

Institut Pythéas Observatoire des Sciences de l'Univers Aix*Marseille Université



Rapport de stage de master 2

Master Océanographie spécialité Biologie Écologie Marine

Structure de la communauté ultraplanctonique en Méditerra-

née Nord-Occidentale en relation avec les caractéristiques

hydrologiques : Campagne OSCAHR

BONAL Mathias

Sous la direction de Gérald GREGORI & Melilotus THYSSEN

2 juin 2016

Table des matières

1.	Introduction					
2.	Matériel et Méthodes					
	2.1. Zone d'étude et méthodes d'échantillonnage					
	2.2. Analyse physique des structures hydrodynamiques traversées					
	2.3. Sels nutritifs					
	2.4. Cytométrie en flux					
	2.5. Représentations graphiques des données et analyses statistiques 10					
3.	Résultats 11					
	3.1. Présentation des conditions hydrographiques : stratégie adaptative pour étudier une structure					
	méso-échelle (du satellite et du modèle à <i>l'in situ</i>)11					
	3.2. Conditions hydrographiques en surface et aux stations fixes 15					
	3.3 Sels nutritifs : stations fixes					
	3.3. Composition et distribution de la communauté phytoplanctonique 17					
	3.4. Composition et distribution de la communauté planctonique hétérotrophe					
	3.5. Analyses statistiques					
4.	Discussion					
5.	Conclusion					
R	Références					

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Gérald Grégori et Melilotus Thyssen pour leur accompagnement, leur pédagogie et leur soutien tout au long de ce stage.

Merci également à Émilie Pasero et Tina Šilović pour m'avoir formé à la cytométrie en flux de laboratoire et aux analyses des données cytométriques.

Je remercie enfin chaleureusement le MIO pour m'avoir permis de réaliser ce stage, l'ensemble de l'équipe CYBELE pour son accueil, et tous mes collègues stagiaires ainsi que les membres du MIO qui m'ont apporté leur aide et leur soutien au cours de ces cinq mois.

1. Introduction

Le terme 'submésoéchelle' est utilisé pour les processus et dynamiques océanographiques caractérisés par des échelles horizontales inférieures au premier rayon de déformation baroclinique, c'est-à-dire de l'ordre de 1 à 10 km (Doglioli *et al.*, 2016). Les images satellites de haute résolution (température de surface, couleur de l'océan) montrent que l'activité à submésoéchelle dans l'océan superficiel est très énergétique et quasiment ubiquiste. La recherche récente, basée principalement sur des modèles numé-riques (*e.g.* Capet *et al.*, 2008), suggère que l'origine de la submésoéchelle est fortement liée aux mélanges induits par la mésoéchelle (10 à 100 km) et la genèse des fronts océaniques. Par conséquent, la dynamique à submésoéchelle est considérée comme un facteur-clé dans la régulation des processus biogéochimiques et écologiques (Chiswell, 2011 ; Lévy *et al.*, 2012). Par exemple, le fait de ne pas prendre convenablement en compte les changements régionaux de la structure et de de la biomasse de l'ultraphytoplancton à submésoéchelle (organismes unicellulaires photosynthétiques inférieurs à 10 µm de diamètre) peut énormément changer les estimations annuelles des flux biogéochimiques (Thyssen *et al.*, 2014), car le phytoplancton représente le premier maillon du réseau trophique.

À submésoéchelle comme à plus large échelle, les forçages physiques océaniques déterminent les régimes de nutriments et de lumière, et indirectement la composition et la productivité de la communauté phytoplanctonique (Cotti-Rausch *et al.*, 2015). Les structures hydrodynamiques à mésoéchelle telles que les fronts océaniques ou les tourbillons contrôlent la biomasse et la production primaire (McGillicuddy *et al.*, 1998). Ce sont des phénomènes ubiquistes dans les océans ; ils sont importants pour la dynamique des écosystèmes marins et des flux biogéochimiques, et ont une variabilité temporelle et spatiale très faible (Li *et al.*, 2012). La dynamique à submésoéchelle, générée par ces phénomènes, est donc intéressante à étudier car elle met en lien la physique océanique avec la biologie planctonique à cette petite échelle d'espace et de temps.

La mer Méditerranée apparaît comme une région idéale pour l'étude des relations physico-biologiques car différentes structures hydrodynamiques y surviennent à des échelles relativement restreintes, pour lesquelles il est possible de mesurer simultanément les paramètres physiques et biologiques (Claustre *et al.*, 1994 ; Vidussi *et al.*, 2001). De plus, cette mer est particulière car elle est en grande partie oligotrophe ; la région la plus oligotrophe de la Méditerranée est de loin le bassin Est, dans lequel la circulation thermo-haline et les processus physiques établissent des conditions de faibles concentrations en

nutriments et production primaire (Azov, 1986 ; Psarra *et al.*, 2000). Or, c'est en particulier dans les régions oligotrophes que les cellules phytoplanctoniques sont les plus petites, bénéficiant de fait d'un rapport surface/volume élevé et d'une meilleure flottabilité propices à un meilleur accès aux sels nutritifs (Thyssen *et al.*, 2009). L'un des intérêts de la présente étude est de caractériser la relation entre la structure et la dynamique du phytoplancton en relation avec une structure submésoéchelle dans la partie Nord-occidentale de la Méditerranée.

Il y a plusieurs raisons qui incitent à se focaliser sur le compartiment phytoplanctonique. C'est un acteur essentiel dans le cycle du carbone et il joue un rôle important dans les cycles biogéochimiques et les propriétés des masses d'eau telles que la turbidité ou la teneur en sels nutritifs (Chisholm, 1992; Agawin *et al.*, 2000). Il regroupe des milliers d'espèces qui se développent le plus souvent par simple division à un rythme d'environ une fois par jour, ce qui est extrêmement conséquent en comparaison avec les plantes terrestres (Margalef, 1978). Ces espèces peuvent doubler leur abondance à chaque cycle de 24 heures (Thyssen *et al.*, 2009), ce qui augmente d'autant plus leur rôle de moteur dans les cycles biogéochimiques. Ainsi, l'intérêt de les étudier à submésoéchelle est qu'à cette échelle le cycle cellulaire naturel est pris en compte, contrairement à la mésoéchelle (Thyssen *et al.*, 2009). Ces espèces ont la particularité de contenir des pigments photosynthétiques comme la chlorophylle *a*, ce qui permet de les détecter à l'aide de techniques utilisant la fluorescence ou bien avec des capteurs qui mesurent l'absorption de certaines longueurs d'onde par ces pigments, capteurs qui peuvent être déployés *in situ* ou bien installés sur des satellites. Cependant, la dynamique du phytoplancton à submésoéchelle ne peut s'étudier en considérant les données satellitaires de chlorophylle *a* comme seul proxy car le phytoplancton est composé de nombreuses espèces de tailles et de formes variables.

Comprendre les distributions et l'organisation des communautés phytoplanctoniques est essentiel car, si le phytoplancton ne représente qu'environ 0.2% de la biomasse photosynthétique planétaire, il contribue pourtant à environ 45% de la fixation de carbone atmosphérique annuelle sur Terre (Field *et al.*, 1998) : c'est le producteur primaire le plus important dans les océans. Par ailleurs, l'abondance et la structure communautaire (dominance de certains groupes sur d'autres par exemple) ont des effets importants sur les niveaux trophiques supérieurs et les cycles biogéochimiques majeurs (*e.g.* Falkowski *et al.*, 1998). Enfin, au sein de ce phytoplancton, la fraction du picophytoplancton présente un intérêt tout particulier. Elle comprend des microorganismes unicellulaires photosynthétiques dont la taille est inférieure à 2 µm et qui sont présents dans tous les océans. Parmi eux se trouvent les cyanobactéries des genres *Prochlorococcus* et *Synechococcus* (Partensky *et al.*, 1999) ainsi qu'un ensemble de divers eu-

caryotes unicellulaires photosynthétiques (picoeucaryotes) (*e.g.* Not *et al.*, 2007. Bien que le picophytoplancton semble apporter une contribution négligeable à l'export de carbone vers l'océan profond, il apporte en revanche une contribution considérable à la production primaire (Le Quéré *et al.*, 2005). C'est pourquoi, dans cette étude, une attention particulière sera portée à cette fraction de l'ultraphytoplancton.

La campagne océanographique OSCAHR (Observing Submesoscale Coupling At High Resolution), a pour objectifs scientifiques d'identifier et de caractériser une structure dynamique à submésoéchelle, et d'étudier son influence sur la distribution des éléments biogéniques ainsi que sur la structure et la dynamique des premiers niveaux trophiques associés. Sa méthodologie adaptative inclut l'utilisation de plateformes d'observation inédites pour échantillonner la couche de surface et subsurface de l'océan à haute fréquence temporelle et spatiale. La stratégie de la campagne océanographique OSCAHR utilise une approche basée sur l'analyse en temps quasi-réel des données venant à la fois de satellites et de la modélisation numérique, ceci afin d'identifier des particularités hydrodynamiques d'intérêt et de suivre leur évolution au cours du temps afin d'y guider le navire océanographique. Ensuite, une fois celui-ci sur place, les données physiques sont collectées par un panel d'instruments tels que MVP, CTD, fluorimètre (voir chapitre 2.2.). L'aspect biologique est étudié à l'aide de la cytométrie en flux conventionnelle et automatisée (voir chapitre 2.3.). Cette technique d'analyse a été choisie pour étudier le phytoplancton car elle donne des mesures rapides et quantitatives de particules microscopiques individualisées en suspension dans l'eau et permet une discrimination du phytoplancton en fonction de la taille et de la composition pigmentaire des cellules (e.g. Reckerman & Colijn, 2000). Pour finir, cette technique est idéale pour étudier la dynamique biologique à submésoéchelle car certains instruments automatisés permettent désormais de réaliser un échantillonnage et une analyse à haute fréquence, soit plusieurs fois par heure (Olson et al., 2003; Dugenne et al., 2014).

Cette étude a pour objectif de mettre en relation l'ensemble des données physiques obtenues à partir des modèles, des satellites et des instruments embarqués, avec les données biologiques de l'ultraplancton (organismes photosynthétiques et hétérotrophes inclus) obtenues par cytométrie en flux pour mieux appréhender l'influence d'une structure submésoéchelle sur ce compartiment biologique.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Zone d'étude et méthodes d'échantillonnage

Les résultats présentés dans ce rapport concernent le leg 2 de la campagne OSCAHR qui s'est déroulé entre le 3 et le 5 novembre 2015, en Méditerranée nord-occidentale (bassin Levantin) dans la zone du golfe de Gênes, à bord du navire de la Flotte Océanographique Française nommé *Téthys II*. L'échantillonnage a été réalisé selon un motif en forme de papillon, dans un quadrilatère défini par les stations 9 (43'44°N ; 8'21°E), 10 (43'59°N ; 8'40°E), 7 (43'54°N ; 8'59°E) et 5 (43'47°N ; 8'44°E) comme illustré sur la figure 1.



