth rates (μ_{size}) and loss rates (l) found for *Synechococcus* in our study are of the same order of magnitude as the results of Marrec et al. (2018), who also applied the size-structured model of Sosik et al. (2003) in the northwestern Mediterranean Sea. In section 4.2.4.3, we have shown that the largest cells of *Synechococcus* are dominant in the older AW. These *Synechococcus* cells are

characterized by a larger range of biovolume, a lower growth rate and a higher loss rate than those located in the younger AW (Table 4.2). This is due to the fact that the older AW is composed of *Synechococcus* cells transiting in all the cell cycle stages all day long (Fig. 4.2a, 4.2c). The cells are in average larger than in the younger AW as they grow slower at the population scale (lower growth rate). Conversely, in the younger AW the distribution of the *Synechococcus* biovolume is narrower, which could be explained by cells more active, more homogeneous in terms of size (biovolume) and better synchronized, leading to a smaller spread of the cell biovolume (Fig. 4.2b, 4.2d) with a dominance of *Synechococcus* small cells (Fig. 4.1). That explains why the patchiness of *Synechococcus* size distribution in the older AW (Fig. 4.2a, c) is more extensive than in the younger AW, where the size distribution is narrower (Fig. 4.2b, 4.2d). That also explains why higher abundances of *Synechococcus* are found in the younger AW (Fig. 4.1).

The patchiness of size distribution of RNano and SNano (Fig. 4.3 and 4.4) is similar to those of *Synechococcus* (Fig. 4.2), with more extensive distribution located in the older AW, especially for SNano. As for *Synechococcus*, the nanophytoplankton patchiness could explain the distribution in terms of abundances in the two water masses (Fig. 4.1).

We have also modeled the diurnal cycle for the picophytoplankton groups i.e., Pico1, Pico2, Pico3, PicoHFLR (not shown here but cf Fig. 11 in Appendices). However, we obtained very noisy size distributions and couldn't obtain a valid measurement, hence these distributions are not considered further in this study. A possible explanation is that picophytoplankton is often characterized by an important biodiversity (Siokou-Frangou et al., 2010) with potentially different dynamics. Indeed, except for *Synechococcus* and Cryptophytes which are taxonomic groups, the other phytoplankton groups are ataxonomic and defined only based on their size class estimated by the light scattering measured by the flow cytometer. These populations are gated out based on the expertise of the flow cytometrists. Obviously, additional analysis such as metabarcoding should have been done to address the biodiversity and test this hypothesis, but as the samples were analysed online, no sample was brought back to the laboratory to perform further investigation. On the contrary, a clear pattern was found for the nanophytoplankton group probably because the nanophytoplankton is mostly dominated by diatoms in the Mediterranean Sea (Siokou-Frangou et al., 2010), especially in frontal systems (Claustre et al., 1994). Finally, as microphytoplankton and Cryptophytes were not abundant enough to allow a reliable determination of their abundances and cell cycles, they were not considered in this study.

4.2.5.2. The influence of the frontal system on the phytoplankton dynamics

Oceanic finescales (typically 1-100 km) have relatively short lifetimes from days to weeks. However, due to the strong gradients created by their energetic dynamics they critically affect both ocean physics and ecology. These gradients are associated with strong vertical velocities at the origin of a vertical transport connecting the ocean's up-

4. Dynamique contrastée du phytoplancton dans un front situé dans le sud-ouest de la Méditerranée – 4.2. Article 2

per layer to its interior. Furthermore, the temporal scale associated with this dynamics (both horizontal and vertical) is in the same order of magnitude than many important oceanic processes including biogeochemical cycles and biodiversity. This suggests the possibility of a close coupling between the finescale forcing and the phytoplankton distribution and growth. In our previous article Tzortzis et al. (2021) provided a description of the hydrodynamics and the hydrology in the same of the area of the present of the region South of the Balearic Islands corresponding to a cross-over of the next SWOT satellite (Fig. 2.1). In the following, we attempt to establish the potential link between these different physical forcings and the particular distribution of phytoplankton in terms of cells size and abundances. Figure 4.5 summarizes the physical forcing evidenced in this area in the previous publication during the PROTEVSMED-SWOT cruise, superimposed with the biovolumes and the abundances of the different phytoplankton groups sampled in situ by the automated flow cytometer.

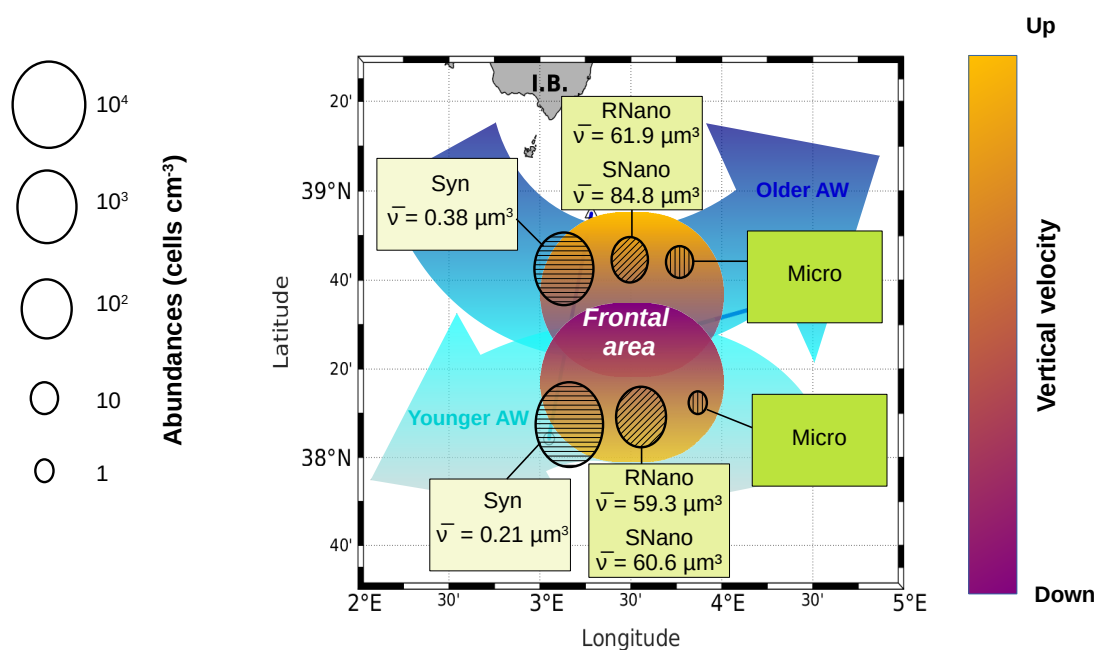


Figure 4.5. – Distribution of phytoplankton biovolumes and abundances in the frontal area. Figure adapted from Tzortzis et al. (2021).

Physical hydrodynamics and, in particular, vertical velocities play a key role on phytoplankton dynamics as vertical velocities modulate nutrients availability and

irradiance of phytoplankton (intensity and quality vary with depth), two essential variables for phytoplankton growth (Lévy et al., 2001; Pidcock et al., 2016; Mahadevan, 2016). The computation of the vertical motions in the frontal area, as represented in Fig. 4.5 (see also Fig. 2.7), show that in the frontal area upwellings and downwellings occur with different intensities. Indeed, the area north of the front, corresponding to the older AW, is characterized by a more intense upwelling than the younger AW south of the front. That could explain the special distribution of phytoplankton size classes and abundances in the two water masses, observed during our cruise. Indeed, the older AW is characterized by larger cells of *Synechococcus* and nanophytoplankton with low abundances, whereas the younger AW is dominated by small cells with high abundances. Furthermore, microphytoplankton (i.e., high phytoplankton size) is more abundant in older AW than in the younger AW. Previous studies have shown that picophytoplankton are more abundant in oligotrophic regions (Zhang et al., 2008; Cerino et al., 2012). Indeed, their better surface: size ratio due to their small size confers them a better capacity to inhabit areas with very low nutrient concentration compared to larger phytoplankton (Kiørboe, 1993; Marañón, 2015, e.g.,). As far as nutrients are concerned, Bethoux (1989) and Schroeder et al. (2010) have observed that the older AW is more enriched with nutrients than the younger AW because during its circulation across the Mediterranean basin, the older AW receives nutrient inputs from continent (river discharges, rain, wind). If in our study we do not have nutrient data, we can suppose that the nutrient distribution across the two water masses should be similar to the one measured during the previous studies of Bethoux (1989) and Schroeder et al. (2010). In addition, the distribution of phytoplankton cells size and abundances in the two water masses is in agreement with the study of Jacquet et al. (2010) and Mena et al. (2016) in the Alboran Sea and in the southern part of the Balearic Island, respectively. They also found the highest abundances of the small phytoplankton (*Synechococcus* and picophytoplankton) in the most oligotrophic waters, i.e., the younger AW. Some studies have attempted to highlight a link between hydrological condition and the phytoplankton dynamic (Qasim et al., 1972; Marañón et al., 2012, e.g.,). However, their results showed that the influence of these hydrological parameters on the phytoplankton growth and distribution was difficult to estimate, compared to the effects of nutrient availability and radiation exposure.

4.2.6. Conclusion and perspectives

Phytoplankton structure and dynamics are a complex result of many interacting biological and physical phenomena. Biological processes can be either intrinsic, such as cell growth, or extrinsic such as cell death by viral lysis or grazing. Physical forcings in particular at finescales are also important, because they can influence the nutrient and irradiance, both parameters being fundamental for primary production by photosynthesis.

In this study, we have focused on a frontal structure separating two distinct water masses both in terms of hydrology and phytoplankton abundances. The reconstruction of the diurnal cycle for several phytoplankton groups in these two water masses,

under the influence of physical conditions met in situ provides a better understanding of the particular distribution of the phytoplankton groups in this area. The estimates of specific growth rates for the various phytoplankton groups is a key to better understand and quantify their respective biogeochemical and ecological contributions in oligotrophic ecosystems, where they play a major role. Furthermore, direct integration of growth rates in biogeochemical models (Cullen et al., 1993) should be taken into account for a better assessment of the biogeochemical contribution of phytoplankton in oligotrophic ecosystems and to better forecast its evolution in the context of global change.

This work paves the way for the future cruise which will provide a unique opportunity for a more detailed study of physical–biological finescale coupling. Indeed, we plan future experiments again in the South western Mediterranean in spring 2023, after the launch of the SWOT satellite which will provide high resolution altimetry-derived current. Involving high-resolution nutrient measurements (and also high-precision ones, considering the oligotrophy of the Mediterranean Sea), coupled with metabarcoding (to address the biodiversity of phytoplankton), zooplankton and virus sampling, we will improve the understanding of zooplankton grazing and viral lysis on the different phytoplankton groups. Furthermore, we aim to explore how biogeochemical and ecological role of the finescales in regions of weak circulation are different from the ones more documented in highly energetic regions like boundary currents. In the Mediterranean Sea, the low nutrient content is indeed the perfect condition when addressing this question, because even weak horizontal or vertical nutrient redistributions associated with the finescale circulation are likely to result in a biological response (Talmy et al., 2014; Hashihama et al., 2021).

5. Conclusions et perspectives

Sommaire

5.1. Discussion et conclusion	98
5.2. Perspectives	100

5.1. Discussion et conclusion

Comme décrit en introduction, l’océan est parcouru par de très nombreuses structures de fine échelle, telles que des filaments ou des fronts. L’échelle spatiale de ces structures (de l’ordre de quelques kilomètres) ainsi que leur courte durée de vie (jours/semaines), les rendent particulièrement difficiles à étudier de façon *in situ*. La plupart des connaissances actuelles ont donc été acquises grâce à l’utilisation de modèles numériques, qui ont mis en évidence le fait que les forçages physiques des fine échelles, pouvaient impacter les organismes phytoplanctoniques. En effet, les structures de fine échelle, en particulier les fronts, sont souvent le siège d’important mouvements verticaux qui peuvent moduler l’apport des nutriments en surface et l’exposition du phytoplancton à la lumière, influençant ainsi la dynamique cellulaire de ces organismes (e.g. Lévy et al., 2015; Mahadevan, 2016). D’autre part, les travaux de Clayton et al. (2014) et Lévy et al. (2018) ont montré que les fronts sont capables de séparer des masses d’eau créant ainsi des conditions plus ou moins favorables pour tels ou tels types de phytoplancton. d’Ovidio et al. (2010) ont d’ailleurs qualifié ce phénomène de niche fluïdo-dynamique. Il faut néanmoins souligner que les travaux cités précédemment, se sont plutôt concentrés sur des fronts intenses et persistants formés par des courants de bord ouest comme le Gulf Stream et le Kuroshio. A notre connaissance très peu d’études *in situ* ont été menées dans des structures frontales de fine échelle, dans des régions peu énergétiques comme en Méditerranée alors qu’elles représentent la majeure partie de l’océan. C’est pourquoi des incertitudes demeurent concernant le rôle joué par ces structures sur la distribution et la dynamique des communautés phytoplanctoniques. L’objectif de cette thèse était donc double : dans un premier temps de renforcer les connaissances actuelles sur la dynamique océanique de fine échelle. Dans un second temps d’étudier le lien étroit qui existe entre la dynamique océanique de fine échelle et les communautés phytoplanctoniques.

Ce travail s’est basé sur l’utilisation des données physiques et biologiques mesurées lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT 2018. Lors de cette campagne une technique d’échantillonnage innovante a été mise en place, basée sur le suivi de masse d’eau à l’aide de données satellites traitées en temps quasi-réel. A partir des données

5. Conclusions et perspectives – 5.1. Discussion et conclusion

mesurées *in situ* et des données satellites recueillies durant cette campagne, un front a été identifié. L'analyse des phénomènes physiques associés à cette structure a permis de décrire ce front. Ce dernier est caractérisé par des courants horizontaux de directions opposées et par des mouvements verticaux ascendants et descendants. De plus, ce front sépare deux masses d'eau de salinité différente, correspondant à deux types d'eau Atlantique appelées "older AW" et "younger AW". Cette première étude a mis en évidence l'impact du front sur la distribution des abondances de différents groupes phytoplanctoniques identifiés par cytométrie en flux. L'originalité de notre étude est d'avoir montré qu'un front moins énergétique que ceux trouvés dans les courants de bord ouest est tout de même capable de produire des forçages horizontaux et verticaux, suffisamment forts pour influencer la distribution des communautés phytoplanctoniques. Un second aspect original de ce travail de thèse concerne l'estimation des vitesses verticales au moyen de l'équation- ω (Hoskins et al., 1978) dans un front peu intense et dans le cadre d'une campagne Lagrangienne, ce qui à notre connaissance n'avait jamais été fait jusqu'à présent. En effet, la plupart des études ont utilisé cette méthode sur des données obtenues selon un échantillonnage régulier dédié spécifiquement à l'application de l'équation- ω , dans des régions connues pour générer d'intenses courants verticaux (Rudnick, 1996; J. Allen et al., 1996; Pietri et al., 2013; Pidcock et al., 2016). Nos résultats sont plus que satisfaisants puisqu'ils sont cohérents avec ceux obtenus par l'équipe de recherche de l'IMEDEA à partir de données échantillonnées de façon Eulérienne, à la même période et dans la même zone que notre campagne Lagrangienne (Barceló-Llull et al., 2021).

La deuxième étude s'est portée sur l'étude de la dynamique cellulaire des différents groupes phytoplanctoniques présents dans la zone de front. Le phytoplancton est en effet un acteur majeur dans les océans et plus généralement dans l'écosystème, étant à la base du réseau trophique et absorbant une partie du CO_2 anthropique (Watson et al., 1991; Falkowski et al., 1998; John T Allen et al., 2005). C'est pourquoi, l'étude de sa dynamique cellulaire et des mécanismes l'influençant s'avère cruciale pour mieux évaluer le rôle et la contribution du phytoplancton dans l'écosystème global, en particulier dans le contexte du changement climatique (Bates et al., 2018). Notre étude s'est appuyée sur le modèle de Sosik et al. (2003), qui a permis de reconstruire le cycle nyctéméral des différents groupes phytoplanctoniques identifiés par cytométrie en flux. L'estimation des taux de croissance et de division cellulaire, a mis en évidence des dynamiques différentes associées aux deux masses séparées par le front, pour chaque groupe phytoplanctonique. Ce travail apporte donc un éclairage sur la distribution des abondances phytoplanctoniques, décrite dans la partie précédente. En effet, l'abondance du phytoplancton est étroitement liée à sa dynamique cellulaire alternant entre phase de croissance et de division. L'entrée en cycle d'une cellule est influencée par des facteurs environnementaux comme la lumière et les nutriments, eux même sous l'influence des forçages physiques.

Pour conclure, la structure et la dynamique du phytoplancton sont le résultat complexe de nombreux phénomènes biologiques et physiques en interaction. Ce travail de thèse montre que malgré le fait que la mer Méditerranée soit un régime oligotrophe, les forçages physiques de fine échelle présents dans cette région peuvent en partie

expliquer la grande diversité de phytoplancton. Enfin, les processus de fine échelle et les régions oligotrophes étant prédominants dans l’océan, nos résultats démontrent la nécessité de les prendre en considération pour améliorer notre compréhension du fonctionnement de l’océan global.

5.2. Perspectives

Les résultats de cette thèse ouvrent la voie à de nombreuses perspectives de recherche. La stratégie d’échantillonnage adaptative et Lagrangienne basée sur le suivi en temps quasi-réelle des masses d’eau s’est avérée très efficace pour repérer une structure d’intérêt (dans notre cas un front) et suivre son évolution. Au vu de l’intérêt grandissant pour les études de fine échelle, cette méthode devrait continuer à être appliquée et perfectionnée dans les prochaines campagnes. D’autre part, ce travail a mis en évidence la nécessité de prendre en considération les vitesses verticales dans les études de couplage physique et biologique. Cependant la méthode d’estimation de ces vitesses par l’équation- ω reste difficile à appliquer à un échantillonnage Lagrangien en raison des nombreuses contraintes qu’elle impose (échantillonnage régulier, synopticité,...). Il serait donc intéressant dans le futur de pouvoir mesurer ces vitesses de manière directe. Un important travail de développement de techniques de mesure des vitesses verticales à l’aide de différents ADCP associés à des sondes CTD a été initié lors de la campagne FUMSECK 2019 (PI : S. Barrillon) et fait l’objet d’une publication (Comby et al., 2022) (cf Annexe A). Un instrument de mesure, VVP (*Vertical Velocities Profiler*, PIs : J.-L. Fuda, S. Barrillon) est également en cours de développement au MIO et a été testé lors de la campagne Gibraltar (PIs : F. Dumas, L. Bordoïs) en Septembre 2022.

Cette thèse a également renforcé l’intérêt pour les mesures de cytométrie en flux, pour étudier la distribution et la dynamique des communautés phytoplanctoniques sur des régions couvrant plusieurs dizaines de *km*, de manière quasi-synoptique, grâce à une stratégie adaptative permettant de reconstruire des cycles nyctéméraux dans différentes masses d’eau (route du navire en forme d’hippodromes). Ces mesures se révèlent aussi efficaces pour mettre en évidence l’influence de la circulation à fine échelle sur la distribution 3D des organismes phytoplanctoniques. Cet aspect sera plus largement étudié grâce notamment aux données acquises lors de la campagne CALYPSO (PIs : A. Mahadevan, E. d’Asaro), organisée entre Février et Mars 2022 au nord des Baléares, à laquelle j’ai participé et durant laquelle de nombreuses mesures de cytométrie ont été réalisées sur des échantillons prélevés à différentes profondeurs lors des profils CTD (Fig. 5.1). Les analyses de cytométrie en flux ont aussi permis d’étudier la réaction du phytoplancton face à un évènement impulsif de type tempête rencontré lors de la campagne FUMSECK (Barrillon et al., 2022) (cf Annexe B). Ces études apparaissent de plus en plus essentielles au vue de l’augmentation de ce type d’évènement en raison du changement climatique (Flaounas et al., 2022).

Certains paramètres biogéochimiques mériteraient d’être mieux pris en compte

5. Conclusions et perspectives – 5.2. Perspectives

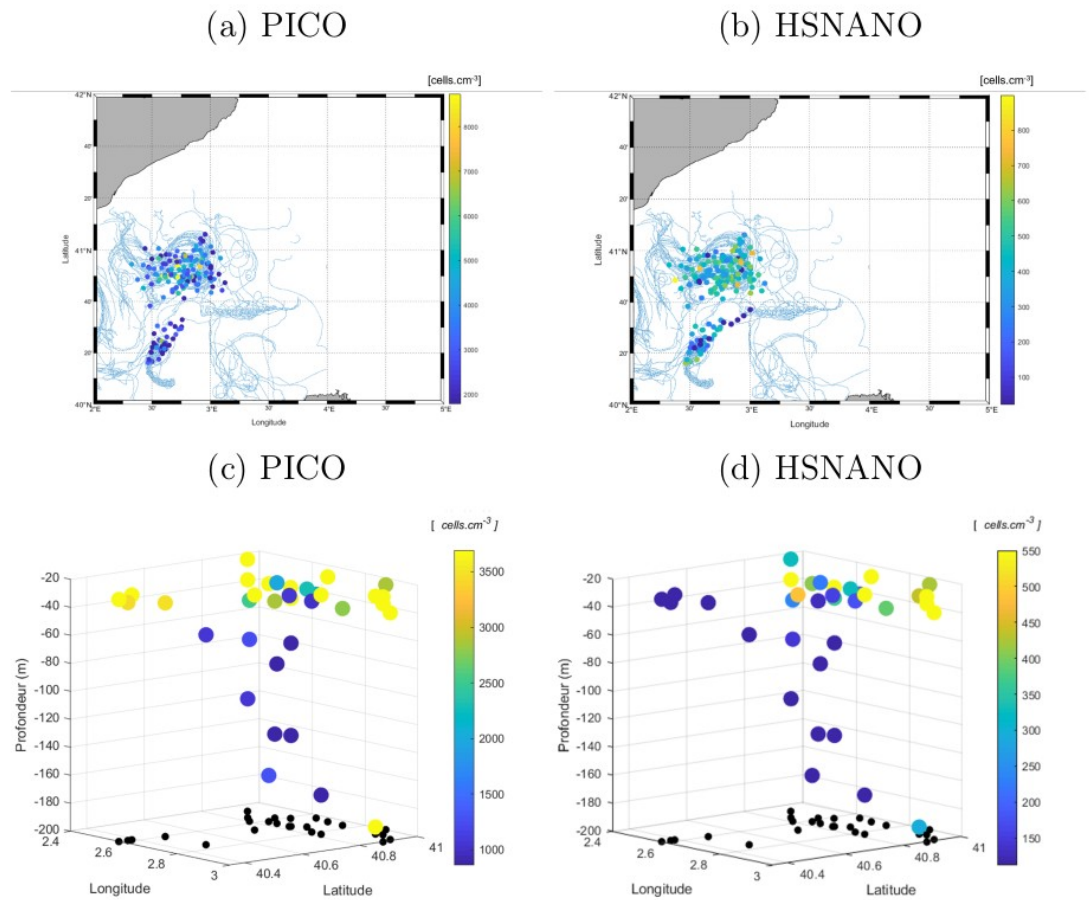


FIGURE 5.1. – Résultats préliminaires de la campagne CALYPSO 2022. (Extraits du rapport de stage M2 de Laurina Oms, cf Annexe C.)

(a, b) : abondances phytoplanctoniques de PICO et HSNANO en surface du 28 février au 9 mars superposées aux trajectoires des bouées dérivantes (en bleu).

(c, d) : abondances phytoplanctoniques de PICO et HSNANO le long des profils CTD.

Les points noirs représentent la projection en 2D des points d'échantillonnage.

dans les prochaines études. En particulier, le rôle de l'apport de nutriments, de la prédation par le zooplancton et de la lyse virale sont des facteurs importants pour expliquer la variation des abondances des divers groupes de phytoplancton. Pour répondre à cela, il est prévu lors de campagnes futures d'effectuer des mesures de nutriments à haute résolution, ainsi que des expériences évaluant l'impact du broutage par le zooplancton ou de la présence des virus. Enfin, des analyses de génomique environnementale, qui évaluent la diversité intraspécifique et fournit des indices fonctionnels de l'activité biologique (métabarcoding/métagénomique/métatranscriptomique), pour

raient permettre d'observer l'évolution du phytoplancton au cours des processus de fine échelle (Guidi et al., 2016).

Les techniques décrites ci-dessus seront employées lors de la campagne BioSWOT-Med, prévue au printemps 2023, quelques mois après le lancement du nouveau satellite altimétrique, SWOT (*Surface Water and Ocean Topography*). L'objectif de cette campagne sera de comprendre grâce à des données *in situ* et satellites comment les fine échelles influencent le mélange et l'évolution du phytoplancton dans le temps et dans l'espace. Les méthodes d'échantillonnages, d'analyses et les résultats obtenus durant ce travail de thèse serviront donc de base à ce nouveau projet. De plus, le satellite SWOT est très attendu par les océanographes, car il représente une réelle opportunité pour l'étude des fine échelles. En effet, il sera équipé d'un radar en bande Ka, "KaRIn" possédant deux antennes permettant d'observer l'océan de surface le long d'une fauchée d'environ 120 km (Fig. 5.2a). De plus, il fournira la topographie et l'altimétrie de la surface de l'océan avec une résolution de l'ordre du kilomètre, supérieure à celle des satellites actuels (Morrow et al., 2019). Il sera donc possible d'observer par satellite la circulation fine échelle et la circulation côtière. D'autre part, pendant les premiers mois après son lancement, période appelée "*fast-sampling phase*", le satellite effectuera des croisements d'orbite au dessus de différentes régions appelées "*cross-overs*", lui permettant ainsi d'observer ces zones deux fois en 24 h (d'Ovidio et al., 2019) (Fig. 5.2b). L'initiative "*adopt a SWOT cross-over*" (<https://www.aviso.altimetry.fr/?id=3472>, dernier accès : 6 janvier 2023) a été lancée dans le but d'organiser des campagnes en mer au niveau des *cross-overs*, avant et pendant la *fast-sampling phase*. Cette initiative a brillamment été relevée dans la zone du *cross-over* située au Sud des Baléares dans laquelle ont eu lieu les campagnes PROTEVSMED-SWOT, PRE-SWOT et où se tiendra prochainement BioSWOT-Med. La région du *cross-over* localisée dans le Nord-Est du Pacifique fait également l'objet de plusieurs campagnes menées par l'IOCAS (*Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences*, <http://english.qdio.cas.cn/>, dernier accès 6 janvier 2023). La mise en commun et la comparaison de l'ensemble des résultats obtenus dans ces zones de *cross-over* viendront améliorer notre compréhension des fines échelles et des phénomènes biologiques associés, et par conséquent renforcer nos connaissances sur le fonctionnement de l'océan global.

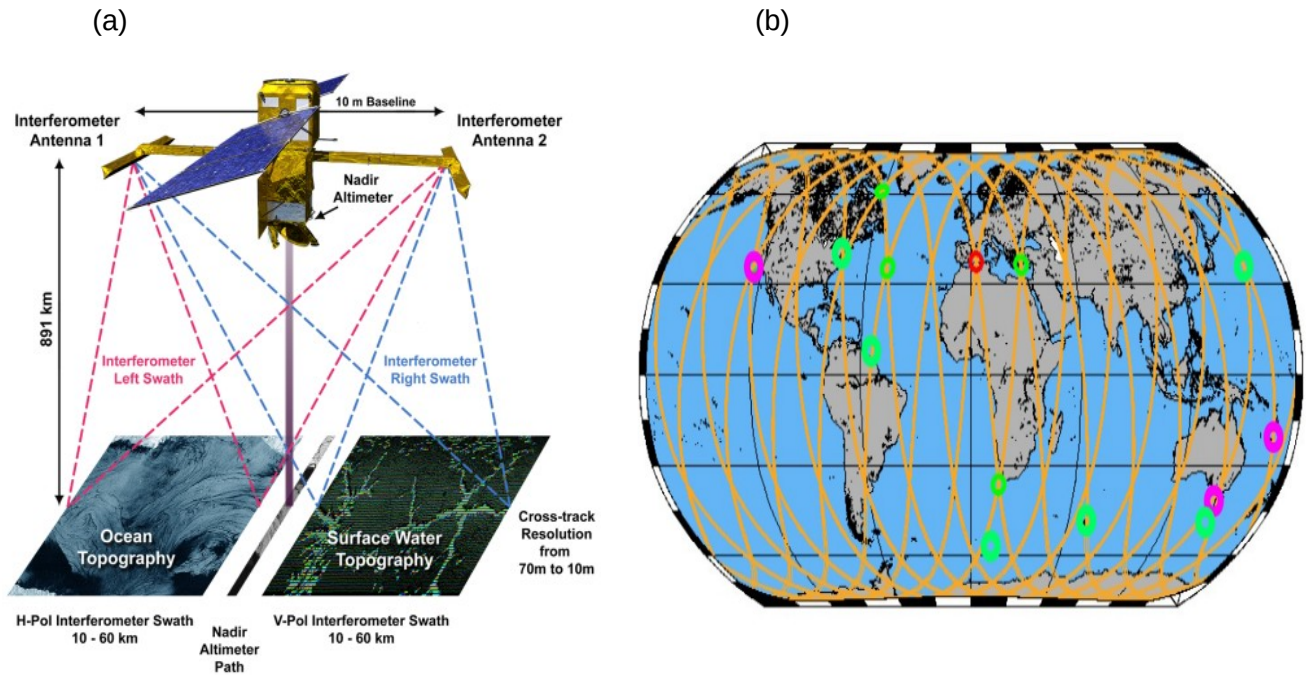


FIGURE 5.2. – (a) Schéma du satellite SWOT. Figure extraite du site <https://swot.cnes.fr/fr/> (dernier accès 6 janvier 2023).