Figure 1 : Carte des positions des stations fixes avec trajet du *Théthys II*. Les diminutifs 'sta.' désignent les noms et positions des stations fixes.

Dans cette étude, deux stratégies d'échantillonnage ont été utilisées : (i) des mesures en continu à haute résolution (toutes les 20 minutes) effectuées par une série d'instruments (un cytomètre automatisé de type CytoSense[®] (Cytobuoy b.v.), une pocket Ferrybox (4H-JNA), une optode à oxygène dissous (Anderaa)), installés sur l'arrivée d'eau du thermosalinographe (TSG) du navire (avec un pompage de l'eau à 2 m de profondeur), et (ii) des mesures et des prélèvements discrets d'eau à des stations fixes correspondant aux changements de route du navire (fig. 1) entre la surface et 35 m de profondeur.

Pour l'échantillonnage aux stations fixes, un système de pompage appelé PASTIS HVR (Pumping Advanced System To Investigate Seawater with High Vertical Resolution) a été utilisé. Il se composait d'une pompe en Téflon[®] à bord connectée à un tube en polyéthylène immergé de 50 m dont l'extrémité était fixée au châssis d'une sonde CTD (SBE 19) équipée d'un fluorimètre et d'un turbidimètre. À chaque profondeur de prélèvement (tous les 2 m), le flux de pompage était réglé à 30 dm³.min⁻¹ pendant une minute afin de rincer au moins deux fois le volume total du tube. L'eau de mer était ensuite récoltée à chaque profondeur choisie (déterminée par le capteur de pression de la CTD) via une séparation du flux principal de circulation à un débit de 2 dm³.min⁻¹. Les temps de début et de fin d'échantillonnage ainsi que les paramètres de température, salinité et pression ont été enregistrés. Les échantillons utilisés pour l'analyse en cytométrie représentaient 960 mm³ d'eau de mer stockés dans des tubes de 1 cm³ dans lesquels avaient été injectés au préalable 40 mm³ d'une solution de glutaraldéhyde à 25% (concentration finale de 0.25%) afin de fixer et préserver les cellules planctoniques. Les échantillons ont ensuite été congelés dans de l'azote liquide à bord, et conservés dans un congélateur à -80 °C jusqu'à l'analyse au laboratoire à terre. Ces échantillons ont été récoltés au niveau de 7 stations fixes le long de 6 transects, environ tous les deux mètres, à des profondeurs allant de 0.89 m à 32.73 m à raison de 6 à 15 profondeurs différentes selon l'état de la mer. Les détails de prélèvement sont présentés dans le tableau 1.

Station	Transect	Date et heure de prélèvement	Coordonnées	Position
		(Temps local)		
5	T13	03/11/2015 15:17	8'44.812;	Centre 1
			43'47.853	
6	T14	03/11/2015 19:48	8'59.843;	Est 1
			43'53.804	
7	T14	04/11/2015 06:43	8'59.300;	Est 2
			43'54.343	
8	T16	04/11/2015 13:00	8'40.093;	Centre 2
			43'48.441	
9	T17	04/11/2015 17:42	8'21.369;	Ouest
			43'44.571	
10	T15	05/11/2015 06:26	8'40.716;	Nord
			43'59.595	
11	T18	05/11/2015 13:21	8'33.481;	Centre 3
			43'47.055	

Tableau 1 : Détails des prélèvements des stations fixes ; la colonne 'position' fait référence à la position de la station par rapport au schéma du 'papillon'.

En plus de ces échantillons discrets d'eau prélevés sur la verticale, des mesures ont été réalisées à haute résolution sur l'arrivée d'eau du TSG du navire (continu de surface) grâce à une série d'instruments automatisés capables d'échantillonner la surface (2 m) à haute fréquence. Les données de navigation ont été enregistrées en parallèle de manière à identifier la position géographique de chaque mesure. Ce système a permis de collecter l'eau de mer à 2 m de profondeur avec un débit de 60 dm³.min⁻¹ et comportait un cytomètre en flux automatisé pour l'analyse du phytoplancton et une Pocket FerryBox pour les mesures hydrologiques (température, salinité, pH, O₂ dissous, turbidité, fluorescence), en plus du TSG et du fluorimètre du navire.

2.2. Analyse physique des structures hydrodynamiques traversées

Les données de courantologie et hydrodynamisme de surface ont été obtenues par conjonction de différents instruments : un ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler, RDI Ocean Sentinel, 75 kHz) pour la mesure de la direction et de l'intensité des courants entre 18.5 m et 562.5 m, et des bouées dérivantes Lagrangiennes. Ces appareils ont permis de valider et compléter les données obtenues au préalable à terre par le satellite, les données radar et les modèles de simulation (MARS3D, http://www.previmer.org, et ECO3M, *e.g.* Lazure *et al.*, 2008).

Un MVP (Moving Vessel Profiler) tracté équipé d'un poisson à chute libre multi-senseur contenant une microCTD, un fluorimètre et un compteur de plancton à laser optique (fenêtre de détection de taille de particules : 100 à 1920 μ m) a été déployé le long de transects afin de réaliser des profils verticaux entre la surface et 300 m de profondeur. Un total de 448 immersions a été réalisé sur 366 km de trajet pour l'ensemble de la campagne (soit 55.7 heures de travail effectif).

2.3. Sels nutritifs

Les analyses des sels nutritifs aux stations fixes ont été effectuées sur un analyseur Technicon Autoanalyser[®] (SEAL Analytical) du plateau technique PAPB de l'équipe CYBELE du MIO, d'après la méthode décrite par Aminot & Kerouel (2007). Les limites de quantification étaient de 10, 20, 20 et 300 nM pour le NO₂⁻, NO₃⁻, PO₄³⁻, et Si(OH)₄ respectivement. Le nitrite n'étant pas détectable tel quel, sa concentration a été déterminée par la différence entre celle obtenue pour le nitrate et celle obtenue pour la combinaison nitrite + nitrate. Les masses d'eau verticales étant considérées homogènes en termes de nutriments, 3 mesures ont été effectuées : en surface, à la profondeur médiane (15 m en moyenne) et au fond de la colonne d'eau échantillonnée (30 m en moyenne).

2.4. Cytométrie en flux

Les analyses des échantillons discrets récoltés aux stations fixes ont été effectuées sur un cytomètre en flux analyseur FACSCalibur[®] (Beckton Dickinson) dans les locaux de la plateforme PRECYM de l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (<u>http://precym.com.univ-mrs.fr</u>). Le protocole de base est resté inchangé pour chaque échantillon analysé, chacun ayant servi deux fois pour l'analyse séparée du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes. Les échantillons ont d'abord été laissés à décongeler à température ambiante du laboratoire puis préparés pour l'analyse comme suit.

Concernant l'analyse du phytoplancton, 600 mm³ d'échantillon d'eau de mer récoltés pendant la campagne OSCAHR ont été complétés par l'ajout de 10 mm³ de billes fluorescentes de 2 µm de diamètre, obtenues à partir d'une solution mère diluée au 1/10^e (Fluoresbrite YG 2 µm, Polysciences Inc.). Elles permettent de repérer la limite de taille entre le pico- et le nanophytoplancton. Des billes de calibrage TC (TrucountTM, BD Biosciences) ont également été ajoutées en tant que standard interne, à la fois pour surveiller le débit de l'appareil et pour déterminer le volume exact analysé pour chaque échantillon. La vitesse d'analyse était réglée sur le mode HIGH de l'instrument (environ 100 mm³.min⁻¹) et le temps d'acquisition de 5 min.

Pour l'analyse des procaryotes hétérotrophes, la quantité d'échantillon d'eau de mer souséchantillonnée était de 300 mm³ (l'échantillon de départ a été dilué au 1/10^e, soit 30 mm³ d'échantillon et 270 mm³ de NaCl) auxquels ont été ajoutés 50 mm³ de TC, 5 mm³ de billes de 2 µm et enfin 2 mm³ d'une solution de SYBR Green II diluée au 1/10^{ème} dans de l'eau distillée (Molecular Probes[®]) pour visualiser ces bactéries qui sont dépourvues de pigments et ne fluorescent pas naturellement, contrairement aux cellules phytoplanctoniques possédant des pigments photosynthétiques. Après une incubation avec le SYBR Green de 15 min à l'obscurité, l'analyse par cytométrie est réalisée pendant 1 min et 30 s à vitesse MEDIUM (environ 60 mm³.min⁻¹). Dans l'instrument, les particules (cellules) sont séparées, alignées et conduites vers la source d'excitation grâce à un liquide de gaine composé d'eau distillée et de NaCl à 35 g.dm⁻³. Chaque particule traverse un faisceau laser bleu (488 nm) produit par un laser à gaz argon à refroidissement par air. Chaque particule a été caractérisée par cinq variables optiques : la diffusion aux petits angles (Forward Scatter, FSC), en relation avec la taille des particules ; la diffusion à 90° (Side Scatter, SSC), en relation avec la taille des particules ; la diffusion à 90° (Side Scatter, SSC), en relation avec la structure et la forme de la cellule ; enfin, trois intensités de fluorescence : la fluorescence rouge (> 650 nm) induite par la chlorophylle *a*, la fluorescence orange (564-606 nm) de la phycoéry-thrine et enfin la fluorescence verte (515-545 nm) produite par le colorant des acides nucléiques SYBR Green II. Le pilotage de l'instrument et la collecte des données sont réalisés à l'aide du logiciel CellQuest (BD Biosciences).

À la fin de chaque journée d'analyse, le débit du Calibur[®] est contrôlé en analysant 3 tubes contenant des restes d'échantillons aux vitesses HIGH puis MEDIUM pendant 3 minutes, en notant leur masse (en g) avant et après chaque analyse. Une pesée supplémentaire réalisée dans le dernier tube avant et après lui avoir prélevé 100 mm³ permet de déterminer la masse volumique de l'échantillon. La moyenne des différences entre les masses des tubes avant et après chacune des deux analyses rapportée à la masse volumique a permis de déterminer le débit moyen de l'instrument.