(b) Orbite de SWOT durant la *fast-sampling phase*. Les cercles de couleur indiquent les points de croisements d'orbite (*cross-overs*) échantillonnés par des campagnes en mer avant le lancement de SWOT et durant la *fast-sampling phase*.

Bibliographie

- ABRAHAM, Edward R et al., 2002. Chaotic stirring by a mesoscale surface-ocean flow. *Chaos*. T. 12, n° 2, p. 373-381. Disp. à l'adr. DOI : doi.org/10.1063/1.1481615.
- ALLEN, John T et al., 2001. Diagnosis of vertical velocities with the QG omega equation : an examination of the errors due to sampling strategy. *Deep-Sea Res. Pt. I*. T. 48, n° 2, p. 315-346. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0967-0637\(00\)00035-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00035-2).
- ALLEN, John T et al., 2002. Operational oceanography using the new SeaSoar undulator. *Sea Technology*. T. 43, n° 4, p. 35-40.
- ALLEN, John T et al., 2005. Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic. *Nature*. T. 437, n° 7059, p. 728-732. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/nature03948](https://doi.org/10.1038/nature03948).
- ALLEN, JT et al., 1996. Potential vorticity and vertical velocity at the Iceland-Faeroes front. *J. Phys. Oceanogr.* T. 26, n° 12, p. 2611-2634. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0485\(1996\)026<2611:PVA>VVA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1996)026<2611:PVA>VVA>2.0.CO;2).
- BALBÍN, Rosa et al., 2012. Vertical velocities and biological consequences at a front detected at the Balearic Sea. *Cont. Shelf. Res.* T. 47, p. 28-41. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.csr.2012.06.008](https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.06.008).
- BALBÍN, Rosa et al., 2014. Interannual variability of the early summer circulation around the Balearic Islands : driving factors and potential effects on the marine ecosystem. *J. Marine Syst.* T. 138, p. 70-81. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.jmarsys.2013.07.004](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.004).
- BARCELÓ-LLULL, Bàrbara et al., 2017. Ageostrophic secondary circulation in a subtropical intrathermocline eddy. *J. Phys. Oceanogr.* T. 47, n° 5, p. 1107-1123. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/JPO-D-16-0235.1](https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0235.1).
- BARCELÓ-LLULL, Bàrbara et al., 2018. *PRE-SWOT Cruise Report. Mesoscale and sub-mesoscale vertical exchanges from multi-platform experiments and supporting modeling simulations : anticipating SWOT launch (CTM2016-78607-P)*. Madrid, Spain. Rapp. tech. CSIC-UIB-Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA). Disp. à l'adr. DOI : [10.20350/digitalCSIC/8584](https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/8584).
- BARCELÓ-LLULL, Bàrbara et al., 2019. Temporal and spatial hydrodynamic variability in the Mallorca channel (western Mediterranean Sea) from 8 years of underwater glider data. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 124, n° 4, p. 2769-2786. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2018JC014636](https://doi.org/10.1029/2018JC014636).

- BARCELÓ-LLULL, Bàrbara et al., 2021. Fine-Scale Ocean Currents Derived From in situ Observations in Anticipation of the Upcoming SWOT Altimetric Mission. *Front. Mar. Sci.* T. 8, p. 1070. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2021.679844](https://doi.org/10.3389/fmars.2021.679844).
- BARRILLON, Stéphanie, 2019. *FUMSECK cruise, RV Téthys II*. Disp. à l'adr. DOI : [10.17600/18001155](https://doi.org/10.17600/18001155).
- BARRILLON, Stéphanie et al., 2022. Phytoplankton reaction to an intense storm in the northwestern Mediterranean Sea. *In review in Biogeosciences*, p. 1-30. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/egusphere-2022-478](https://doi.org/10.5194/egusphere-2022-478).
- BARTON, Andrew D et al., 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science*. T. 327, n° 5972, p. 1509-1511. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.1184961](https://doi.org/10.1126/science.1184961).
- BARTON, Andrew D et al., 2014. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure. *Limnology and oceanography : fluids and environments*. T. 4, n° 1, p. 34-49. Disp. à l'adr. DOI : [10.1215/21573689-2651533](https://doi.org/10.1215/21573689-2651533).
- BATES, Amanda E et al., 2018. Biologists ignore ocean weather at their peril. *Nature*. T. 560, p. 299-301. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/d41586-018-05869-5](https://doi.org/10.1038/d41586-018-05869-5).
- BENAVIDES, Mar et al., 2021. Fine-scale sampling unveils diazotroph patchiness in the South Pacific Ocean. *ISME Communications*. T. 1, n° 1, p. 1-3. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/s43705-021-00006-2](https://doi.org/10.1038/s43705-021-00006-2).
- BETHOUX, JP, 1989. Oxygen consumption, new production, vertical advection and environmental evolution in the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res.* T. 36, n° 5, p. 769-781. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/0198-0149\(89\)90150-7](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90150-7).
- BIERS, Erin J et al., 2007. The role of nitrogen in chromophoric and fluorescent dissolved organic matter formation. *Mar. Chem.* T. 103, n° 1-2, p. 46-60. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.marchem.2006.06.003](https://doi.org/10.1016/j.marchem.2006.06.003).
- BOFFETTA, Guido et al., 2001. Detecting barriers to transport : a review of different techniques. *Physica D*. T. 159, n° 1-2, p. 58-70. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0167-2789\(01\)00330-X](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(01)00330-X).
- BOWER, Amy S et al., 1994. A closer look at particle exchange in the Gulf Stream. *J. Phys. Oceanogr.* T. 24, n° 6, p. 1399-1418. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0485\(1994\)024<1399:ACLAPE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1994)024<1399:ACLAPE>2.0.CO;2).
- BRETHERTON, Francis P. et al., 1976. A technique for objective analysis and design of oceanographic experiments applied to MODE-73. *Deep-Sea Res. and Oceanographic Abstracts*. T. 23, n° 7, p. 559-582. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/0011-7471\(76\)90001-2](https://doi.org/10.1016/0011-7471(76)90001-2).
- BRUM, Jennifer R et al., 2015. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science*. T. 348, n° 6237, p. 1261498. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.1261498](https://doi.org/10.1126/science.1261498).
- BRUSSAARD, Corina PD, 2004. Viral control of phytoplankton populations—a review 1. *J. Eukaryot. Microbiol.* T. 51, n° 2, p. 125-138. Disp. à l'adr. DOI : [10.1111/j.1550-7408.2004.tb00537.x](https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00537.x).

- BUSSENI, Greta et al., 2020. Large scale patterns of marine diatom richness : Drivers and trends in a changing ocean. *Global Ecol. Biogeogr.* T. 29, n° 11, p. 1915-1928. Disp. à l'adr. DOI : [10.1111/geb.13161](https://doi.org/10.1111/geb.13161).
- CAMMACK, WK Levi et al., 2004. Fluorescent dissolved organic matter in lakes : relationships with heterotrophic metabolism. *Limnol. Oceanogr.* T. 49, n° 6, p. 2034-2045. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2004.49.6.2034](https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2034).
- CAPET, Xavier et al., 2008a. Mesoscale to submesoscale transition in the California Current System. Part I : Flow structure, eddy flux, and observational tests. *J. Phys. Oceanogr.* T. 38, n° 1, p. 29-43. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/2007JP03671.1](https://doi.org/10.1175/2007JP03671.1).
- CAPET, Xavier et al., 2008b. Mesoscale to submesoscale transition in the California Current System. Part II : Frontal processes. *J. Phys. Oceanogr.* T. 38, n° 1, p. 44-64. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/2007JP03672.1](https://doi.org/10.1175/2007JP03672.1).
- CAU, Pierre et al., 1999. *Cours de biologie cellulaire*. Ellipses.
- CERINO, F et al., 2012. Spatial and temporal variability of pico-, nano-and microphytoplankton in the offshore waters of the southern Adriatic Sea (Mediterranean Sea). *Cont. Shelf Res.* T. 44, p. 94-105. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.csr.2011.06.006](https://doi.org/10.1016/j.csr.2011.06.006).
- CHISHOLM, Sallie W et al., 1992. Prochlorococcus marinus nov. gen. nov. sp. : an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll a and b. *Arch. Microbiol.* T. 157, n° 3, p. 297-300. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/BF00245165](https://doi.org/10.1007/BF00245165).
- CLAUSTRE, Hervé et al., 1994. Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front : ecological and biogeochemical implications. *J. Mar. Res.* T. 52, n° 4, p. 711-742. Disp. à l'adr. DOI : [10.1357/0022240943077000](https://doi.org/10.1357/0022240943077000).
- CLAYTON, Sophie et al., 2013. Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography : Fluids and Environments*. T. 3, n° 1, p. 182-197. Disp. à l'adr. DOI : [10.1215/21573689-2373515](https://doi.org/10.1215/21573689-2373515).
- CLAYTON, Sophie et al., 2014. Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front. *J. Plankton. Res.* T. 36, n° 4, p. 1017-1030. Disp. à l'adr. DOI : [10.1093/plankt/fbu020](https://doi.org/10.1093/plankt/fbu020).
- CLAYTON, Sophie et al., 2017. Co-existence of distinct *Ostreococcus* ecotypes at an oceanic front. *Limnol. Oceanogr.* T. 62, n° 1, p. 75-88. Disp. à l'adr. DOI : [10.1002/lno.10373](https://doi.org/10.1002/lno.10373).
- COBLE, Paula G, 1996. Characterization of marine and terrestrial DOM in seawater using excitation-emission matrix spectroscopy. *Mar. Chem.* T. 51, n° 4, p. 325-346. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/0304-4203\(95\)00062-3](https://doi.org/10.1016/0304-4203(95)00062-3).
- COBLE, Paula G et al., 2014. *Aquatic organic matter fluorescence*. New York : Cambridge University Press.
- COMBY, Caroline et al., 2022. Measuring vertical velocities with ADCPs in low-energy ocean. *J. Atmos. Ocean. Tech.* T. 1, n° aop. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/JTECH-D-21-0180.1](https://doi.org/10.1175/JTECH-D-21-0180.1).

- COTRONEO, Y. et al., 2016. Glider and satellite high resolution monitoring of a meso-scale eddy in the algerian basin : Effects on the mixed layer depth and biochemistry. *J. Marine Syst.* T. 162, p. 73-88. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.jmarsys.2015.12.004](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.12.004).
- CULLEN, John J et al., 1993. Towards a general description of phytoplankton growth for biogeochemical models. In : *Towards a model of ocean biogeochemical processes*. Berlin, Heidelberg : Springer, p. 153-176. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/978-3-642-84602-1_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-84602-1_7).
- CYR, Frederic et al., 2017. A new glider-compatible optical sensor for dissolved organic matter measurements : test case from the NW Mediterranean Sea. *Front. Mar. Sci.* T. 4, p. 89. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2017.00089](https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00089).
- CYR, Frederic et al., 2019. A Glider-Compatible Optical Sensor for the Detection of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in the Marine Environment. *Front. Mar. Sci.* T. 6, p. 110. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2019.00110](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00110).
- D'OVIDIO, Francesco et al., 2004. Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. *Geophys. Res. Lett.* T. 31, n° 17. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2004GL020328](https://doi.org/10.1029/2004GL020328).
- D'OVIDIO, Francesco et al., 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* T. 107, n° 43, p. 18366-18370. Disp. à l'adr. DOI : [10.1073/pnas.1004620107](https://doi.org/10.1073/pnas.1004620107).
- D'OVIDIO, Francesco et al., 2015. The biogeochemical structuring role of horizontal stirring : Lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences.* T. 12, n° 19, p. 5567-5581. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-12-5567-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-5567-2015).
- D'OVIDIO, Francesco et al., 2019. Frontiers in Fine-Scale in situ Studies : Opportunities During the SWOT Fast Sampling Phase. *Front. Mar. Sci.* T. 6, p. 168. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2019.00168](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00168).
- D'ASARO, Eric et al., 2011. Enhanced turbulence and energy dissipation at ocean fronts. *science.* T. 332, n° 6027, p. 318-322. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.1201515](https://doi.org/10.1126/science.1201515).
- DE LA ROCHA, Christina L. et al., 2007. Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. *Deep-Sea Res. Pt. II.* T. 54, n° 5-7, p. 639-658. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.dsr2.2007.01.004](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.01.004).
- DE MONTE, Silvia et al., 2013. Can we detect oceanic biodiversity hotspots from space? *ISME J.* T. 7, n° 10, p. 2054-2056. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/ismej.2013.72](https://doi.org/10.1038/ismej.2013.72).
- DE VARGAS, Colomban et al., 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science.* T. 348, n° 6237, p. 1261605. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.1261605](https://doi.org/10.1126/science.1261605).
- DE VERNEIL, Alain et al., 2019. Frontogenesis and the creation of fine-scale vertical phytoplankton structure. *J. Geophys. Res.-Oceans.* T. 124, n° 3, p. 1509-1523. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2018JC014645](https://doi.org/10.1029/2018JC014645).

- DETERMANN, Stephan et al., 1998. Ultraviolet fluorescence excitation and emission spectroscopy of marine algae and bacteria. *Mar. Chem.* T. 62, n° 1-2, p. 137-156. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0304-4203\(98\)00026-7](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(98)00026-7).
- DICKEY, Tommy D, 2003. Emerging ocean observations for interdisciplinary data assimilation systems. *J. Marine Syst.* T. 40, p. 5-48. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0924-7963\(03\)00011-3](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(03)00011-3).
- DOGLIOLI, Andrea, 2015. *OSCAHR cruise, RV Téthys II*. Disp. à l'adr. DOI : [10.17600/15008800](https://doi.org/10.17600/15008800).
- DOGLIOLI, Andrea et al., 2013. A software package and hardware tools for in situ experiments in a Lagrangian reference frame. *J. Atmos. Ocean. Tech.* T. 30, n° 8, p. 1940-1950. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/JTECH-D-12-00183.1](https://doi.org/10.1175/JTECH-D-12-00183.1).
- DOLAN, John R, 2021. Pioneers of plankton research : Victor Hensen (1835–1924). *J. Plankton Res.* T. 43, n° 4, p. 507-510. Disp. à l'adr. DOI : doi.org/10.1093/plankt/fbab045.
- DUBELAAR, George BJ et al., 2000. Flow cytometry as a tool for the study of phytoplankton. *Sci. Mar.* T. 64, n° 2, p. 135-156. Disp. à l'adr. DOI : [10.3989/scimar.2000.64n2135](https://doi.org/10.3989/scimar.2000.64n2135).
- DUGENNE, Mathilde et al., 2014. Consequence of a sudden wind event on the dynamics of a coastal phytoplankton community : an insight into specific population growth rates using a single cell high frequency approach. *Front. Microbiol.* T. 5, p. 485. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmicb.2014.00485](https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00485).
- DUMAS, Franck, 2018. *PROTEVSMED_SWOT_2018_LEG1 cruise, RV Beautemps-Beaupré*. Disp. à l'adr. DOI : [10.17183/protevsmed_swot_2018_leg1](https://doi.org/10.17183/protevsmed_swot_2018_leg1).
- EDWARDS, Kyle F et al., 2015. Light and growth in marine phytoplankton : allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnol. Oceanogr.* T. 60, n° 2, p. 540-552. Disp. à l'adr. DOI : [10.1002/lno.10033](https://doi.org/10.1002/lno.10033).
- FALKOWSKI, Paul G et al., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science.* T. 281, n° 5374, p. 200-206. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.281.5374.200](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.200).
- FELLMAN, Jason B et al., 2009. Seasonal changes in the chemical quality and biodegradability of dissolved organic matter exported from soils to streams in coastal temperate rainforest watersheds. *Biogeochemistry.* T. 95, n° 2, p. 277-293. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/s10533-009-9336-6](https://doi.org/10.1007/s10533-009-9336-6).
- FIELD, Christopher B et al., 1998. Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science.* T. 281, n° 5374, p. 237-240. Disp. à l'adr. DOI : [10.1126/science.281.5374.237](https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237).
- FLAOUNAS, Emmanouil et al., 2022. Mediterranean cyclones : Current knowledge and open questions on dynamics, prediction, climatology and impacts. *Weather Clim. Dynam.* T. 3, n° 1, p. 173-208. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/wcd-3-173-2022](https://doi.org/10.5194/wcd-3-173-2022).

- FONTANA, Simone et al., 2018. Individual-level trait diversity predicts phytoplankton community properties better than species richness or evenness. *The ISME journal*. T. 12, n° 2, p. 356-366. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/ismej.2017.160](https://doi.org/10.1038/ismej.2017.160).
- GARREAU, Pierre et al., 2020. PROTEVS-MED field experiments : very high resolution hydrographic surveys in the Western Mediterranean Sea. *Earth. Syst. Sci. Data*. T. 12, n° 1, p. 441-456. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/essd-12-441-2020](https://doi.org/10.5194/essd-12-441-2020).
- GIORDANI, Hervé et al., 2006. Advanced insights into sources of vertical velocity in the ocean. *Ocean Dynam.* T. 56, n° 5-6, p. 513-524. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/s10236-005-0050-1](https://doi.org/10.1007/s10236-005-0050-1).
- GOWER, JFR et al., 1980. Phytoplankton patchiness indicates the fluctuation spectrum of mesoscale oceanic structure. *Nature*. T. 288, n° 5787, p. 157-159. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/288157a0](https://doi.org/10.1038/288157a0).
- GUIDI, Lionel et al., 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*. T. 532, n° 7600, p. 465-470. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/nature16942](https://doi.org/10.1038/nature16942).
- GUIEU, Cécile et al., 2019. *TONGA 2019 cruise, RV L'Atalante*. Disp. à l'adr. DOI : [10.17600/18000884](https://doi.org/10.17600/18000884).
- HARTIGAN, J. A. et al., 1979. Algorithm AS 136 : A K-Means Clustering Algorithm. *J. Roy. Stat. Soc. C-App*. T. 28, n° 1, p. 100-108. ISSN 00359254-14679876. Disp. à l'adr. DOI : [10.2307/2346830](https://doi.org/10.2307/2346830).
- HASHIHAMA, Fuminori et al., 2021. Cross-basin differences in the nutrient assimilation characteristics of induced phytoplankton blooms in the subtropical Pacific waters. *Biogeosciences*. T. 18, n° 3, p. 897-915. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-18-897-2021](https://doi.org/10.5194/bg-18-897-2021).
- HAURY, LR et al., 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In : *Spatial pattern in plankton communities*. Springer, p. 277-327.
- HOSKINS, BJ et al., 1978. A new look at the ω -equation. *Q. J. Roy. Meteor. Soc.* T. 104, n° 439, p. 31-38. Disp. à l'adr. DOI : [10.1002/qj.49710443903](https://doi.org/10.1002/qj.49710443903).
- HU, ZY et al., 2019. Lagrangian analysis of surface transport patterns in the northern south China sea. *Deep-Sea Res. Pt II*. T. 167, p. 4-13. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.dsr2.2019.06.020](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.06.020).
- HUDSON, Naomi et al., 2008. Can fluorescence spectrometry be used as a surrogate for the Biochemical Oxygen Demand (BOD) test in water quality assessment? An example from South West England. *Sci. Total Environ.* T. 391, n° 1, p. 149-158. ISSN 0048-9697. Disp. à l'adr. DOI : doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.10.054.
- HUNTER-CEVERA, Kristen R et al., 2014. Diel size distributions reveal seasonal growth dynamics of a coastal phytoplankton. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. T. 111, n° 27, p. 9852-9857. Disp. à l'adr. DOI : [10.1073/pnas.1321421111](https://doi.org/10.1073/pnas.1321421111).
- JACQUET, Stéphan et al., 1998. Picoplankton population dynamics in coastal waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* T. 43, n° 8, p. 1916-1931. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.1998.43.8.1916](https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.8.1916).

- JACQUET, Stéphan et al., 2002. Short-timescale variability of picophytoplankton abundance and cellular parameters in surface waters of the Alboran Sea (western Mediterranean). *J. Plankton Res.* T. 24, n° 7, p. 635-651. Disp. à l'adr. DOI : [10.1093/plankt/24.7.635](https://doi.org/10.1093/plankt/24.7.635).
- JACQUET, Stéphan et al., 2010. Structure and variability of the microbial community associated to the Alboran Sea frontal system (Western Mediterranean) in winter. *J. Oceanogr., Research and data.* T. 3, n° 4, p. 47-75. Aussi disponible à l'adresse : <https://hal.inrae.fr/hal-02656403>.
- KAUFMAN, Leonard et al., 1987. Statistical data analysis based on the L1-norm and related methods. *Clustering by means of medoids. North-Holland*, p. 405-416.
- KIØRBOE, Thomas, 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. In : *Adv. Mar. Biol.* Elsevier. T. 29, p. 1-72. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0065-2881\(08\)60129-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60129-7).
- LAPEYRE, Guillaume et al., 2006. Impact of the small-scale elongated filaments on the oceanic vertical pump. *J. Mar. Res.* T. 64, n° 6, p. 835-851. Disp. à l'adr. DOI : [10.1357/002224006779698369](https://doi.org/10.1357/002224006779698369).
- LAW, CS et al., 1998. Sulphur hexafluoride as a tracer of biogeochemical and physical processes in an open-ocean iron fertilisation experiment. *Deep-Sea Res. Pt II.* T. 45, n° 6, p. 977-994. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0967-0645\(98\)00022-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00022-8).
- LE BOT, Philippe et al., 2011. CASCADE V6. 1 : Logiciel de validation et de visualisation des mesures ADCP de coque.
- LE QUÉRÉ, Corinne et al., 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob. Change Biol.* T. 11, n° 11, p. 2016-2040. Disp. à l'adr. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x).
- LE TRAON, Pierre-Yves, 1990. A method for optimal analysis of fields with spatially variable mean. *J. Geophys. Res.-Oceans.* T. 95, n° C8, p. 13543-13547. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/JC095iC08p13543](https://doi.org/10.1029/JC095iC08p13543).
- LEHAHN, Yoav et al., 2007. Stirring of the northeast Atlantic spring bloom : A Lagrangian analysis based on multisatellite data. *J. Geophys. Res.-Oceans.* T. 112, n° C8. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2006JC003927](https://doi.org/10.1029/2006JC003927).
- LEHAHN, Yoav et al., 2018. A satellite-based Lagrangian view on phytoplankton dynamics. *Annu. Rev. Mar. Sci.* T. 10, p. 99-119. Disp. à l'adr. DOI : [10.1146/annurev-marine-121916-063204](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063204).
- LÉVY, Marina et al., 2001. Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *J. Mar. Res.* T. 59, n° 4, p. 535-565. Disp. à l'adr. DOI : [10.1357/002224001762842181](https://doi.org/10.1357/002224001762842181).
- LÉVY, Marina et al., 2012. Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophys. Res. Lett.* T. 39, n° 14. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2012GL052756](https://doi.org/10.1029/2012GL052756).

- LÉVY, Marina et al., 2015. The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *J. Roy. Soc. Interface*. T. 12, n° 111, p. 20150481. Disp. à l'adr. DOI : [10.1098/rsif.2015.0481](https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0481).
- LÉVY, Marina et al., 2018. The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat. commun.* T. 9, n° 1, p. 1-16. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/s41467-018-07059-3](https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3).
- LÓPEZ-JURADO, José Luis et al., 2008. Hydrographic conditions affecting two fishing grounds of Mallorca island (Western Mediterranean) : during the IDEA Project (2003–2004). *J. Marine Syst.* T. 71, n° 3-4, p. 303-315. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.jmarsys.2007.03.007](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.03.007).
- LUECK, Rolf G et al., 1990. Thermal inertia of conductivity cells : Observations with a Sea-Bird cell. *J. Atmos. Ocean. Tech.* T. 7, n° 5, p. 756-768. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0426\(1990\)007<0756:TIOCCO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(1990)007<0756:TIOCCO>2.0.CO;2).
- MAHADEVAN, Amala, 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annu. Rev. Mar. Sci.* T. 8, p. 161-184. Disp. à l'adr. DOI : [10.1146/annurev-marine-010814-015912](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912).
- MAHADEVAN, Amala et al., 2006. An analysis of mechanisms for submesoscale vertical motion at ocean fronts. *Ocean Model.* T. 14, n° 3-4, p. 241-256. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.ocemod.2006.05.006](https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2006.05.006).
- MARAÑÓN, Emilio, 2015. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure. *Annu. Rev. Mar. Sci.* T. 7, p. 241-264. Disp. à l'adr. DOI : [10.1146/annurev-marine-010814-015955](https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955).
- MARAÑÓN, Emilio et al., 2012. Temperature, resources, and phytoplankton size structure in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* T. 57, n° 5, p. 1266-1278. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2012.57.5.1266](https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.5.1266).
- MARGULIS, Lynn et al., 1998. *Five kingdoms : an illustrated guide to the phyla of life on earth*.
- MARREC, Pierre et al., 2018. Coupling physics and biogeochemistry thanks to high-resolution observations of the phytoplankton community structure in the north-western Mediterranean Sea. *Biogeosciences*. T. 15, n° 5, p. 1579-1606. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-15-1579-2018](https://doi.org/10.5194/bg-15-1579-2018).
- MARTIN, AP, 2003. Phytoplankton patchiness : the role of lateral stirring and mixing. *Prog. Oceanogr.* T. 57, n° 2, p. 125-174. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0079-6611\(03\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00085-5).
- MCDUGALL, Trevor J et al., 2011. Getting started with TEOS-10 and the Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox. *SCOR/IAPSO WG*. T. 127, p. 1-28.
- MCDUGALL, Trevor J et al., 2012. A global algorithm for estimating Absolute Salinity. *Ocean Sci.* T. 8, n° 6, p. 1123-1134. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/os-8-1123-2012](https://doi.org/10.5194/os-8-1123-2012).
- MCWILLIAMS, James C, 2016. Submesoscale currents in the ocean. *P. Roy. Soc. A-Math. Phy.* T. 472, n° 2189, p. 20160117. Disp. à l'adr. DOI : [10.1098/rspa.2016.0117](https://doi.org/10.1098/rspa.2016.0117).

- MENA, Catalina et al., 2016. Prokaryotic picoplankton spatial distribution during summer in a haline front in the Balearic Sea, Western Mediterranean. *Hydrobiologia*. T. 779, n° 1, p. 243-257. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/s10750-016-2825-4](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2825-4).
- MENSAH, Vigan et al., 2009. Thermal mass correction for the evaluation of salinity. *J. Atmos. Ocean. Tech.* T. 26, n° 3, p. 665-672. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/2008JTECH0612.1](https://doi.org/10.1175/2008JTECH0612.1).
- MILLOT, Claude, 1999. Circulation in the western Mediterranean Sea. *J. Marine Syst.* T. 20, n° 1-4, p. 423-442. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0924-7963\(98\)00078-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(98)00078-5).
- MILLOT, Claude, 2014. Heterogeneities of in-and out-flows in the Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* T. 120, p. 254-278. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.pocean.2013.09.007](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.09.007).
- MILLOT, Claude et al., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea. In : SALIOT, Alain (éd.). *The Mediterranean Sea*. Berlin, Heidelberg, Germany : Springer, p. 29-66. ISBN 978-3-540-31492-9. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/b107143](https://doi.org/10.1007/b107143).
- MILLOT, Claude et al., 2006. Large warming and salinification of the Mediterranean outflow due to changes in its composition. *Deep-Sea Res. Pt. I*. T. 53, n° 4, p. 656-666. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.dsr.2005.12.017](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.12.017).
- MORISON, James et al., 1994. The correction for thermal-lag effects in Sea-Bird CTD data. *J. Atmos. Ocean. Tech.* T. 11, n° 4, p. 1151-1164. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0426\(1994\)011<1151:TCFTLE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(1994)011<1151:TCFTLE>2.0.CO;2).
- MORROW, Rosemary et al., 2019. Global observations of fine-scale ocean surface topography with the Surface Water and Ocean Topography (SWOT) Mission. *Front. Mar. Sci.* T. 6, p. 232. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2019.00232](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00232).
- MOUTIN, Thierry et al., 2015. *OUTPACE cruise, RV L'Atalante*. Disp. à l'adr. DOI : [10.17600/15000900](https://doi.org/10.17600/15000900).
- NAGAI, Takeyoshi et al., 2012. Direct observations of microscale turbulence and thermohaline structure in the Kuroshio Front. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 117, n° C8. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2011JC007228](https://doi.org/10.1029/2011JC007228).
- NARANJO, Cristina et al., 2015. Mediterranean waters along and across the Strait of Gibraltar, characterization and zonal modification. *Deep-Sea Res. Pt I*. T. 105, p. 41-52. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.dsr.2015.08.003](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.08.003).
- NENCIOLI, Francesco et al., 2011. Surface coastal circulation patterns by in-situ detection of Lagrangian coherent structures. *Geophys. Res. Lett.* T. 38, n° 17. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2011GL048815](https://doi.org/10.1029/2011GL048815).
- NIETO-CID, Mar et al., 2006. Microbial and photochemical reactivity of fluorescent dissolved organic matter in a coastal upwelling system. *Limnol. Oceanogr.* T. 51, n° 3, p. 1391-1400. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2006.51.3.1391](https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.3.1391).
- PASCUAL, Ananda et al., 2006. Improved description of the ocean mesoscale variability by combining four satellite altimeters. *Geophys. Res. Lett.* T. 33, n° 2. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2005GL024633](https://doi.org/10.1029/2005GL024633).