Afin de lire les fichiers de données de cytométrie et d'analyser les différentes populations planctoniques contenues dans chaque échantillon, le logiciel SUMMITTM v4.3 (Dako Colorado Inc.) a été utilisé. En effet, l'identification des différentes populations de l'ultraphytoplancton et des bactéries hétérotrophes est réalisée à partir de représentations graphiques à deux dimensions (cytogrammes). Les populations cytométriques sont définies par les cellules qui partagent des propriétés optiques de fluorescence et de diffusion similaires. Ainsi, pour l'ultraphytoplancton, cinq populations ont pu être déterminées : les cyanobactéries des genres *Prochlorococcus* et *Synechococcus* et les picoeucaryotes (< 3 μ m) constituent le picophytoplancton, et les nanoeucaryotes et cryptophytes constituent le nanophytoplancton (taille comprise entre 3 et 10 μ m). Comme les cryptophytes n'ont pas été soumises à d'autres analyses (biologie moléculaire) pour confirmer leur identification, cette population sera appelée 'crypto-like' dans ce rapport.

Le phytoplancton a donc été séparé en deux fractions dans cette analyse, la résolution du cytomètre ne permettant pas de voir des particules de diamètre supérieur à 10 µm car elles ne sont pas assez abondantes dans le milieu pour les compter précisément dans le volume d'échantillon analysé par le FACSCalibur[®]. Les cellules de *Prochlorococcus* sont caractérisées par une très faible fluorescence rouge et un faible signal de diffusion en relation avec leur faible taille (de l'ordre de 0,6 μ m de diamètre). Les *Synechococcus* sont caractérisés par la présence de phycoérythrine qui fluoresce dans l'orange suite à l'excitation par le faisceau laser bleu, et par un faible signal de diffusion en relation avec leur petite taille (de l'ordre de 0,8 μ m). Ces différences de fluorescence ainsi que leur faible signal de diffusion permettent de les séparer sur les cytogrammes comme deux populations distinctes. Les picoeucaryotes, plus gros et plus concentrés en pigments, se distinguent des cyanobactéries grâce à des intensités de fluorescence rouge et orange plus fortes ainsi qu'un signal de diffusion plus important. Les nanoeucaryotes se repèrent de la même façon.

En ce qui concerne les bactéries hétérotrophes, le marquage des acides nucléiques par le colorant fluorescent SYBR Green permet de mettre en évidence trois groupes principaux de procaryotes hétérotrophes : les bactéries relativement plus pauvres en acides nucléiques (LNA pour Low Nucleic Acid), les bactéries plus riches en acides nucléiques avec un plus faible signal de diffusion (HNA low SSC) et les bactéries plus riches en acides nucléiques avec un signal de diffusion plus élevé (HNA high SSC) ; par ailleurs un groupe caractérisé par des signaux de diffusion et de fluorescence vertes plus élevés que ceux des bactéries a été remarqué sur quatre stations. D'après la littérature (*e.g.* Rifà *et al.*, 2002), nous avons considéré qu'il s'agissait probablement de nanoflagellés hétérotrophes.

Les microorganismes étudiés ont une dynamique cellulaire naturelle à l'échelle de la journée, voire de l'heure. Par conséquent, les frontières de chaque région définissant les populations sur les cytogrammes sont variables suivant le moment du prélèvement dans la journée, et avec la profondeur pour le phytoplancton (photoacclimatation). Le cas échéant, ces régions ont donc été réajustées manuellement pour chaque échantillon analysé.

En plus de l'échantillonnage aux stations fixes pour l'analyse sur les profils verticaux de l'ultraplancton, un continu de surface a également été réalisé pendant la campagne OSCAHR à l'aide d'un cytomètre en flux automatisé CytoSense[®] (CytoBuoy b.v., Pays-Bas). Les échantillons de surface ont été analysés de manière automatisée toutes les 20 min (débit moyen de 430 mm³.min⁻¹, laser bleu 488 nm). Le liquide de gaine était de l'eau de mer pompée par l'appareil et auto-recyclée. Ce cytomètre automatisé est dévolu à l'analyse du phytoplancton et ne permet pas l'analyse des bactéries hétérotrophes.

Pour le continu de surface, l'analyse des données et la résolution des différentes populations ont été réalisés à l'aide du logiciel CytoClus[™] v3 ([©]2009 CytoBuoy b.v.). Les paramètres optiques observés

ont été les mêmes que pour le FACSCalibur[®] au laboratoire, en revanche il y a eu neuf groupes fonctionnels identifiés au lieu de cinq : *Prochlorococcus*, *Synechococcus*, picoeucaryotes, picoeucaryotes à haute fluorescence rouge (FLR), nanoeucaryotes 1 et 2, cryptophytes, microeucaryotes et microeucaryotes à haute fluorescence orange (FLO).

Les nombres de cellules de chaque population ont été déterminés à partir des statistiques des deux logiciels de cytogrammes et convertis en abondances cellulaires (cellules.cm⁻³) en tenant compte du débit du cytomètre et des différents facteurs de dilution selon la formule suivante :

abondance (population X) = $\frac{\frac{\text{nombre de points (X)}}{\text{temps d'acquisition (min)}} \times \text{facteurs de dilution}}{\text{flux moyen (}\mu\text{dm}^3.\,\text{min}^{-1}\text{)}}$

Les facteurs de dilution correspondent à ceux de l'échantillon, des billes et du glutaraldéhyde ; le nombre de points correspond à celui donné par le logiciel dans la population X. Le flux moyen est celui du cytomètre calculé comme indiqué précédemment.

Le Calibur[®] étant plus limité en débit d'analyse (0,5 cm³ contre 5 cm³ pour le CytoSense[®]), la gamme de détection a été arrêtée au nanophytoplancton dans notre étude. Les abondances des populations détectées par le CytoSense[®] appartenant au microphytoplancton n'ont donc pas été prises en compte.

2.5. Représentations graphiques des données et analyses statistiques

La représentation des données physiques, chimiques, et biologiques issues des profils verticaux, du continu de surface, des données satellitales ou de la modélisation a été réalisée à l'aide des logiciels MatLab (MathWorks[®]) et Sigma Plot (Systat Software, Inc.). Pour les analyses statistiques, le logiciel libre R (<u>https://cran.r-project.org/</u>) a été utilisé. Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été effectuée sur l'ensemble des stations (package FactoMinR) afin de visualiser la dispersion et les liens des groupes planctoniques, puis une Analyse Canonique des Correspondances (CCA) a été réalisée entre les données biologiques précédentes et les variables environnementales (température, salinité, fluorescence) afin de tester l'influence de celles-ci sur les groupes planctoniques (package vegan). Une deuxième CCA a été réalisée entre les mêmes données et les sels nutritifs.

3. Résultats

3.1. Présentation des conditions hydrographiques : stratégie adaptative pour étudier une structure méso-échelle (du satellite et du modèle à *l'in situ*)

Il s'agit de cibler et suivre une structure d'intérêt afin d'orienter la campagne sur la zone où cette structure est localisée : c'est l'objet de la stratégie d'échantillonnage Lagrangienne adaptative utilisée pour la campagne OSCAHR. Un aperçu de la combinaison des données satellites et des modèles prédictifs est représenté sur la figure 2.



Figure 2 : Représentation des données combinées entre les modèles et les satellites en amont du leg 2 d'OSCAHR. (A) Température de surface (au 30 octobre) de la zone quadrillée pour la recherche d'une structure particulière. Les points représentent les positions des lancers de MVP superposées aux traces des satellites Altika (en magenta) et Jason (en rouge). Les polygones noirs représentent les futurs trajets du navire pour le leg 1 (à gauche) et le leg 2 (à droite). (B) (C) (D) Données de chlorophylle *a* de surface. Le trait noir représente le trajet du navire.

La figure 2A montre clairement une zone d'eau froide en surface au nord-est (17 °C), qui se remarque sur les trois autres cartes par des concentrations de surface en chlorophylle *a* croissantes du 30 octobre au 1^{er} novembre (de 0.18 à 0.3 μ g.dm⁻³). Cette eau semble par ailleurs suivre un mouvement cyclonique

si l'on se réfère au déplacement du gradient de concentration croissante au fil de ces trois jours. Les données de déplacement des masses d'air de la figure 3 vont permettre d'appuyer cette observation.



octobre 2015 à 23:00 TL.

Au niveau de la zone particulière détectée grâce à la figure précédente, il y a eu un fort vent de nord-est dans la nuit du 31 octobre au 1^{er} novembre, ce qui a pu mettre en mouvement la masse d'eau identifiée. La météorologie a également mis en évidence de fortes précipitations (environ 500 mm) sur l'ensemble de cette zone dans les deux jours précédant le début du leg 2, soient le 1^{er} et le 2 novembre.

Le leg 2 de la campagne OSCAHR a donc été dirigée sur cette structure particulière localisée entre 44' et 43'30°N (du nord au sud) et entre 9' et 8'25°E (d'est en ouest). La figure 4 représente les données de courantologie et de conditions hydrographiques mesurées *in situ* afin d'appuyer et de préciser les observations faites sur cette zone.



Figure 4 : Représentation des courants de surface, des variations du niveau de la mer et du cisaillement vertical sur le leg 2 d'OSCAHR. La carte (A) représente la zone d'étude (rectangle rouge). Les cartes (B), (C) et (D) ont été construites par une combinaison de la Sea Level Anomaly (SLA, palette de couleur), de la Finite Size Lyapunov Exposant (FSLE, hachures grisées) et de l'Acoustic Doppler Current Profiler (ACDP, flèches rouges) à 27 m de profondeur. Elles illustrent respectivement la situation hydrographique le 3, 4 et 5 novembre 2015.

La structure particulière identifiée en amont est donc confirmée par les données physiques récoltées *in situ* lors du leg 2. On remarque le 3 novembre (Fig. 4B) une direction des masses d'eau nord-ouest – sud-est puis une recirculation cyclonique le lendemain (Fig. 4C), pour finir le 5 novembre (Fig. 4D) dans la même direction que le premier jour du leg 2. Ces résultats sont à compléter avec les mouvements verticaux représentés par la figure 5 ci-après.

Composante u d'ouest en est (m.s⁻¹)



Il est à noter sur la figure 5C et 5D une masse d'eau 'froide' (entre 15 et 16.5 °C, soit 1 à trois degrés de moins qu'en périphérie), dessalée (< 38.2) et située entre la surface et 30 m de profondeur, localisée au niveau du cœur du 'papillon' du trajet du *Théthys II*. Elle coïncide par ailleurs avec la zone où se trouve la recirculation cyclonique évoquée auparavant, qui correspond également à une remontée des isopycnes. Ces données physiques verticales et horizontales posent la question de savoir si, au niveau des stations concernées, les données biologiques montrent des particularités par rapport aux stations périphériques (voir partie 3.3).