- PASCUAL, Ananda et al., 2017. A multiplatform experiment to unravel meso- and submesoscale processes in an intense front (AlborEx). *Front. Mar. Sci.* T. 4, p. 39. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmars.2017.00039](https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00039).
- PERRUCHE, Coralie et al., 2011. Effects of surface quasi-geostrophic turbulence on phytoplankton competition and coexistence. *J. Mar. Res.* T. 69, n° 1, p. 105-135. Disp. à l'adr. DOI : [10.1357/002224011798147606](https://doi.org/10.1357/002224011798147606).
- PETRENKO, Anne A et al., 2017. A review of the LATEX project : mesoscale to submesoscale processes in a coastal environment. *Ocean Dynam.* T. 67, n° 3-4, p. 513-533. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/s10236-017-1040-9](https://doi.org/10.1007/s10236-017-1040-9).
- PIDCOCK, Rosalind EM et al., 2016. Quantifying mesoscale-driven nitrate supply : A case study. *Global Biogeochem. Cy.* T. 30, n° 8, p. 1206-1223. Disp. à l'adr. DOI : [10.1002/2016GB005383](https://doi.org/10.1002/2016GB005383).
- PIETRI, Alice et al., 2013. Finescale vertical structure of the upwelling system off southern Peru as observed from glider data. *J. Phys. Oceanogr.* T. 43, n° 3, p. 631-646. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/JPO-D-12-035.1](https://doi.org/10.1175/JPO-D-12-035.1).
- PIETRI, Alice et al., 2021. Skills and limitations of the adiabatic omega equation : How effective is it to retrieve oceanic vertical circulation at mesoscale and submesoscale? *J. Phys. Oceanogr.* T. 51, n° 3, p. 931-954. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/JPO-D-20-0052.1](https://doi.org/10.1175/JPO-D-20-0052.1).
- QASIM, SZ et al., 1972. The influence of salinity on the rate of photosynthesis and abundance of some tropical phytoplankton. *Mar. Biol.* T. 12, n° 3, p. 200-206. Disp. à l'adr. DOI : [10.1007/BF00346767](https://doi.org/10.1007/BF00346767).
- REYNOLDS, Colin S, 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- RIBALET, Francois et al., 2010. Unveiling a phytoplankton hotspot at a narrow boundary between coastal and offshore waters. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* T. 107, n° 38, p. 16571-16576. Disp. à l'adr. DOI : [10.1073/pnas.1005638107](https://doi.org/10.1073/pnas.1005638107).
- RIBALET, Francois et al., 2015. Light-driven synchrony of Prochlorococcus growth and mortality in the subtropical Pacific gyre. *P. Natl. Acad. Sci.* T. 112, n° 26, p. 8008-8012. Disp. à l'adr. DOI : [10.1073/pnas.1424279112](https://doi.org/10.1073/pnas.1424279112).
- RICHARDSON, Philip L, 1980. Gulf Stream ring trajectories. *J. Phys. Oceanogr.* T. 10, n° 1, p. 90-104. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0485\(1980\)010<0090:GSRT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1980)010<0090:GSRT>2.0.CO;2).
- RILEY, Gordon A, 1942. The relationship of vertical turbulence and spring diatom flowerings. *J. Mar. Res.* T. 5, n° 1, p. 67-87.
- ROMERA-CASTILLO, Cristina et al., 2010. Production of chromophoric dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* T. 55, n° 1, p. 446-454. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2010.55.1.0446](https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.1.0446).

- ROUSSELET, Louise et al., 2018. Large-to submesoscale surface circulation and its implications on biogeochemical/biological horizontal distributions during the OUTPACE cruise (southwest Pacific). *Biogeosciences*. T. 15, n° 8, p. 2411-2431. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-15-2411-2018](https://doi.org/10.5194/bg-15-2411-2018).
- ROUSSELET, Louise et al., 2019. Vertical motions and their effects on a biogeochemical tracer in a cyclonic structure finely observed in the Ligurian Sea. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 124, n° 6, p. 3561-3574. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2018JC014392](https://doi.org/10.1029/2018JC014392).
- RUDNICK, Daniel L, 1996. Intensive surveys of the Azores Front : 2. Inferring the geostrophic and vertical velocity fields. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 101, n° C7, p. 16291-16303. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/96JC01144](https://doi.org/10.1029/96JC01144).
- RUIZ, Simón et al., 2019. Effects of oceanic mesoscale and submesoscale frontal processes on the vertical transport of phytoplankton. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 124, n° 8, p. 5999-6014. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2019JC015034](https://doi.org/10.1029/2019JC015034).
- SCHROEDER, K et al., 2010. Biogeochemical tracers and fluxes in the Western Mediterranean Sea, spring 2005. *J. Marine Syst.* T. 80, n° 1-2, p. 8-24. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.jmarsys.2009.08.002](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.08.002).
- SHCHERBINA, Andrey Y et al., 2015. The LatMix summer campaign : Submesoscale stirring in the upper ocean. *B. Am. Meteorol. Soc.* T. 96, n° 8, p. 1257-1279. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/BAMS-D-14-00015.1](https://doi.org/10.1175/BAMS-D-14-00015.1).
- SIEBURTH, John McN et al., 1978. Pelagic ecosystem structure : Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* T. 23, n° 6, p. 1256-1263. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.1978.23.6.1256](https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.6.1256).
- SIOKOU-FRANGOU, Ioanna et al., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea : a review. *Biogeosciences*. T. 7, n° 5, p. 1543-1586. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-7-1543-2010](https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010).
- SMETACEK, Victor et al., 2012. Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature*. T. 487, n° 7407, p. 313-319. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/nature11229](https://doi.org/10.1038/nature11229).
- SOCCODATO, Alice et al., 2016. Estimating planktonic diversity through spatial dominance patterns in a model ocean. *Mar. Genom.* T. 29, p. 9-17. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.margen.2016.04.015](https://doi.org/10.1016/j.margen.2016.04.015).
- SOSIK, Heidi M et al., 2003. Growth rates of coastal phytoplankton from time-series measurements with a submersible flow cytometer. *Limnol. Oceanogr.* T. 48, n° 5, p. 1756-1765. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2003.48.5.1756](https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.5.1756).
- STAMMER, Detlef, 1997. Global characteristics of ocean variability estimated from regional TOPEX/POSEIDON altimeter measurements. *J. Phys. Oceanogr.* T. 27, n° 8, p. 1743-1769. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0485\(1997\)027<1743:GC00VE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1997)027<1743:GC00VE>2.0.CO;2).

- STANTON, TP et al., 1998. Physical evolution of the IronEx-I open ocean tracer patch. *Deep-Sea Res. Pt II*. T. 45, n° 6, p. 947-975. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/S0967-0645\(98\)00018-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00018-6).
- STEDMON, Colin A et al., 2005. Tracing the production and degradation of autochthonous fractions of dissolved organic matter using fluorescence analysis. *Limnol. Oceanogr.* T. 50, n° 5, p. 1415-1426. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.2005.50.5.1415](https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.5.1415).
- STEDMON, Colin A et al., 2014. *Biological origins and fate of fluorescent dissolved organic matter in aquatic environments*. New York : Cambridge University Press.
- STRASS, Volker H, 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling at fronts. *Deep-Sea Res.* T. 39, n° 1, p. 75-96. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/0198-0149\(92\)90021-K](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90021-K).
- SVERDRUP, HU, 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* T. 18, n° 3, p. 287-295.
- TALMY, D et al., 2014. Flexible C : N ratio enhances metabolism of large phytoplankton when resource supply is intermittent. *Biogeosciences*. T. 11, n° 17, p. 4881-4895. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-11-4881-2014](https://doi.org/10.5194/bg-11-4881-2014).
- TANG, Weiyi et al., 2020. New insights into the distributions of nitrogen fixation and diazotrophs revealed by high-resolution sensing and sampling methods. *ISME J.* T. 14, n° 10, p. 2514-2526. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/s41396-020-0703-6](https://doi.org/10.1038/s41396-020-0703-6).
- TEDETTI, Marc et al., 2012. Fluorescence properties of dissolved organic matter in coastal Mediterranean waters influenced by a municipal sewage effluent (Bay of Marseilles, France). *Environ. Chem.* T. 9, n° 5, p. 438-449. Disp. à l'adr. DOI : [10.1071/EN12081](https://doi.org/10.1071/EN12081).
- THYSSEN, Melilotus et al., 2008. The emergence of automated high-frequency flow cytometry : revealing temporal and spatial phytoplankton variability. *J. Plankton Res.* T. 30, n° 3, p. 333-343. Disp. à l'adr. DOI : [10.1093/plankt/fbn005](https://doi.org/10.1093/plankt/fbn005).
- THYSSEN, Melilotus et al., 2009. Sub meso scale phytoplankton distribution in the North East Atlantic surface waters determined with an automated flow cytometer. *Biogeosciences*. T. 6, n° 4, p. 569-583. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-6-569-2009](https://doi.org/10.5194/bg-6-569-2009).
- THYSSEN, Melilotus et al., 2014. Onset of the spring bloom in the northwestern Mediterranean Sea : influence of environmental pulse events on the in situ hourly-scale dynamics of the phytoplankton community structure. *Front. Microbiol.* T. 5, p. 387. Disp. à l'adr. DOI : [10.3389/fmicb.2014.00387](https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00387).
- THYSSEN, Melilotus et al., 2015. High-resolution analysis of a North Sea phytoplankton community structure based on in situ flow cytometry observations and potential implication for remote sensing. *Biogeosciences*. T. 12, n° 13, p. 4051-4066. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-12-4051-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-4051-2015).
- TINTORÉ, Joaquin et al., 1991. Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alboran Sea. *J. Phys. Oceanogr.* T. 21, n° 6, p. 811-823. Disp. à l'adr. DOI : [10.1175/1520-0485\(1991\)021<0811:MDAVMI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1991)021<0811:MDAVMI>2.0.CO;2).

- TROUPIN, Charles et al., 2015. A toolbox for glider data processing and management. *Methods in Oceanography*. T. 13, p. 13-23. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.mio.2016.01.001](https://doi.org/10.1016/j.mio.2016.01.001).
- TZORTZIS, Roxane et al., 2021. Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. *Biogeosciences*. T. 18, n° 24, p. 6455-6477. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/bg-18-6455-2021](https://doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021).
- VAN DEN HOEK, Christiaan et al., 1995. *Algae : an introduction to phycology*. Cambridge university press.
- VAULOT, Daniel et al., 1987. A simple model of the growth of phytoplankton populations in light/dark cycles. *J. Plankton Res.* T. 9, n° 2, p. 345-366. Disp. à l'adr. DOI : [10.1093/plankt/9.2.345](https://doi.org/10.1093/plankt/9.2.345).
- VAULOT, Daniel et al., 1999. Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.-Oceans*. T. 104, n° C2, p. 3297-3310. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/98JC01333](https://doi.org/10.1029/98JC01333).
- WATSON, Andrew J et al., 1991. Spatial variability in the sink for atmospheric carbon dioxide in the North Atlantic. *Nature*. T. 350, n° 6313, p. 50-53. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/350050a0](https://doi.org/10.1038/350050a0).
- WORDEN, Alexandra Z et al., 2003. Application of dilution experiments for measuring growth and mortality rates among *Prochlorococcus* and *Synechococcus* populations in oligotrophic environments. *Aquat. Microb. Ecol.* T. 30, n° 2, p. 159-174. Disp. à l'adr. DOI : [10.3354/ame030159](https://doi.org/10.3354/ame030159).
- YODER, James A et al., 1987. Spatial scales in CZCS-chlorophyll imagery of the southeastern US continental shelf 1. *Limnol. Oceanogr.* T. 32, n° 4, p. 929-941. Disp. à l'adr. DOI : [10.4319/lo.1987.32.4.0929](https://doi.org/10.4319/lo.1987.32.4.0929).
- YODER, James A et al., 1994. A line in the sea. *Nature*. T. 371, n° 6499, p. 689-692. Disp. à l'adr. DOI : [10.1038/371689a0](https://doi.org/10.1038/371689a0).
- YU, Xiaolong et al., 2019. Surface kinetic energy distributions in the global oceans from a high-resolution numerical model and surface drifter observations. *Geophys. Res. Lett.* T. 46, n° 16, p. 9757-9766. Disp. à l'adr. DOI : [10.1029/2019GL083074](https://doi.org/10.1029/2019GL083074).
- ZHANG, Yao et al., 2008. Comparative study of picoplankton biomass and community structure in different provinces from subarctic to subtropical oceans. *Deep-Sea Res. Pt. II*. T. 55, n° 14-15, p. 1605-1614. Disp. à l'adr. DOI : [10.1016/j.dsr2.2008.04.014](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.014).

ANNEXES

A. Mesures directes de la vitesse verticale de l’océan.

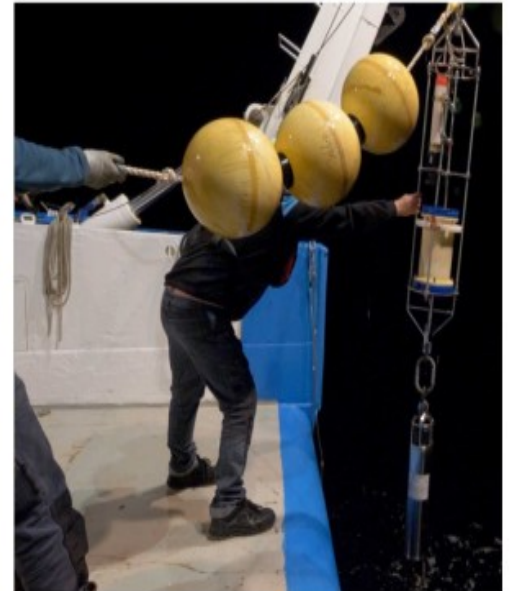
Comby, C., Barrillon, S., Fuda, J.-L., Doglioli, A. M., **Tzortzis, R.**, Gregori, G., Thyssen, M., Petrenko, A. A. Measuring vertical velocities with ADCPs in low-energy ocean. **2022**. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-21-0180.1>.