3.2. Conditions hydrographiques en surface et aux stations fixes

Le TSG et le fluorimètre installés sur le continu de surface du navire permettent de mesurer les données de température, de salinité et de fluorescence le long de la route du navire, à partir d'un prélèvement d'eau en continu à 2 m de profondeur. La CTD et le tuyau de prélèvement installés sur le système PASTIS permettent d'obtenir les valeurs de température, salinité et fluorescence aux stations fixes lors des changements de cap du navire jusqu'à une profondeur de 30 m. Les mesures sur la verticale viennent compléter les résultats obtenus avec les données MVP, satellites et modèles, et à environner les mesures discrètes de biologie et de chimie effectués lors des prélèvements discrets d'eau pour des analyses ultérieures. Elles sont représentées sur la figure 6.



Cette représentation en trois dimensions permet de visualiser à la fois la distribution des trois paramètres sur le continu de surface, mais également en profondeur aux stations fixes. En ce qui concerne la température, la figure 6A montre le cœur d'eau froide au niveau des stations 5 et 8 et de la périphérie au niveau de la station 9, avec des valeurs de surface entre 16 et 16.5 °C (le reste étant au-dessus de 18 °C). Dans la surface de la colonne d'eau (0-30 m) de ces mêmes stations, à partir de 10-15 m ces valeurs diminuent clairement en-dessous de 16 °C pour atteindre les 14 °C à la profondeur maximale échantillonnée.

Les valeurs de salinité présentent une répartition similaire, bien que les écarts soient moins importants. La salinité de surface est minimale au niveau du cœur d'eau froide (38.2), en comparaison des autres stations (entre 38.25 et 38.3), la station 9 incluse. C'est ce que montre la figure 6B, avec une différence visible en surface mais plus ténue que pour la température. En revanche, on retrouve des valeurs significativement plus faibles de nouveau aux stations 5, 8, 9 et 11 avec des salinités de 38.05 à 38.15.

Enfin, les données de chlorophylle *a* montrent de même un profil particulier au niveau du cœur d'eau froide. En surface, la concentration en chlorophylle *a* est de 0.2 μ g.dm⁻³ soit 0.1 μ g.dm⁻³ de plus qu'ailleurs. Les valeurs augmentent de 0.25 à 0.4 μ g.dm⁻³ aux stations 5, 8, 9 et 11 à partir de 20 m de profondeur.

Les valeurs particulières retrouvées sur ces quatre stations coïncident avec la masse d'eau plus froide mise en évidence sur la figure 2A et 5C.

3.3 Sels nutritifs : stations fixes

Dans le cadre de ce stage, seules les données de sels nutritifs (nitrates, nitrites, silicates et phosphates) pour les stations fixes ont pu être utilisées car elles demeurent les seules analysées à ce jour. Le continu de surface ne sera donc pas considéré. Par ailleurs, les nitrites et phosphates étant à l'état de traces (valeurs inférieures au seuil de détection), la figure suivante ne représente que les nitrates et les silicates.



Figure 7 : Profils verticaux des sels nutritifs nitrates (à gauche) et silicates (à droite) sur le leg 2 de la campagne OSCAHR.

La figure 7 met en évidence les valeurs des stations 5, 8, 9 et 11 plus riches en sels nutritifs que les autres. Pour les nitrates, cela se voit surtout entre 15 et 30 m où la gamme de concentrations sur ces stations s'étend de 0.2 à 0.8 μ M alors qu'elle est inférieure à 0.2 μ M sur les autres. Pour les silicates, les mêmes profondeurs sont concernées et les valeurs sont d'autant plus distinctes : entre 1.4 et 1.8 μ M pour les quatre stations évoquées plus haut, et moins de 1.4 μ M sur les autres.

3.3. Composition et distribution de la communauté phytoplanctonique

Les cytogrammes obtenus à partir des analyses de chaque cytomètre utilisé facilitent l'identification des différentes populations du phytoplancton qui partagent des propriétés optiques similaires. La figure 8 donne un exemple de cytogramme utilisé pour identifier les différentes populations phytoplanctoniques à partir du CytoSense[®].



Figure 8 : Résolution par cytométrie en flux de la composition phytoplanctonique lors du continu de surface pendant la campagne OSCAHR. Les couleurs permettent de distinguer les différents groupes fonctionnels : *Prochlorococcus* (rouge), *Synechococcus* (bleu), picoeucaryotes (vert), picoeucaryotes à forte FLR (violet), nanoeucaryotes 1 (rose), nanoeucaryotes 2 (cyan), cryptophytes (vert clair), microeucaryotes (marron) et microeucaryotes à forte FLO (orange). Les points gris représentent du bruit. Les échelles sont en base logarithmique décimale.

Il a pu être identifié à partir de ces cytogrammes neuf populations distinctes (fig. 8). Les deux populations de microeucaryotes ne seront pas étudiées ici car comme indiqué dans le chapitre 2, la comparaison des données de cytométrie se restreint à la classe de taille de l'ultraphytoplancton (< 10 μ m). Ces mêmes populations d'intérêt ont été ciblées lors des analyses avec le FACSCalibur[®] et la figure 9 illustre un exemple de cytogramme utilisé pour leur identification.



Figure 9 : Résolution optique par cytométrie en flux des différentes populations ultraphytoplanctoniques observées pendant la campagne OSCAHR. (A) Diffusion aux petits angles *versus* diffusion à 90° (taille) afin de séparer les deux classes de taille phytoplanctonique. (B) & (C) Intensité de fluorescence orange *versus* rouge afin d'identifier les populations du pico- et du nanophytoplancton respectivement telles qu'indiquées sur la figure. Ces cytogrammes proviennent de l'échantillon numéro 4 de la station 9 pompé à 20.27 m de profondeur. Chaque variable est en unités arbitraires (ua) et l'échelle est logarithmique décimale.

La figure 9 présente moins de populations phytoplanctoniques que la précédente parce que le champ de détection du cytomètre a été restreint afin de ne visualiser que l'ultraphytoplancton. Ainsi, seulement cinq populations apparaissent.

À la suite des calculs d'abondance de chaque population observée aux figures 8 et 9, certaines populations identifiées à partir du CytoSense[®] ont été regroupées afin de pouvoir les comparer avec celles du Calibur[®] : il s'agit des picoeucaryotes et picoeucaryotes à haute FLR d'une part (regroupés en tant que picoeucaryotes) et des nanoeucaryotes 1 et 2 d'autre part (regroupés en nanoeucaryotes). Les résultats de ces comparaisons sont présentés figure 10.



Les valeurs des trois groupes composant le picophytoplancton (fig. 10A, B et C) ainsi que les cryptolike (fig. 10E) apparaissent homologues et donc comparables car elles ne présentent pas de différence significative (ordre de grandeur identique et distribution similaire sur l'ensemble des stations quel que soit le cytomètre utilisé). En revanche, les nanoeucaryotes apparaissent bien moins nombreux dans les analyses des profils verticaux que dans celles du continu de surface (entre 200 et 500 cellules.cm⁻³ dans le premier cas, le double dans le deuxième). Les crypto-like représentant, en termes d'abondance, une part infime de l'ultraphytoplancton (de l'ordre de la centaine de cellules.cm⁻³), la comparaison des distributions phytoplanctoniques a été réalisée sur les populations du picophytoplancton.

Les prélèvements le long du continu de surface et ceux réalisés sur la verticale aux stations fixes permettent de faire une cartographie des populations de microorganismes déterminées par cytométrie en flux. La figure 11 illustre de la même manière que la figure 6 les distributions de chaque groupe phytoplanctonique en trois dimensions.



Sur les parties (A), (B) et (C) de la figure 11, la zone du cœur d'eau froide et les stations 5, 8, 9 et 11 se démarquent. Les valeurs des profils des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes évoluent par ailleurs de façon inverse par rapport à celles des *Synechococcus*. En effet, les maximums d'abondances des *Prochlorococcus* (> 5×10^4 cellules.cm⁻³) et des picoeucaryotes (> 1500 cellules.cm⁻³) se trouvent aux stations 5, 8, 9 et 11 alors que pour les *Synechococcus* ces maximums sont localisés en périphérie du cœur d'eau froide et aux stations 6, 7 et 10 (> 2×10^4 cellules.cm⁻³), à partir de 10 à 15 m de profondeur. Il est à noter que les différences d'échelle illustrent bien le fait que les deux genres de cyanobactéries constituent la population dominante dans le 'pool' d'organismes de cet ultraphytoplancton.

Les profils des nanoeucaryotes et des crypto-like aux stations fixes seules sont présentés sur la figure 12.



Figure 12 : Distributions verticales des abondances des nanoeucaryotes (A) et des crypto-like (B) aux stations fixes lors du leg 2 de la campagne OSCAHR. Les points reliés avec un trait plein en (A) permettent de distinguer les stations avec un profil se démarquant des autres.

D'après cette figure, les crypto-like présentent des profils avec une grande variabilité d'abondance selon la profondeur échantillonnée ; par exemple pour la station 7, le minimum est de 20 cellules.cm⁻³ à 30 m et le maximum est de 120 cellules.cm⁻³ juste deux mètres plus haut. L'ensemble des profils de cette population reste toutefois assez hétérogène dans l'ensemble compte tenu du champ de valeurs obtenues. Chez les nanoeucaryotes en revanche, la figure montre que la station 11 est celle où les abondances sont les plus fortes en moyenne (> 400 cellules.cm⁻³ de la surface à 30 m). Par ailleurs, sur cette station ainsi que sur la 8, les abondances sont maximales en-dessous de 25 m (600 cellules.cm⁻³ pour la 11, > 650 cellules.cm⁻³ pour la 8).

3.4. Composition et distribution de la communauté planctonique hétérotrophe

Il convient de rappeler en premier lieu que cette communauté concerne l'ensemble des bactéries hétérotrophes, qui sont donc des cellules dépourvues de pigments naturels détectables tels quels par le cytomètre. De plus, les données présentées ici ne concernent que les stations fixes et il n'y aura de fait pas de comparaison avec le continu de surface. Mais ces données sont intéressantes car ce plancton hétérotrophe joue un rôle-clé dans la boucle microbienne pélagique de surface et subsurface, et dans la reminéralisation de la matière organique. Il convient de préciser avant d'aller plus loin que les organismes abordés en premier lieu dans cette partie, à savoir les différentes populations de 'bactéries' telles que dénommées dans ce rapport, constituent un groupe complexe paraphylétique de procaryotes dans lequel on retrouve aussi bien des archées que des bactéries, leur seul point commun étant l'absence de pigments. La figure suivante illustre un exemple de cytogramme utilisé pour leur identification.



Figure 13 : Résolution par cytométrie en flux de la composition du bactérioplancton lors de la campagne OSCAHR. (A) Diffusion à 90° *versus* diffusion aux petits angles (taille) ; permet la séparation des bactéries hétérotrophes avec les particules planctoniques plus grosses. (B) Intensité de fluorescence verte *versus* celle de la fluorescence rouge ; permet de discriminer les bactéries fluorescentes dans le vert par rapport au bruit et au phytoplancton. Elle montre également les nanoflagellés hétérotrophes (NFH). (C) Diffusion aux petits angles *versus* intensité de fluorescence verte ; permet d'identifier les populations de bactéries hétérotrophes. Ces cytogrammes proviennent de l'échantillon numéro 8 de la station 8 pompé à 15.85 m de profondeur. Chaque variable est en unités arbitraires (ua) et l'échelle est logarithmique.

Il a pu être identifié à partir de ces cytogrammes quatre populations distinctes (fig. 13) : les bactéries LNA (Low Nucleic Acid), HNA low et HNA high SSC (High Nucleic Acid à faible ou forte diffusion à 90°, respectivement) et un groupe de nanoflagellés hétérotrophes (NFH).



Les distributions verticales des HNA low et high SSC sont présentées sur la figure 14.

Figure 14 : Distributions verticales des HNA low SSC (à gauche) et high SSC (à droite) aux stations fixes du leg 2 de la campagne OSCAHR.

Les distributions des HNA low SSC apparaissent assez homogènes sur les cinq premières stations, avec des abondances comprises entre 2 et 4×10^5 cellules.cm⁻³ sur l'ensemble des profondeurs échantillonnées. La station 10 présente un profil similaire aux autres une fois passés les 10 m de fond et des abondances légèrement inférieures à 10^5 cellules.cm⁻³ au-dessus de cette profondeur. Enfin, la station 11 est celle qui se distingue le plus avec des valeurs égales ou inférieures à 10^5 cellules.cm⁻³ de la surface à 30 m de profondeur. Les distributions des HNA high SSC apparaissent elles aussi assez homogènes sur l'ensemble des stations (abondances comprises en moyenne entre 2 et 4×10^5 cellules.cm⁻³). Il n'y a que la station 10 qui présente un profil particulier entre 5 et 15 m de profondeur avec un saut des abondances entre 7 et 8.5×10^5 cellules.cm⁻³ sur cinq profondeurs.

Le groupe des LNA est représenté sur la figure 15 ci-dessous.



Figure 15 : Distributions verticales des LNA aux stations fixes sur le leg 2 d'OSCAHR. Les points reliés entre eux par des traits distinguent les stations ayant des profils particuliers par rapport aux autres.

Les stations 8 et 9 présentent des profils très distincts de la masse des autres : dans les premiers 15 m, les abondances des LNA sont supérieures à 10^6 cellules.cm⁻³ alors qu'elles sont toujours inférieures à 9×10^5 cellules.cm⁻³ sur toutes les autres. Il est à noter que les stations 5 et 11 suivent cette fois la tendance des autres stations et sont mêmes celles où les abondances sont minimales (autour de 4×10^5 cellules.cm⁻³).

Il reste à voir les distributions verticales des nanoflagellés hétérotrophes aux stations 8, 9 et 10. On ne remarque aucune présence de ce groupe en cytométrie classique (cytogrammes du phytoplancton) donc ces organismes ne comportent pas de pigments et ne sont par conséquent pas photosynthétiques. Ils ont par ailleurs une taille supérieure aux bactéries hétérotrophes d'après les cytogrammes et ils présentent une fluorescence lorsqu'ils sont marqués au SYBR Green donc ils contiennent de l'ADN. Ces informations, en plus de celles de la littérature (Rifà *et al.*, 2002), permettent de les assimiler à des nanoflagellés hétérotrophes. Cette dénomination désignera dans ce rapport un ensemble polyphylétique d'eucaryotes unicellulaires hétérotrophes possédant des undulipodiums et de taille inférieure à 10 μ m (Christaki *et al.*, 1999 ; Boudouresque, 2011). Leurs profils sont représentés sur la figure 16.



Figure 16 : Distributions verticales des nanoflagellés hétérotrophes aux stations fixes sur le leg 2 d'OSCAHR. La station 9 est la seule qui ne présente aucune abondance non nulle quelle que soit la profondeur.

Ces profils apparaissent très hétérogènes d'une station à l'autre : à la station 8 le groupe n'est présent que dans les premiers 15 m (environ 6×10^5 cellules.cm⁻³) puis disparaît, à la station suivante il reste entre 5 et 5.5×10^5 cellules.cm⁻³ de la surface au fond de la colonne d'eau, et enfin à la dernière station il n'apparaît qu'après 6 m et dépasse le million de cellules.cm⁻³ jusqu'à 17 m, chute à 10^5 jusqu'à 25 m et enfin remonte à 6×10^5 cellules.cm⁻³ jusqu'au fond. Finalement, le seul point commun entre ces stations est que leur maximum d'abondance se situe dans les 15 premiers mètres, à environ $5 - 6 \times 10^5$ cellules.cm⁻³ pour la 8 et la 9 (valeur constante pour cette dernière) et à environ 10^6 cellules.cm⁻³ pour la 10.

3.5. Analyses statistiques

Le choix de l'analyse statistique s'est porté sur l'AFC en premier lieu car l'intérêt était d'analyser la correspondance entre les différentes populations planctoniques (phyto- et bactérioplancton) et les stations (fig. 17).



Figure 17 : Analyse factorielle des correspondances entre les données des populations phytoplanctoniques et les stations du leg 2 d'OSCAHR. Les stations (en noir) sont dénommées STA5 à 11 et les populations Prochloro (*Prochlorococcus*), Synecho (*Synechococcus*), Picoeuca (picoeucaryotes), Nanoeuca (nanoeucaryotes) et Crypto.like (crypto-like). La correspondance entre les stations et les populations peut être décrite par le premier plan principal qui résume environ 99% de l'information globale. Cette AFC permet de séparer nettement deux groupes de populations. Au niveau des individus, il s'agit des stations 5, 8, 9 et 11 d'un côté et 6, 7 et 10 de l'autre ; au niveau des variables, il s'agit des *Synechococcus* du côté des stations 6, 7 et 10 et des autres populations de l'autre avec les stations 5, 8, 9 et 11. La contribution absolue la plus forte sur le premier axe factoriel (qui explique 97.68% de l'inertie) concerne les *Synechococcus* (69.13%) ; sur le deuxième axe (qui n'explique que 2.20% de l'inertie), la contribution majeure est pour les picoeucaryotes (77.59%), et la station 5 (55.45%).

Afin de comparer les données biologiques avec les variables environnementales (température, salinité et fluorescence) sur l'ensemble des stations du leg 2, le choix dans la suite des analyses statistiques s'est porté sur une CCA car cette analyse permet de croiser deux groupes de variables quantitatives (dans notre cas les abondances des populations planctoniques d'une part et les paramètres environnementaux d'autre part) appliquées sur les mêmes individus (dans notre cas les stations). La CCA effectuée dans cette étude est illustrée par la figure 18.



Figure 18 : Analyse canonique des corrélations entre les variables environnementales et les populations planctoniques. Les dénominations des stations (en noir) et des populations (en rouge) sont les mêmes que celles de la figure précédente ; les variables environnementales (en bleu) sont dénommées Temp (température), Sal (Salinité) et Fluo (fluorescence).

Afin de tester la fiabilité de cette CCA, un test de permutation a été effectué et s'est avéré significatif (pour 1000 permutations, on obtient une p-value << 0.05). La figure permet de faire ressortir le fait que la dispersion des *Synechococcus* est influencée majoritairement par la température et la salinité ; elle est par ailleurs inversement corrélée avec celle des *Prochlorococcus*. Enfin, les quatre stations remarquables sont de nouveau séparées distinctement des trois autres.

Les sels nutritifs n'ont été mesurés qu'à 3 niveaux aux stations fixes, et les analyses des échantillons du continu de surface n'ont pas encore été réalisées. Ils n'ont donc pas été pris en considération dans l'analyse statistique précédente. Pour étudier leur relation avec les variables biologiques, une seconde CCA a été réalisée en ne considérant que les profondeurs où ils ont été mesurés (fig. 19).



Figure 19 : Analyse canonique des corrélations entre d'une part les données des populations phytoplanctoniques et d'autre part les données des sels nutritifs, ces deux types de variables étant appliquées sur les individus que sont les stations du leg 2 de la campagne OSCAHR. Les stations (en noir) et les populations phytoplanctoniques (en rouge) sont dénommées de la même façon que sur la figure 14. Les variables environnementales (flèches bleues) représentent les nitrates (NO3) et les silicates (SiOH4).

Afin de tester la fiabilité de cette CCA, un test de permutation a été effectué et s'est avéré significatif (pour 1000 permutations, on obtient une p-value << 0.05). La figure permet de faire ressortir le fait que la dispersion ainsi que des *Prochlorococcus* et picoeucaryotes est influencée majoritairement par les nitrates et les silicates ; elle est par ailleurs inversement corrélée avec celle des *Synechococcus*. Enfin, les stations 5, 8, 9 et 11 sont de nouveau séparées distinctement des trois autres.

4. Discussion

Le leg 2 de la campagne OSCAHR était focalisé sur une zone qui présentait à ce moment-là une structuration hydrologique particulière, repérée par les données physiques obtenues en amont de la campagne (par les images satellites et les modèles) et confirmée *in situ* à partir des mesures par les instruments embarqués (MVP, sondes CTD, ADCP).