La connaissance des vitesses verticales est essentielle pour étudier la dynamique à fine échelle des couches superficielles de l’océan et comprendre leur impact sur la production primaire. Cependant, ces vitesses verticales ont longtemps été négligées, simplement paramétrées, ou considérées comme non mesurables, principalement en raison de leur ordre de grandeur ($\leq mm\ s^{-1} - cm\ s^{-1}$), généralement très inférieur à celui des vitesses horizontales ($cm\ s^{-1} - dm\ s^{-1}$), d’où l’enjeu de leur mesure *in situ*. Cet article présente une méthode de mesure directe des vitesses verticales à l’aide de données *in situ* provenant de différents ADCP associés à des sondes CTD. Les données analysées ont été collectées lors de la campagne FUMSECK, à partir de trois ADCP : deux ADCP classiques à quatre faisceaux, l’un descendu sur un carrousel et l’autre déployé en chute libre (FF-ADCP), et un Sentinel V (ADCP nouvelle génération à quatre faisceaux et un cinquième placé à la verticale), également descendu sur un carrousel. Les analyses fournissent des profils de vitesses verticales de l’ordre du $mm\ s^{-1}$, avec des écarts types de quelques $mm\ s^{-1}$. Bien que le cinquième faisceau du Sentinel V présente une meilleure précision que les ADCP conventionnels, la technique de chute libre fournit une mesure plus précise par rapport à la technique du carrousel. Pour conclure, cette étude ouvre la possibilité d’effectuer des mesures *in situ* simples et directes des vitesses verticales, en couplant la technique de la chute libre avec un ADCP à cinq faisceaux.

(a)



(b)



Crédit : Hubert Bataille

FIGURE 1. – Déploiement du FF-ADCP lors de la campagne FUMSECK.

Une nouvelle approche pour mesurer la composante verticale des courants océaniques : le VVP (*Vertical Velocities Profiler*). <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03575152>

En parallèle des techniques par ADCP mises en place durant la campagne FUM-SECK, un instrument de mesure directe des vitesses verticales, appelé VVP (*Vertical Velocities Profiler*, PIs : J.-L. Fuda, S. Barrillon) est actuellement en train d’être développé au MIO. Cette méthode est basée sur la différence de vitesse qu’il existe entre la vitesse verticale réelle W_r d’un planeur sous-marin (définie comme dP/dt , grâce aux mesures de pression effectuées par un capteur embarqué) et sa vitesse verticale théorique W_{th} extraite d’un modèle de vol. La vitesse verticale océanique W s’exprime alors comme étant égale à la différence $W = W_r - W_{th}$, en tout point de la colonne d’eau. Le VVP utilise un propulseur qui l’entraîne jusqu’à une profondeur prédéfinie (400 m actuellement). Une fois la profondeur atteinte, le propulseur est stoppé et l’instrument remonte alors lentement ($\approx 0.1 \text{ m s}^{-1}$) vers la surface sous le seul effet de sa flottabilité. Dans une eau au repos, l’équilibre mécanique entre la flottabilité et la traînée hydrodynamique se traduit par une vitesse verticale de remontée qui ne dépend que de la flottabilité du VVP, de sa géométrie et de la densité de l’eau de mer. Tout écart par rapport à cette vitesse théorique est alors interprété comme un signal de vitesse verticale océanique. Des essais en soufflerie, en bassin à la COMEX (<https://comex.fr/>, dernier accès 6 janvier 2023) et en mer sont mis en oeuvre depuis 2019 afin d’affiner la conception du prototype et d’établir définitivement les paramètres de son modèle de vol (Fig. 2).

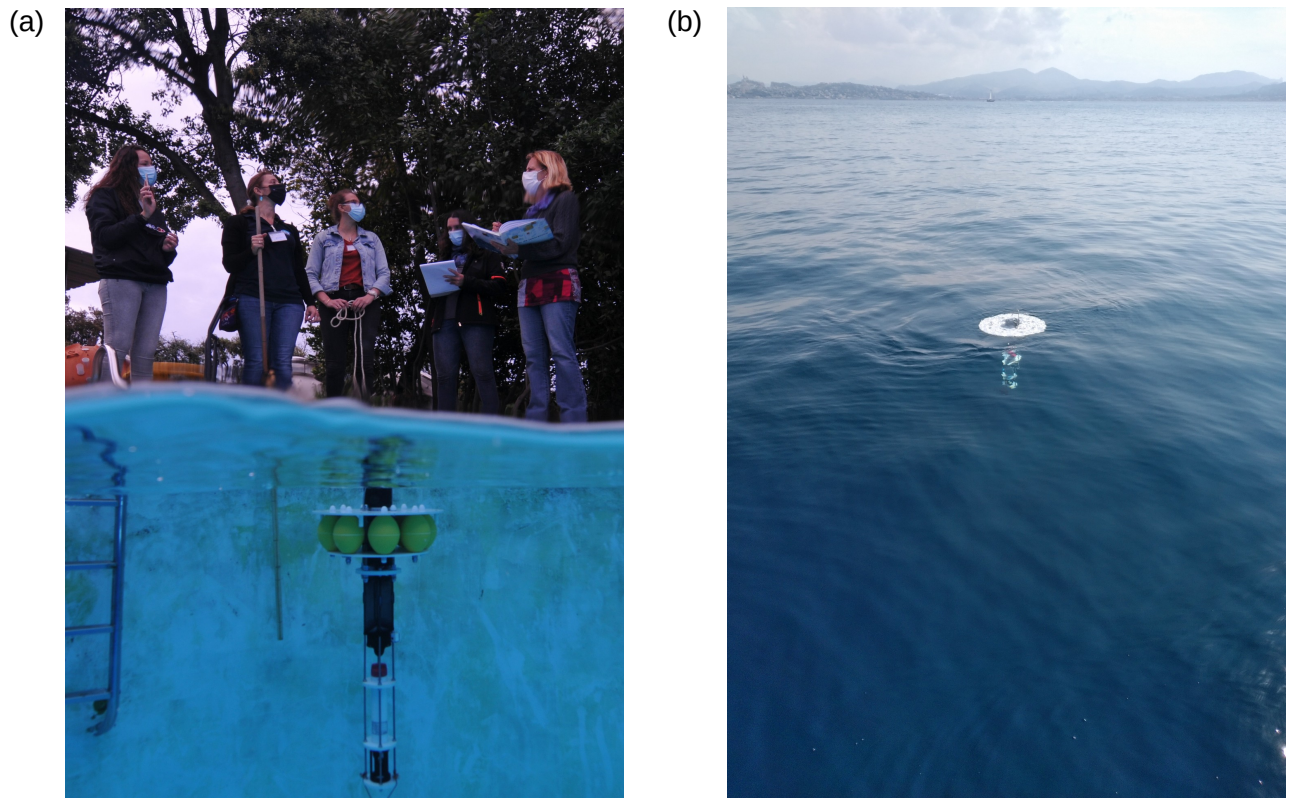


FIGURE 2. – Tests du VVP, en bassin à la COMEX (a) et en rade de Marseille (b).

B. Phytoplankton reaction to an intense storm in the northwestern Mediterranean Sea

Barrillon, Stéphanie et al., 2022. Phytoplankton reaction to an intense storm in the northwestern Mediterranean Sea. *In review in Biogeosciences*, p. 1-30. Disp. à l'adr. DOI : [10.5194/egusphere-2022-478](https://doi.org/10.5194/egusphere-2022-478)

L'étude des événements météorologiques extrêmes et de leur impact sur la physique et la biogéochimie des océans est un défi en raison de la difficulté de collecter des données *in situ*. Pourtant, des recherches récentes ont souligné l'influence majeure de tels événements de forçage physique sur les organismes micro-biologiques. De plus, de tels événements violents pourraient augmenter à l'avenir dans le contexte du changement global. En mai 2019, une tempête intense s'est produite en mer Ligurienne (mer Méditerranée nord-ouest) et a été enregistrée par la campagne FUMSECK. Des mesures multi-plateformes *in situ* (ADCP, TSG, fluorimètre, cytomètre en flux, MVP) ainsi que des données satellites et un modèle 3D atmosphérique ont été utilisés pour caractériser la dynamique à fine échelle se produisant dans la zone océanique impactée. La zone la plus touchée est marquée par une baisse de la température de l'eau (1 °C plus froide), et une augmentation d'un facteur 2 des concentrations en chlorophylle-*a* en surface et d'un facteur 7 des concentrations en nitrates. Nos résultats montrent que cette tempête a entraîné un approfondissement de la profondeur de la couche de mélange de 15 à 50 *m* et une dilution du maximum profond de chlorophylle. En conséquence, la biomasse de phytoplancton de surface de la plupart des groupes identifiés par cytométrie en flux automatisée a doublé. À l'inverse, le rapport carbone-chlorophylle du phytoplancton de la plupart des groupes a été divisé par 2, mettant en évidence des changements significatifs dans la composition cellulaire du phytoplancton. Ces résultats suggèrent que le rôle des tempêtes sur la biogéochimie et l'écologie en mer Méditerranée peut être sous-estimé, et mettent en évidence le besoin de mesures à haute résolution couplant physique et biologie, lors de ces événements.

Activités réalisées à bord du Téthys II (campagne FUMSECK 2019) :

- Participation aux réunions mensuelles pré et post campagne.
- Prise de note (Logbook campagne).
- Quart MVP.

C. Co-encadrements de stages de Master 2 au cours de la période de thèse.

2021 : Pierre Agius, Université de Toulon, Master Sciences de la Mer.

Étude de la circulation océanique dans le détroit de Gibraltar et en mer d'Alboran pendant la campagne PROTEVS-GIB 2020.

Co-encadrement avec Andrea Doglioli (MIO) et Lucie Bordoïs (SHOM).

Résumé rapport de stage :

Le détroit de Gibraltar connecte l'océan Atlantique et la mer Méditerranée. Il s'y produit ainsi des échanges entre les flux d'eau atlantiques et méditerranéens s'écoulant en sens opposé. La circulation océanique dans cette région est d'une grande complexité et est notamment influencée par des forts gradients de densité, une topographie abrupte et les cycles de marée. C'est dans ce cadre d'étude que s'est déroulée la campagne PROTEVS-GIB 2020 à bord de L'Atalante. L'utilisation de nombreux instruments pendant cette campagne a permis l'acquisition d'un large jeu de données, qui a été exploité au cours de ce stage. Les données hydrologiques récoltées ont été mises en parallèle avec les études de Naranjo et al. (2015) et Millot (2014) portant sur la répartition des masses d'eau atlantiques et méditerranéennes lors de leur traversée du détroit. Ces études présentent des idées différentes quant à la différenciation possible ou non des masses d'eau méditerranéennes après qu'elles aient franchi les seuils de Camarinal et Espartel. Les résultats de ce stage ont montré une altération des caractéristiques hydrologiques respectives des masses d'eau méditerranéennes à partir du seuil de Camarinal et s'intensifiant vers l'ouest. Ce phénomène ne permet plus l'identification et la différenciation des différentes masses d'eau avec la méthode utilisée. En revanche, il est possible d'observer des veines d'eaux aux caractéristiques hydrologiques distinctes, signifiant que le flux méditerranéen n'est pas homogène après la traversée du détroit. Les données hydrodynamiques de l'ADCP ont été utilisées afin de reconstruire les champs de vitesses horizontales en mer d'Alboran. La comparaison de ces données avec celles des bouées dérivantes et des satellites a montré une bonne cohérence et complémentarité entre ces trois types de données. Les données hydrodynamiques ont ainsi permis la visualisation de la circulation de l'*Atlantic Jet* et du gyre d'Alboran, qui sont les deux principaux acteurs de la dynamique en mer d'Alboran. Le travail effectué pourra se poursuivre avec une différenciation plus approfondie des masses d'eau. Il pose les bases d'une future exploitation des données de la campagne pour l'analyse de la dynamique associée aux processus de fine échelle et aux effets des ondes internes.

Activités réalisées à bord de l'Atalante (campagne PROTEVS-GIB 2020) :

- Traitement des données MVP avec les MVPtools (Matlab).
- Traitement des données Seasoar et ADCP (38 et 150 kHz) sur Matlab.

- Filtration de la chlorophylle de l'eau de mer contenue dans les bouteilles Niskin de la bathysonde et aussi de l'eau de mer prélevée directement au robinet du TSG pour pouvoir comparer avec la fluorescence mesurée par le Seasoar (réalisée en simultanément avec des prélèvements de salinité et de sels nutritifs).

Activités d'encadrements :

- Réunions hebdomadaires de suivi de l'avancement du travail.
- Support scripts Matlab pour le traitement des données.

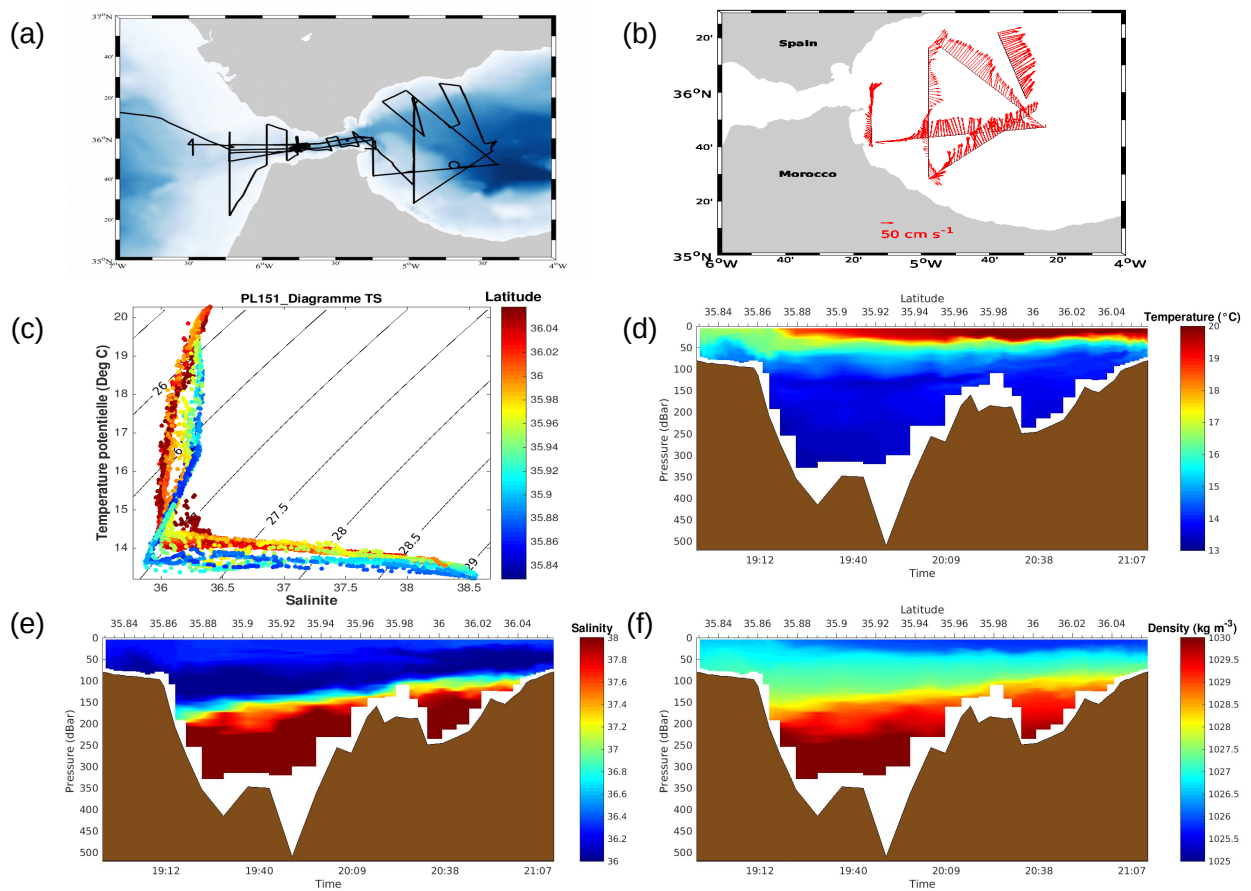


FIGURE 3. – Résultats préliminaires issus du traitement des données ADCP (b) et MVP (c, d, e, f), réalisés à bord de l'Atalante durant la campagne PROTEVS-GIB 2020 (a).