Les premières données physiques de surface (SST < 17.5 °C et chlorophylle $a > 0.2 \ \mu g.dm^{-3}$, fig. 2), horizontales (vent à 70 km.h⁻¹ et recirculation cyclonique, fig. 3 et 4) et verticales (composante u de 0.2 à -0.2 m.s⁻¹ d'ouest en est, fig. 5B), combinées aux fortes précipitations (500 mm) sur cette zone les deux jours précédant le leg 2, ont permis de cibler cette zone pour y diriger le *Théthys II*. Les mesures effectuées *in situ* par le MVP ont pu appuyer ces données en dévoilant deux types de mouvements horizontaux inverses de part et d'autre de la zone (fig. 5B) et en mettant en évidence, au cœur de la structure, une remontée d'eau plus froide (< 17 °C) et dessalée (< 38.2) qu'en périphérie. Les données récoltées par le 'TSG+' sur le continu de surface et par la CTD aux stations fixes sont venues confirmer la présence de ce cœur d'eau froide dessalée (mêmes valeurs que précédemment en surface, de 16 à 14.5 °C et de 38.15 à 38 entre 10 et 30 m de profondeur) et chargé en chlorophylle *a* (0.2 µg.dm⁻³ en surface, 0.4 µg.dm⁻³ à 30 m). C'est aux stations 5, 8, 9 et 11 que l'on retrouve ces valeurs remarquables en surface et en profondeur ; c'est aussi celles qui présentent les concentrations les plus fortes en nitrates (> 0.2 µM) et silicates (> 1.4 µM). Elles ont donc eu un intérêt à être comparées aux trois autres stations dans un deuxième temps en termes de distributions des différents groupes ultraplanctoniques définis par cytométrie en flux.

La mise en relation des distributions en trois dimensions de la température, de la salinité (fig. 6A et B) et des abondances des groupes picophytoplanctoniques (fig. 11) a fait ressortir un lien entre les conditions thermo-halines et les distributions d'abondances. Les Prochlorococcus et picoeucaryotes sont en concentrations maximales (respectivement de 6 à 9×10^4 cellules.cm⁻³, et > 1500 cellules.cm⁻³, de la surface à 30 m) aux stations 5, 8, 9 et 11. À l'inverse, les abondances des Synechococcus y sont plus faibles que celles des *Prochlorococcus* ($< 2 \times 10^4$ cellules.cm⁻³) alors qu'elles les surpassent aux stations 6, 7 et 10. Les abondances particulières de ces trois populations apparaissent donc comme une conséquence des observations de température et de salinité (fig. 6). On peut supposer en outre que les deux genres de cyanobactéries préfèrent des conditions différentes puisque le premier est plus abondant dans les eaux les plus froides et dessalées et le deuxième dans les eaux plus chaudes et salées en Méditerranée, d'après nos résultats ainsi que d'après Vaulot et al. (1990). D'autre part, la répartition des picoeucaryotes étudiés suit la tendance de celle des Prochlorococcus et ils auraient donc des préférendums similaires en termes de conditions thermo-halines, comme démontré par Bec et al. (2005). Ces hypothèses sont renforcées par les résultats de la CCA (fig. 18) qui montre une corrélation très forte entre la température et les Synechococcus d'un côté et les Prochlorococcus et picoeucaryotes à l'exact opposé, ces trois groupes étant opposés sur les axes de la figure. Bien que les abondances des Prochlorococcus et picoeucaryotes sont maximales aux stations les plus chargées en sels nutritifs, il est plus difficile de considérer ce paramètre comme influent au même niveau que la température et la salinité car il n'y a pas eu encore de comparaison possible avec les valeurs du continu de surface (analyses en cours). Toutefois la CCA de la figure 19 confirme qu'il existe tout de même une relation entre les nitrates et silicates et les variations d'abondances des groupes picophytoplanctoniques.

En ce qui concerne les nanoeucaryotes, l'influence de la température et la salinité apparaît moins directe car les distributions sont bien particulières aux quatre stations citées, mais en surface seulement (> 800 cellules.cm⁻³, fig. 10). Au niveau des stations fixes (fig. 12), seule la station 11 présente un profil remarquable (> 400 cellules.cm⁻³), ainsi que la 8 sur les deux dernières profondeurs échantillonnées (650 et 700 cellules.cm⁻³). Les abondances des cellules de type cryptophycées (crypto-like de la fig. 12) ne sont quant à elles pas spécialement affectées par ces conditions hydrographiques particulières (minimum et maximum compris en moyenne entre 40 et 100 cellules.cm⁻³ pour l'ensemble des stations). Enfin, ces deux populations n'apparaissent pas influencées par les pics de nutriments aux quatre stations remarquables (fig. 7 et 12), à l'exception peut-être des nanoeucaryotes aux stations 8 et 11 sur les derniers 15 m échantillonnés (légèrement visible sur la CCA fig. 19).

Concernant les bactéries hétérotrophes, la mise en commun des figures 6, 7 et 14 montre que les deux populations de HNA ne sont pas influencées par la température, la salinité et/ou les sels nutritifs puisque les stations 5, 8, 9 et 11 ne présentent aucun profil bien distinct des autres (abondances n'excédant pas 4×10^5 cellules.cm⁻³). Les LNA apparaissent influencées par les nutriments (mais pas par la température ni la salinité) puisque leurs abondances aux stations 8 et 9 se distinguent des autres au niveau des quinze premiers mètres où leurs abondances dépassent 10^6 cellules.cm⁻³. Pourtant, des régressions linéaires effectuées entre chaque population bactérienne et chaque sel nutritif ont montré que les abondances des bactéries ne sont pas corrélées aux concentrations de nitrates et de silicates ($R^2 \ll 0.1$, n = 27, p >> 0.1). Ces bactéries pourraient alors être d'origine allochtone et apportées par la recirculation cyclonique depuis la côte (fig.4C et 4D); elles peuvent aussi simplement être le fruit d'une augmentation des abondances des populations déjà présentes. Une hypothèse alternative serait de les considérer comme liées à la forte abondance des *Prochlorococcus* et picoeucaryotes aux stations 8 et 9 où elles utiliseraient leurs déchets pour leur métabolisme (elles pourraient être par ailleurs nitrifiantes), mais cette hypothèse est la moins plausible étant donné qu'elles ne sont pas fortement abondantes aux stations 5 et 11.

Les cellules de type nanoflagellés hétérotrophes n'étant observés qu'à deux stations remarquables sur quatre (stations 8 et 9, fig. 16), leur présence n'est pas directement liée aux conditions physiques de la zone étudiée. Par contre, leurs abondances vont de pair avec les concentrations en sels nutritifs évoquées plus haut et les sauts d'abondances du phytoplancton. Cependant, aucune analyse génétique ou moléculaire n'a permis de distinguer les espèces appartenant à ce groupe observé sur les cytogrammes ; ils peuvent être consommateurs de bactéries hétérotrophes ou de phytoplancton comme de sels nutritifs. Tout juste peut-on dire qu'ils trouvent probablement plus à se nourrir sur l'ensemble de la colonne d'eau analysée à la station 9 qu'à la 8. L'hypothèse des nitrates et silicates comme facteur reste cependant la moins plausible car leur concentration est maximale à 30 m sur les deux stations alors qu'à la 8 le groupe n'est plus détecté dans la deuxième moitié de la colonne d'eau échantillonnée. Quant à la station 10, au profil si particulier, son interprétation n'apporte rien à notre étude puisqu'elle ne fait pas partie des quatre stations remarquables (5, 8, 9 et 11). Pour conclure, la comparaison des données biologiques entre phytoplancton et bactéries n'apporte aucune conclusion significative. De plus, les conditions hydrographiques n'expliquent pas de manière directe les profils remarquables des bactéries et nanoflagellés hétérotrophes.

Cette étude a donc montré que les forçages physiques océaniques à submésoéchelle au niveau de la zone étudiée avaient un effet sur la variabilité d'abondance des différentes populations de phytoplancton, en particulier celles composant le picophytoplancton. Des études ont déjà démontré cet effet sur les abondances phytoplanctoniques, comme celles de McGillicuddy *et al.* (1998) et Cotti-Rausch *et al.* (2015). Cependant, il existe d'autres facteurs qui contrôlent cette variabilité (autres que la division et le cycle cellulaire) : le broutage, la chute de particules, la lyse virale, la lumière et la compétition pour les nutriments ; ces facteurs, bien que n'étant pas tous du domaine de la physique, sont tout de même en relation avec l'échelle que l'on considère et l'intensité des processus physiques environnants (température chaude ou froide, houle...). Cela résulte en des distributions hétérogènes (Fogg, 1991). Ces facteurs n'ont pas été mesurés lors de cette campagne et il aurait pu être intéressant de les avoir afin de déterminer la part d'influence de chacun d'eux sur la variabilité des abondances phytoplanctoniques et de la comparer à celle de la température, de la salinité et des sels nutritifs. Cependant, la quantification de certains, comme la compétition pour les nutriments par exemple, apparaît difficile à cause de la diversité spécifique importante contenue dans les différents groupes observés sur les cytogrammes.

Par ailleurs, les résultats ont montré que la température et la salinité avaient une influence sur les abondances des groupes phytoplanctoniques, en particulier à l'échelle du picophytoplancton. Morán *et al.* (2010) ont montré que la température peut expliquer à elle seule 73% de la variance dans la contribution relative des petites cellules à la biomasse phytoplanctonique totale, ce qui est en accord avec nos données d'abondances des cyanobactéries et nos tests statistiques. De plus, l'équipe de Denis *et al.* (2010) a trouvé une relation significative entre les picoeucaryotes et la salinité en comparant la Méditerranée est et ouest. La zone de notre étude se trouvant en Méditerranée occidentale et les abondances des picoeucaryotes observées étant maximales (> 1500 cellules.cm⁻³) aux stations avec les plus faibles salinités (< 38.2, sta. 5, 8, 9 et 11), nos résultats coïncident avec la relation démontrée dans leur article. Enfin, la dynamique des *Prochlorococcus* n'est pas la même en Atlantique Nord (Morán *et al.*, 2010) et en Méditerranée (dans notre étude ils sont dominants sur les *Synechococcus* à moins de 17 °C alors que c'est l'inverse en Atlantique Nord) donc cela confirme que la zone et l'échelle considérées sont importantes, et qu'il existe sans doute des écotypes différents ayant des exigences différentes, en termes de conditions thermo-halines et trophiques, entre ces deux océans.

Moore et al. (2002) ont décrit deux écotypes de Prochlorococcus, le premier adapté à beaucoup de lumière, et l'autre plus sciaphile. D'après ces auteurs, le premier écotype prédomine dans les eaux de surface pauvres en nitrates où il surpasse en termes d'abondance les Synechococcus. Dans leur expérience, aucun Prochlorococcus n'a poussé sur du NO₃, alors que dans la nôtre leur abondance est maximale en présence d'une concentration en NO₃ supérieure à 0.2 µM. Mais cela peut sans doute s'expliquer plus par la température et la salinité donc ce n'est pas forcément en contradiction avec cette conclusion. Quoi qu'il en soit, les Prochlorococcus étudiés ici ne sont probablement pas du premier écotype. Synechococcus possède également une particularité notable : en effet, lorsqu'il est privé d'azote, il est capable de dégrader ses pigments de phycoérythrine et de s'en servir comme source d'azote interne (Wyman et al., 1985). On peut donc supposer que cela explique pourquoi ce genre est dominant par rapport aux Prochlorococcus aux stations les plus pauvres en nutriments. Parmi ces derniers, l'azote est un nutriment fondamental limitant pour la production primaire dans beaucoup de systèmes marins, notamment les régions oligotrophes tropicales et subtropicales (O'Neil, 1999), comme c'est le cas en Méditerranée dans la zone étudiée. En outre, Krause et al. (2009) ont montré que le phytoplancton peut répondre rapidement à l'introduction de nutriments dans son milieu. D'après nos résultats, l'ensemble des populations phytoplanctoniques étudiées voit leurs abondances augmenter lorsque la concentration en nitrates et silicates augmente également. L'article écrit par Le Quéré et al. (2005) donne pour explication à ces réponses biologiques rapides le fait que les organismes du picophytoplancton (qui sont ceux qui répondent le plus dans notre étude) ont de fortes affinités avec les sels nutritifs en raison d'un plus grand rapport surface/volume. Ces réponses peuvent aussi impliquer des interactions trophiques complexes avec la boucle microbienne pélagique d'après Thingstad et al. (2005). En ce qui concerne la taille des cellules picophytoplanctoniques en revanche, les nutriments inorganiques auraient un rôle négligeable dans le contrôle direct de ce paramètre (Davey *et al.*, 2008); c'est donc bien en termes d'abondances qu'ils auraient une influence. Ainsi, les données de nutriments et d'abondances obtenues sont en corrélation avec les conclusions de la littérature et de la CCA effectuée (fig. 19) ; pour la seule référence qui montre des résultats contraires (Moore et al., 2002), rien ne permet de dire qu'il n'y a que le seul facteur des sels nutritifs qui a influencé l'abondance des *Prochlorococcus*. Enfin, ne disposant que du nitrate et du nitrite dans nos analyses, il aurait été intéressant d'avoir également les concentrations en ammonium pour voir sous laquelle de ces trois formes l'azote est le plus limitant pour le phytoplancton, mais les analyses n'ont pas encore été faites.

La cytométrie en flux de cette étude s'est focalisée sur l'ultraphytoplancton car il représente la fraction phytoplanctonique dominante en termes d'abondances cellulaires quelle que soit la station ou la position du continu de surface. En outre, les cyanobactéries identifiées sont largement dominantes (entre 1 et 9×10^4 cellules.cm⁻³) sur les autres groupes (de l'ordre de 10^3 , 10^2 et quelques dizaines de cellules.cm⁻³ pour les picoeucaryotes, nanoeucaryotes et crypto-like, respectivement) composant cet ultraphytoplancton (fig. 10 et 11). Ces données confirment les conclusions selon lesquelles l'ultraphytoplancton représente la production primaire dominante dans les eaux oligotrophes, et que ces deux cyanobactéries sont les principaux organismes composant cet ultraphytoplancton, avec une dominance des Synechococcus sur les Prochlorococcus (Martin, 1997; Casotti et al., 2003). Par ailleurs, dans la classe de taille du picophytoplancton, les abondances des cyanobactéries des genres cités plus haut peuvent aller jusqu'à 10⁴ cellules.cm⁻³, et *Synechococcus* domine dans les couches de surface pendant les périodes de stratification à la station DYFAMED (Marty & Chiavérini, 2002), proche géographiquement des stations du leg 2 d'OSCAHR. Les valeurs obtenues par la cytométrie en flux sont dans cet ordre de grandeur et on a bien dominance des Synechococcus sur les stations 'stratifiées' (non concernées par la recirculation cyclonique et la remontée d'eau dessalée, soit 6, 7 et 10). Il y a peu de matière de comparaison pour les nanoeucaryotes, mais par contre d'après Vidussi et al. (2001), les cryptophytes sont généralement abondantes quand les diatomées le sont aussi, comme lors des blooms de fin d'hiver et de printemps. Dans notre cas les crypto-like représentent la population la plus rare, ce qui est conforme à ces résultats puisque la campagne OSCAHR a été réalisée en automne. Finalement, les données d'abondance obtenues dans notre étude sont bien en accord avec celles de la littérature, de même que la dominance des Synechococcus sur les Prochlorococcus. Le fait que les différentes fractions du phytoplancton étudiées ici puissent coexister sur les mêmes ressources pourrait s'expliquer par leurs temps de génération très court (Hutchinson, 1961). Il serait en outre intéressant d'étudier la faune zooplanctonique aux stations où les Prochlorococcus sont particulièrement abondantes pour voir si l'abondance et la diversité des bactérivores (flagellés, ciliés, gélatineux...) est plus importante qu'aux autres stations.

Azam et al. (1983) ont montré que la biomasse bactérienne était liée à la concentration en phytoplancton et que 10 à 50% du carbone fixé par la photosynthèse était consommé par les bactéries hétérotrophes. Nos résultats montrent que lorsque les groupes phytoplanctoniques sont plus abondants à certaines stations qu'aux autres, les LNA le sont également. Par ailleurs, d'après ces mêmes auteurs, le nombre de bactéries libres est contrôlé par les nanoflagellés hétérotrophes, et dans notre cas c'est précisément aux stations où ce groupe est détecté par cytométrie que l'on observe des abondances bactériennes plus fortes (maximums de LNA sta. 8 et 9, et pic de HNA high SSC entre 5 et 15 m sta. 10 aux mêmes profondeurs que le pic de nanoflagellés hétérotrophes à la même station). Enfin, d'après Siokou-Frangou et al. (2010), la production primaire représente une source importante de carbone organique dissous pour le bactérioplancton ; la disponibilité en nutriment inorganiques, et en particulier le phosphate, est un facteur crucial qui pourrait limiter la production bactérienne. Dans notre cas, le phosphate est en concentrations très faibles et pourtant les bactéries sont abondantes partout. Néanmoins, le rapport N/P calculé pour chaque profondeur et chaque station se situe entre 1.6 et 9.1, ce qui est bien inférieur au rapport de Redfield (N/P = 16) ; si l'on combine ce résultat avec l'hypothèse selon laquelle les concentrations en phosphates sont faibles parce que ces derniers sont consommés par les bactéries, on peut affirmer que ce nutriment est effectivement limitant pour la production bactérienne.

Pour finir, cette étude a montré que le fait d'utiliser la technique de la cytométrie en flux présente des avantages qui la rendent fiable et efficace pour caractériser la dynamique planctonique à submésoéchelle. Elle a d'abord l'avantage de donner rapidement des informations quantitatives sur la composition et la distribution des communautés phyto- et bactérioplanctoniques en analysant de très petits volumes, bien que la limite fixée pour séparer le pico- et le nanophytoplancton est à l'origine purement basée sur des porosités de filtres (Sieburth *et al.*, 1978) et n'a rien de biologique (plutôt un continuum de tailles). Par ailleurs, dans notre cas, le cytomètre automatisé a permis de réaliser une analyse toutes les vingt minutes à partir d'un pompage en continu et en surface (2 m de profondeur), ce qui correspond à une analyse en temps réel résolvant la submésoéchelle. De plus, pour compléter les mesures de surface aux stations fixes, l'échantillonnage a pu être réalisé à haute résolution le long de profils verticaux avec un pompage tous les deux mètres en moyenne sur les 30 premiers mètres de la colonne d'eau.

Elle demeure donc une méthode d'analyse biologique efficace et elle ouvre la voie à des perfectionnements dans les prochaines campagnes afin d'avoir des résultats encore plus résolutifs et couvrant une échelle plus importante, par exemple un échantillonnage vertical sur 100 m au lieu de 30. Enfin il serait judicieux, pour mieux appréhender l'influence de la physique submésoéchelle sur la dynamique des différents groupes, de réaliser une campagne océanographique pluridisciplinaire où le navire dériverait (guidé par les données satellites et la modélisation) avec les masses d'eau d'une structure submésoéchelle bien identifiée pendant plus de 24h de manière à pourvoir mieux caractériser, grâce à la haute fréquence, les cycles cellulaires sur des cycles complets, et ce à différentes localisations de la structure (à l'intérieur, à l'extérieur, dans le jet).

5. Conclusion

Cette étude a eu pour objectif de comprendre l'influence des événements physiques océaniques intervenant à submésoéchelle sur les assemblages planctoniques (phytoplancton et procaryotes hétérotrophes), en se basant sur l'analyse des données récoltées pendant la campagne océanographique OS-CAHR, qui s'est déroulée du 1^{er} au 8 novembre 2015 au large de Gênes, en Méditerranée Nord-Occidentale. Cette campagne océanographique pilote fondée sur une stratégie adaptative a eu pour objectif de trouver et suivre une structure à submésoéchelle grâce à l'analyse en temps réel d'informations issues simultanément de la télédétection, de mesures in situ et de la modélisation numérique. Afin de caractériser les assemblages phytoplanctoniques, compartiment majeur de l'écosystème, une étude à haute résolution a été réalisée en surface grâce à un dispositif de mesure installé à bord. Les données caractérisant le phytoplancton ont été recueillies en temps réel pendant la campagne grâce à un cytomètre automatisé installé sur le continu de surface, et d'après des prélèvements à sept stations fixes à haute résolution (de la surface à 30 m de profondeur avec un pompage tous les 2 m) par cytométrie en flux conventionnelle au laboratoire à terre. La mise en relation des distributions phytoplanctoniques obtenues en surface et en subsurface (30 m) sur l'ensemble de la structure avec les données de courants, température, salinité, chlorophylle a et sels nutritifs a mis en évidence un lien entre les processus physiques intervenant à submésoéchelle et la répartition spatiale du phytoplancton. Il semble que dans cette partie de la Méditerranée, les cyanobactéries Synechococcus soient la partie dominante de l'ultraphytoplancton en termes d'abondances cellulaires, dans des conditions de température et de salinité supérieures respectivement à 18 °C et 38.25. Cette dominance est remplacée par celle des Prochlorococcus dans des eaux plus froides et moins salées comme au cœur de la structure visitée au cours du leg 2 de la campagne. La distribution du groupe des picoeucaryotes a eu tendance à suivre celle de ce

dernier. L'influence des conditions physiques sur les autres groupes phytoplanctoniques identifiés et sur les procaryotes hétérotrophes n'a pas pu être montrée de façon aussi claire. La présence de nanoflagellés hétérotrophes au niveau de certaines stations ainsi que l'inversion de dominance des genres de cyanobactéries entre le cœur de la structure et sa périphérie donnent une bonne raison de renouveler le même type d'expérience en mesurant plus de paramètres physiques et en échantillonnant à une profondeur supérieure à 30 m aux stations fixes afin d'étendre l'étude à l'ensemble de la couche de mélange.