2022 : Laurina Oms, Aix Marseille Université, Master Sciences de la Mer.

Influence des structures physiques de fines échelles sur la répartition du phytoplancton au niveau des couches profondes.

Co-encadrement avec Andrea Doglioli (MIO) et Gérald Gregori (MIO).

Résumé rapport de stage :

La circulation océanique est un facteur important à prendre en compte dans la distribution des organismes phytoplanctoniques. Or le comportement de leurs communautés ont des conséquences majeures à l'échelle du globe. Les observations in situ par satellite ainsi que la modélisation numérique ont montré que la circulation océanique à fine échelle influence fortement la dynamique phytoplanctonique. La majorité de ces résultats concerne surtout la couche de surface. Cependant, le long de la colonne d'eau se forme des couches phytoplanctoniques où la production peut-être très élevée. Le coeur du travail présenté ici réside donc dans l'étude de ces couches profondes à fines échelles. Les données cytométriques et physiques des campagnes PROTEVSMED-SWOT (2018) et CALYPSO (2022) adoptant une approche Lagrangienne sont analysées. Les résultats montrent que les couches phytoplanctoniques profondes sont aussi forcées par le type de structure physique présente. De part et d'autre d'un front on observe une répartition bimodale des communautés phytoplanctoniques, alors que dans un tourbillon on observe une répartition en mosaïque des communautés phytoplanctoniques en surface comme en profondeur. Ces résultats témoignent de la finesse à laquelle il faut suivre les processus biologiques et physiques d'intérêts pour comprendre le fonctionnement du vivant, notamment dans un espace tridimensionnel.

Activités réalisées à bord du Pourquoi Pas (campagne CALYPSO 2022) :

- Collecte et traitement des données acquises avec le cytomètre en flux.
- Identification des groupes phytoplanctoniques à partir des données de cytométrie en flux.
- Suivi de l'évolution des abondances des groupes phytoplanctoniques.

Activités d'encadrements :

- Réunions hebdomadaires de suivi de l'avancement du travail.
- Aide pour l'analyse des données de cytométrie en flux.
- Support scripts Matlab pour le traitement des données.

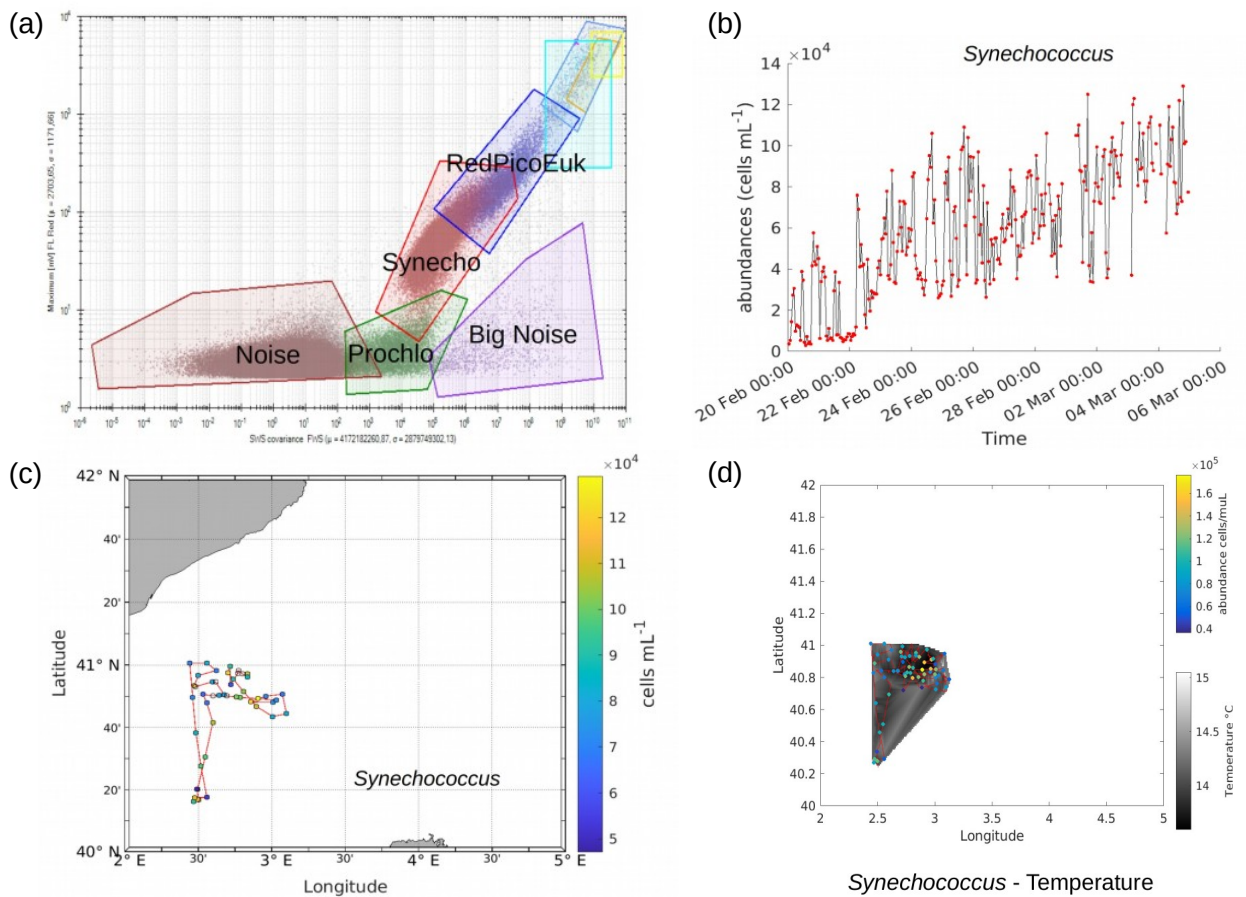


FIGURE 4. – Résultats préliminaires issus du traitement des données de cytométrie en flux, réalisés à bord du Pourquoi Pas, durant la campagne CALYPSO 2022. (a) Identification des groupes de phytoplancton. (b) Suivi temporel des abondances de *Synechococcus*, (c) Cartographie des abondances de *Synechococcus*, (d) Comparaison des abondances de *Synechococcus* avec la température de surface mesurée par le TSG.

2022 : Nathan Kientz, Aix Marseille Université, Master Sciences de la Mer.

Étude du couplage physique-biologie aux fines échelles par échantillonnage Lagrangien.

Co-encadrement avec Andrea Doglioli (MIO), Gérald Gregori (MIO) et Monique Mes-sié (MBARI).

Résumé rapport de stage :

L'étude du couplage physique-biologie à fine échelle est un enjeu majeur pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes. Les stratégies Lagrangiennes et notamment par modélisation permettent un point de vue plus large sur les zones observées *in situ* et sont une façon plus aisée d'étudier les interactions qui y règnent. Pour ce stage, un modèle à particules Lagrangiennes couplé à un modèle de croissance planctonique a été utilisé pour simuler les abondances mesurée *in situ* pendant la campagne PROTEVSMED-SWOT de 2018 et tenter d'expliquer l'influence de la physique et de la biologie sur la distribution phytoplanctonique horizontale observée. Pour se faire il a fallu adapter un modèle de croissance planctonique à la zone d'étude et trouver les relations entre les biomasses phytoplanctoniques observées et les paramètres du milieu pour pouvoir initialiser le modèle. Dans la configuration actuelle, il semblerait que l'advection seule puisse expliquer une partie non négligeable de la distribution des biomasses observée. Le couplage du modèle de plancton avec le modèle d'advection montre les limites du modèle de plancton utilisé, et en absence d'une relation forte entre le taux de croissance du petit phytoplancton et la température, la biologie couplée à l'advection ne permet pas d'expliquer une part plus importante de la distribution observée.

Activités d'encadrements :

- Réunions hebdomadaires de suivi de l'avancement du travail.
- Support scripts Matlab pour le traitement des données.

D. Appendices

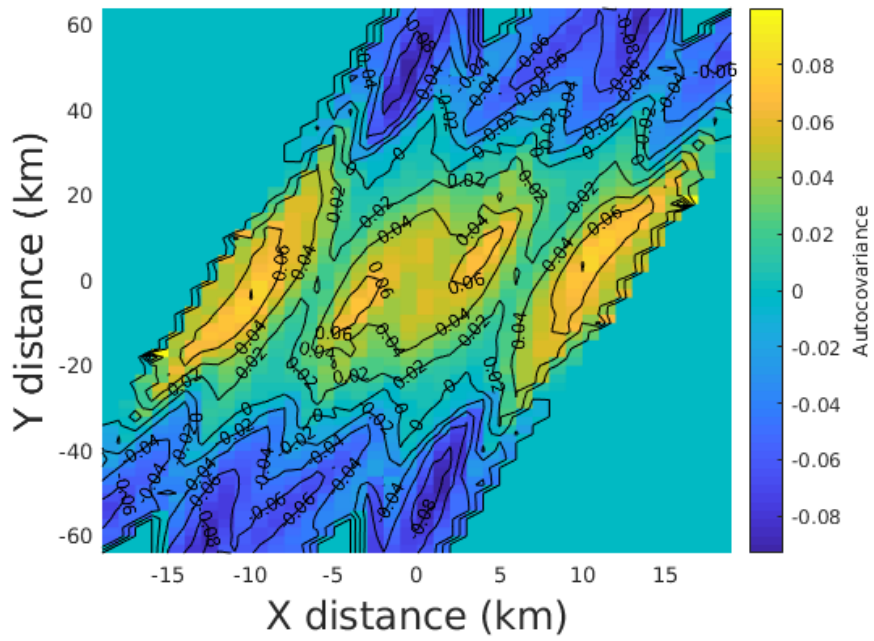


FIGURE 5. – Auto-covariance de la masse volumique à 25 *m*.

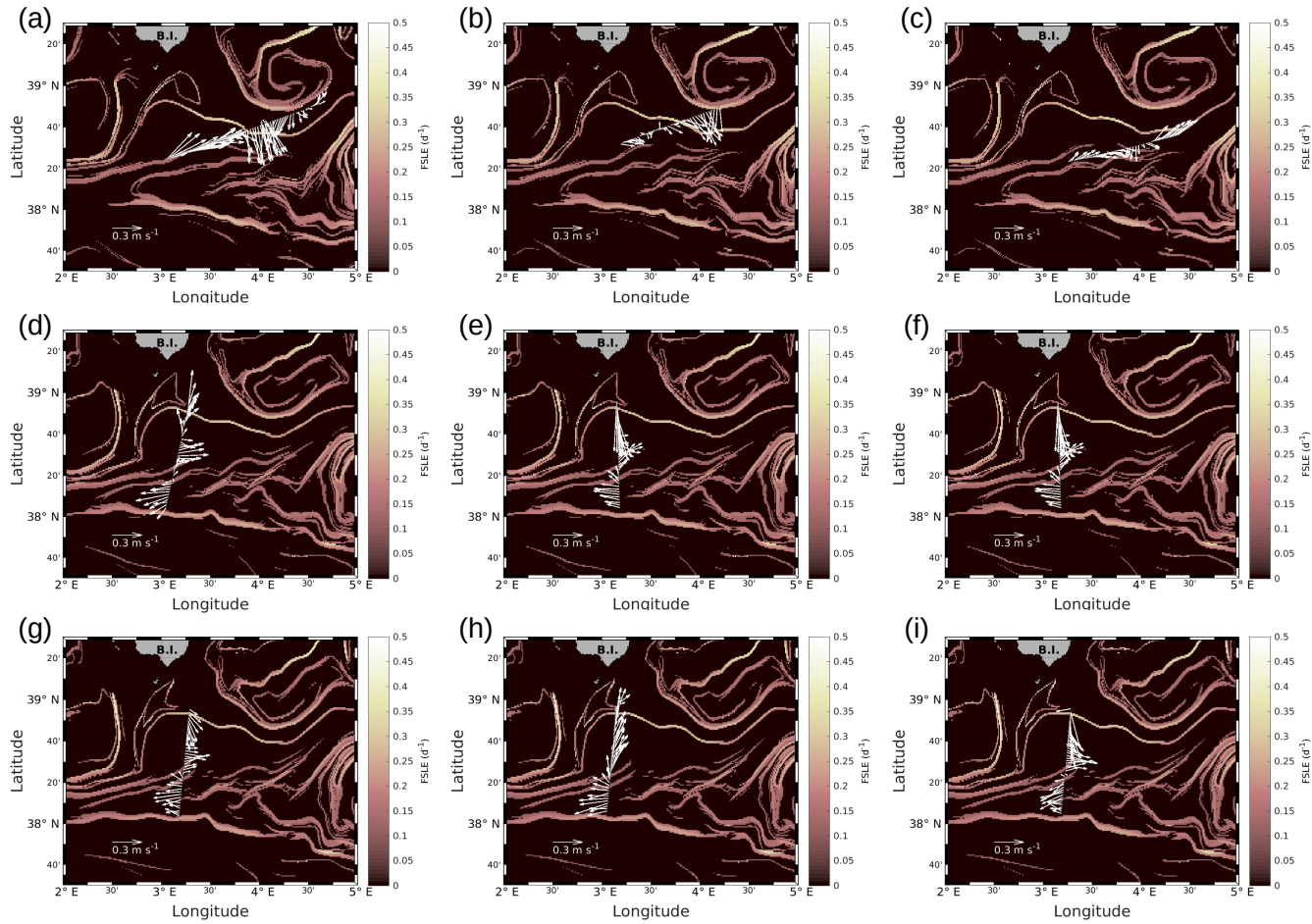


FIGURE 6. – Horizontal velocities measured by VMADCP, along transects of the WE hippodrome (a), (b), (c) and the NS hippodrome (d), (e), (f), (g), (h), (i).

(a) 8 May 12:50–9 May 00:30

(b) 9 May 09:00–9 May 15:30

(c) 9 May 16:50–9 May 23:45

(d) 11 May 02:00–11 May 08:40

(e) 11 May 10:00–11 May 16:45

(f) 11 May 17:55–12 May 00:50

(g) 12 May 01:50–12 May 08:20

(h) 12 May 09:30–12 May 16:40

(i) 12 May 17:30–13 May 00:20

The lines in bold correspond to the WE and the NS transects described in the manuscript, and also represented in Fig. 3.2. In our study, we have chosen to select transect (c) for the WE hippodrome, due to a lack of temperature and salinity data for the other transects of the WE hippodrome, resulting from technical problems with the Seasoar.

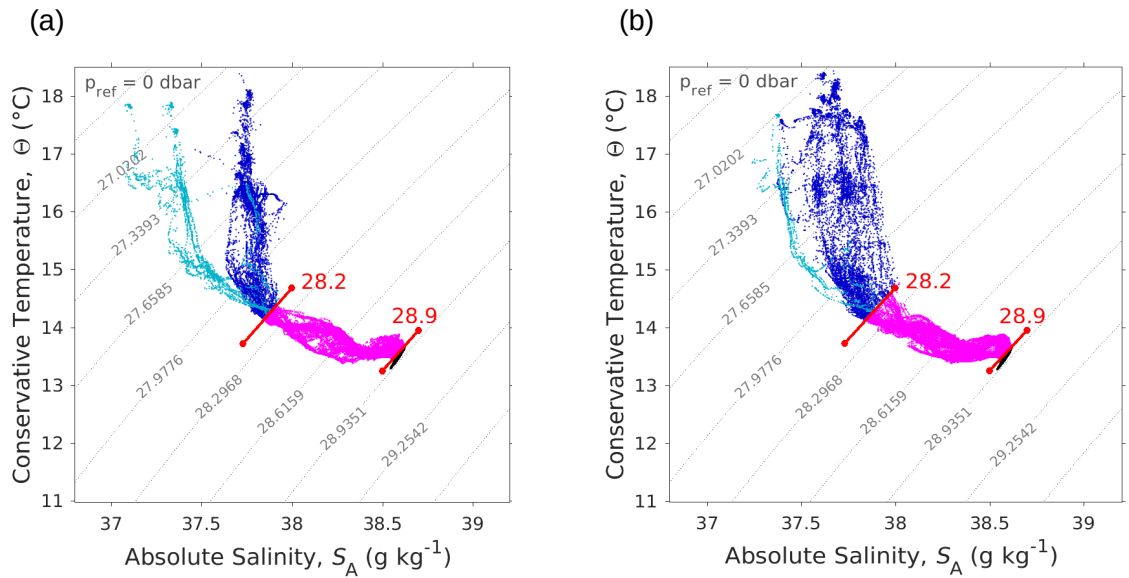


FIGURE 7. – Θ – S_A diagrams measured by the SeaExplorer glider along the outward route (a) : 6 May 2018 00:00–9 May 2018 21:00 UTC, and the return route (b) : 10 May 2018 00:00–13 May 2018 21:00 UTC. As in Figure 3.2, the "younger AW" is represented in light blue whereas the "older AW" is represented in dark blue. Intermediate water and deeper water are represented in pink and black, respectively. The isopycnals 28.2 and 28.9 $kg\ m^{-3}$, separating surface waters from deeper water, are also shown.

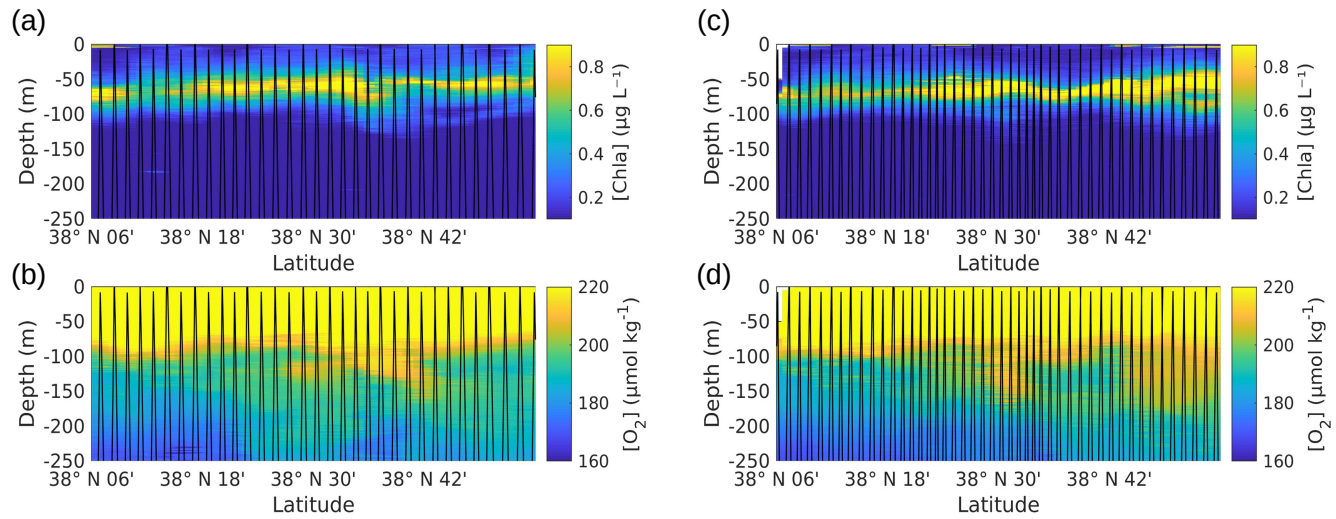


FIGURE 8. – Vertical profiles of [Chla] (a, c) and dissolved oxygen concentration (b, d), measured by the SeaExplorer glider, along the outward route (left) : 6 May 2018 00:00–9 May 2018 21:00 UTC, and along the return route (right) : 10 May 2018 00:00–13 May 2018 21:00 UTC. The SeaExplorer glider trajectory is depicted by the black lines. The data were selected between the surface and 250 *m* for a better visualization of the surface layer.

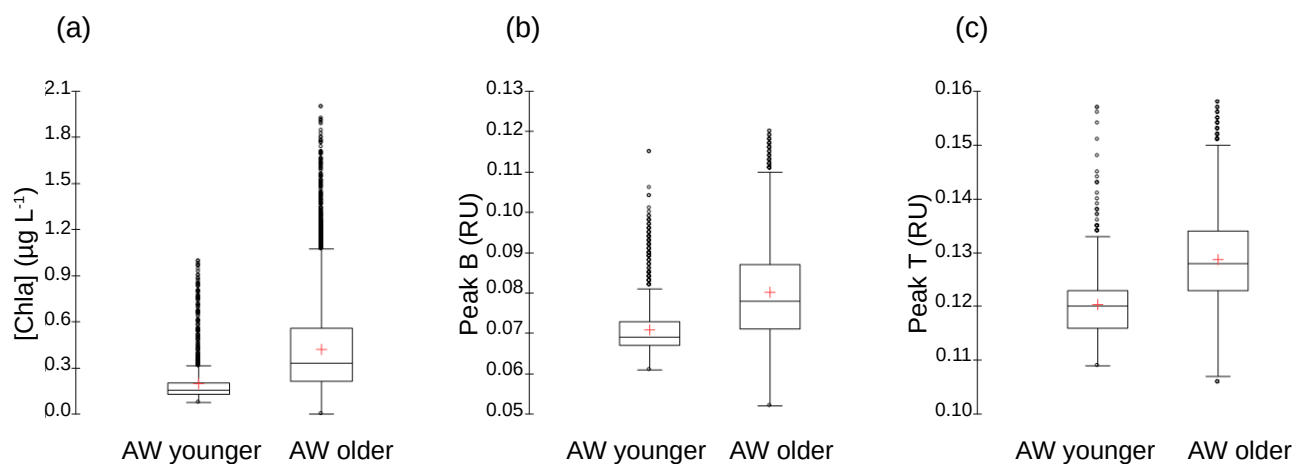


FIGURE 9. – Box-and-whisker plots for the comparison of (a) [Chla] (in micrograms per litre), (b) fluorescence intensities of tyrosine-like fluorophore (Peak B in RU) and (c) fluorescence intensities of tryptophan-like fluorophore (Peak T in RU) between "younger and older AW". The bottom and top of the box are the 25th and 75th percentiles, respectively, whereas the central line is the 50th percentile (the median), and the cross is the mean. The ends of the error bars correspond to the 10th percentile (bottom) and to 90th percentile (top). All the SeaExplorer glider transects are considered here (all data acquired from 6 to 15 May 2018). "Younger AW" corresponds to samples showing salinity between 37.20 and 37.84, and temperature between 14.5 and 17.4 °C (n = 1657). "Older AW" corresponds to samples with salinity between 37.82 and 38.14, and temperature between 14.0 and 18.3 °C (n = 11760). Mean values of Chla, Peak B and Peak T of "older AW" are significantly higher than those of "younger AW" (t-test, $p < 0.0001$).

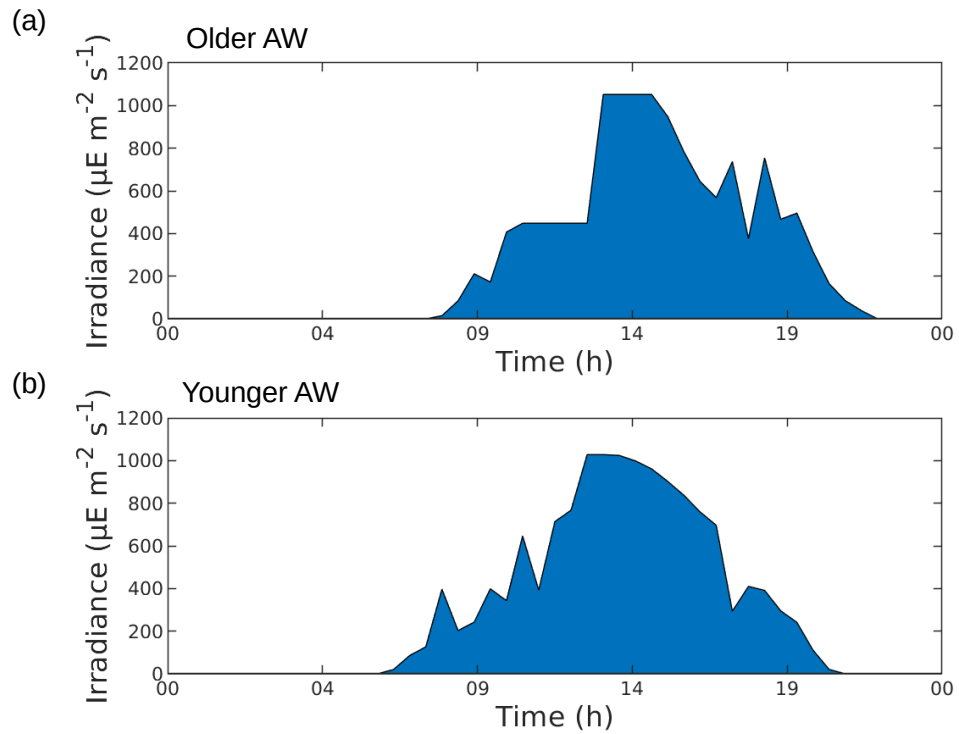


FIGURE 10. – Reconstruction of irradiance during 24 *h* in the older AW (a) and the younger AW (b). Computation of trapezoidal integration of irradiance, in the older AW, $E1 = 286 \mu E m^{-2} s^{-1}$ and in the younger AW, $E2 = 299 \mu E m^{-2} s^{-1}$.

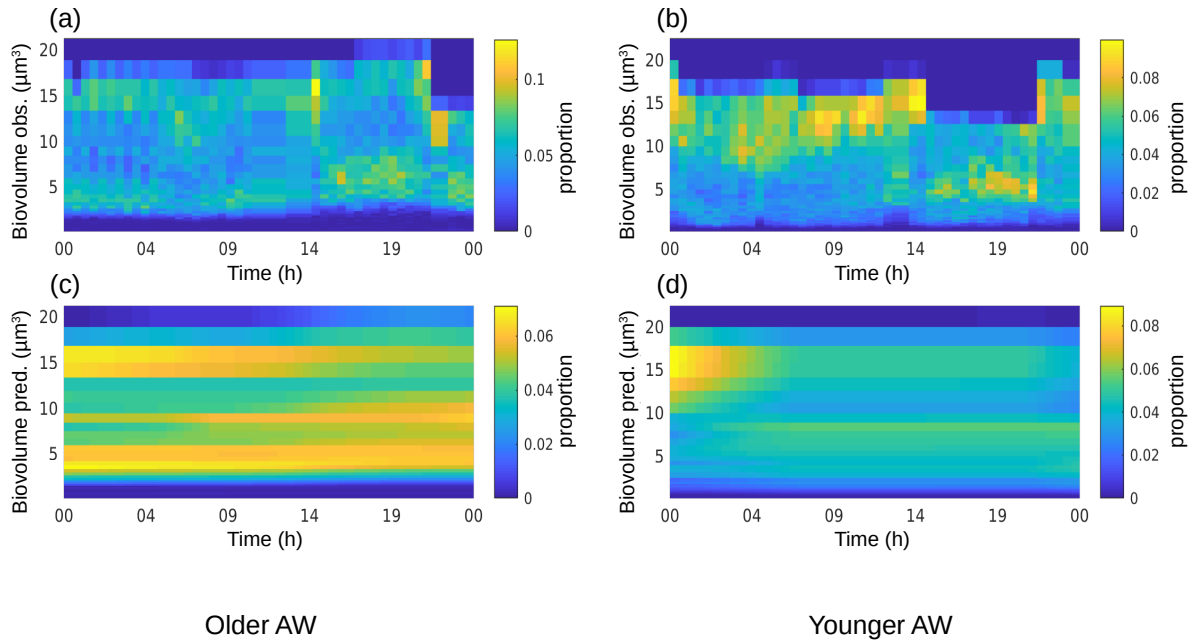


FIGURE 11. – Observed (a, b) and predicted (c, d) hourly normalized cell size distribution, i.e., biovolume (μm^3) for Pico1 in the older AW (a, c) and the younger AW (b, d), superimposed with the irradiance ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).