Références

- Agawin, N. S., Duarte, C. M., & Agusti, S. (2000). Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology and Oceanography*, **45**(3), 591-600.
- Aminot, A., & Kérouel, R. (2007). Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines : méthodes en flux continu. Éditions Quae.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series. Oldendorf* **10**(3), 257-263.
- Azov, Y. (1986). Seasonal patterns of phytoplankton productivity and abundance in nearshore oligotrophic waters of the Levant Basin (Mediterranean). *Journal of Plankton Research* **8**(1), 41-53.
- Bec, B., Husseini-Ratrema, J., Collos, Y., Souchu, P., & Vaquer, A. (2005). Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picoeukaryote community. *Journal of Plankton Research* 27(9), 881-894.
- Boudouresque, C. F., Bertrand, J. C., Caumette, P., & Normand, P. (2011). Systématique et évolution des micro-organismes : concepts généraux. *Ecologie microbienne. Microbiologie des milieux naturels et anthropisés.*, 119-157.
- Capet, X., McWilliams, J. C., Molemaker, M. J., & Shchepetkin, A. F. (2008). Mesoscale to submesoscale transition in the California Current System. Part I : Flow structure, eddy flux, and observational tests. *Journal of Physical Ocea-nography* **38**(1), 29-43.
- Casotti, R., Landolfi, A., Brunet, C., D'Ortenzio, F., Mangoni, O., Ribera d'Alcalà, M., & Denis, M. (2003). Composition and dynamics of the phytoplankton of the Ionian Sea (eastern Mediterranean). *Journal of Geophysical Research : Oceans* **108**(C9).
- Chisholm, S. W. (1992). Phytoplankton size. In : Falkowski, P.G., & Woodhead, A.D. (éds), *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Springer, New York, pp. 213-237.
- Chiswell, S. M. (2011). Annual cycles and spring blooms in phytoplankton: don't abandon Sverdrup completely. *Marine Ecology Progress Series* **443**, 39-50.
- Christaki, U., Van Wambeke, F., & Dolan, J. R. (1999). Nanoflagellates (mixotrophs, heterotrophs and autotrophs) in the oligotrophic eastern Mediterranean : standing stocks, bacterivory and relationships with bacterial production. *Marine Ecology Progress Series* **181**, 297-307.
- Claustre, H., Kerhervé, P., Marty, J. C., Prieur, L., Videau, C., & Hecq, J. H. (1994). Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front : ecological and biogeochemical implications. *Journal of Marine Research* **52**(4), 711-742.
- Cotti-Rausch, B. E., Lomas, M. W., Lachenmyer, E. M., Goldman, E. A., Bell, D. W., Goldberg, S. R., & Richardson, T. L. (2016). Mesoscale and sub-mesoscale variability in phytoplankton community composition in the Sargasso Sea. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers **110**, 106-122.
- Davey, M., Tarran, G. A., Mills, M. M., Ridame, C., Geider, R. J., & La Roche, J. (2008). Nutrient limitation of picophytoplankton photosynthesis and growth in the tropical North Atlantic. *Limnology and Oceanography* **53**, 1722-1733.
- Denis, M., Thyssen, M., Martin, V., Manca, B., & Vidussi, F. (2010). Ultraphytoplankton basin-scale distribution in the eastern Mediterranean Sea in winter : link to hydrodynamism and nutrients. *Biogeosciences* **7**(7), 2227-2244.
- Doglioli, A. M., Grégori, G., Marrec, P., Thyssen, M., Wagener, T., Rougier, G., Bhairy, N., André, J.-M., Berline, L., Cyr, F. *et al*. Observing Submesoscale Coupling At High Resolution.
- Dugenne, M., Thyssen, M., Nerini, D., Mante, C., Poggiale, J. C., Garcia, N., Garcia, F. & Grégori, G. J. (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. *Frontiers in microbiology* **5**. doi : 10.3389/fmicb.2014.00485
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., & Smetacek, V. (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* **281**(5374), 200-206.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science* **281**(5374), 237-240.
- Fogg, G. E. (1991). The phytoplanktonic ways of life. *New Phytologist* **118**(2), 191-232.
- Hutchinson, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist* **95**(882), 137-145.
- Krause, J. W., Nelson, D. M., & Lomas, M. W. (2009). Biogeochemical responses to late-winter storms in the Sargasso Sea, ii : Increased rates of biogenic silica production and export. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 56(6), 861-874.
- Lazure, P., & Dumas, F. (2008). An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). Advances in Water Resources **31**(2), 233-250.

- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X. et al. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. Global Change Biology 11(11), 2016-2040.
- Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P. J., Martin, A. P., & Rivière, P. (2012). Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophysical Research Letters* **39**(14).
- Li, Q. P., Franks, P. J., Ohman, M. D., & Landry, M. R. (2012). Enhanced nitrate fluxes and biological processes at a frontal zone in the southern California current system. *Journal of Plankton Research*. doi : 10.1093/plankt/fbs006
- Margalef, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica ac*ta **1**(4), 493-509.
- Martin, V. (1997). Étude par cytométrie en flux de la distribution des populations phytoplanctoniques en Méditerranée. Mise en relation avec la production métabolique de CO₂ et comparaison avec le Golfe du Saint Laurent. Dissertation doctorale, thèse. Université de la Méditerranée, Marseille.
- Marty, J. C., Chiavérini, J., Pizay, M. D., & Avril, B. (2002). Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991–1999). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* **49**(11), 1965-1985.
- McGillicuddy, D. J., Robinson, A. R., Siegel, D. A., Jannasch, H. W., Johnson, R., Dickey, T., McNeil, J., Michaels, A. F., & Knap, A. (1998). Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* **394**(6690), 263-266.
- Morán, X. A. G., López-Urrutia Á., Calvo-Díaz, A., Li, W. K. (2010). Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* **16**(3), 1137-1144.
- Moore, L. R., Post, A. F., Rocap, G., & Chisholm, S. W. (2002). Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography* **47**(4), 989-996.
- Not, F., Valentin, K., Romari, K., Lovejoy, C., Massana, R., Töbe, K., Vaulot, D., & Medlin, L. K. (2007). Picobiliphytes: a marine picoplanktonic algal group with unknown affinities to other eukaryotes. *Science* **315**(5809), 253-255.
- Olson, R. J., Shalapyonok, A., & Sosik, H. M. (2003). An automated submersible flow cytometer for analyzing pico-and nanophytoplankton : FlowCytobot. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* **50**(2), 301-315.
- O'Neil, J. M. (1999). Grazer interactions with nitrogen-fixing marine Cyanobacteria : adaptation for N-acquisition ? *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*(Numéro Spécial), 293-317.
- Partensky, F., Blanchot, J., & Vaulot, D. (1999). Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters : a review. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*(Numéro spécial), 457-476.
- Psarra, S., Tselepides, A., & Ignatiades, L. (2000). Primary productivity in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean): seasonal and interannual variability. *Progress in Oceanography* **46**(2), 187-204.
- Rifà, T. G., Latatu, A., Ayo, B., Iriberri, J., Comas-Riu, J., & Vives-Rego, J. (2002). Flow cytometric detection and quantification of heterotrophic nanoflagellates in enriched seawater and cultures. *Systematic and applied microbiology* 25(1), 100-108.
- Reckermann, M., & Colijn, F. (2000). Foreword. Scientia Marina 64(2), 119-120.
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., & Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and oceanography* **23**(6), 1256-1263.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., & Zingone, A. (2010). Plankton in the open Mediterranean Sea : a review. *Biogeosciences* **7**(5), 1543-1586.
- Thingstad, T. F., Krom, M. D., Mantoura, R. F. C., Flaten, G. F., Groom, S., Herut, B., Kress, N., Law, C. S., Pasternak, A., Pitta, P. *et al.* (2005). Nature of phosphorus limitation in the ultraoligotrophic eastern Mediterranean. *Science* **309**(5737), 1068-1071.
- Thyssen, M., Garcia, N., & Denis, M. (2009). Sub meso scale phytoplankton distribution in the North East Atlantic surface waters determined with an automated flow cytometer. *Biogeosciences* **6**(4), 569-583.
- Thyssen, M., Grégori, G. J., Grisoni, J. M., Pedrotti, M. L., Mousseau, L., Artigas, L. F., Marro, S., Garcia, N., Passafiume, O. & Denis, M. J. (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. *Frontiers in microbiology* 5(387), 10-3389.
- Vaulot, D., Partensky, F., Neveux, J., Mantoura, R. F. C., & Llewellyn, C. A. (1990). Winter presence of prochlorophytes in surface waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* **35**(5), 1156-1164.
- Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B. B., Luchetta, A., & Marty, J. C. (2001). Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *Journal of Geophysical Research : Oceans* **106**(C9), 19939-19956.
- Wyman, M., Gregory, R. P. F., & Carr, N. G. (1985). Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium, *Synechococcus* strain DC2. *Science* **230**(4727), 818-820.

Résumé

La dynamique à submésoéchelle est considérée comme un facteur-clé dans la régulation des processus biogéochimiques et écologiques. Des études ont déjà montré que les événements hydrodynamiques survenant à cette échelle ont une influence sur les assemblages phytoplanctoniques, qui représentent un compartiment majeur des écosystèmes marins. La caractérisation de cette influence a été l'objet de la campagne océanographique OSCAHR qui s'est déroulée la première semaine de novembre 2015. L'étude s'est concentrée sur les données physiques et les analyses de cytométrie en flux du continu de surface et des stations fixes recueillies au niveau d'une structure hydrodynamique particulière visitée pendant le leg 2 de la campagne. Les résultats ont montré que les conditions rencontrées dans cette structure avaient un effet différent sur la distribution et l'abondance des populations phytoplanctoniques selon la position (cœur ou périphérie) considérée, avec une dominance des *Prochlorococcus* dans les eaux les plus froides, dessalées et chargées en nutriments. En revanche, les procaryotes hétérotrophes n'ont pas semblé présenter une réponse biologique comparable. Enfin, des nanoflagellés hétérotrophes ont été détectés sur trois stations sans que leur présence puisse être expliquée seulement par les paramètres mesurés.

Dynamics at submesoscale is considered a key factor in the control of biogeochemical and ecological processes. Studies have already shown that hydrodynamic events occurring at such scale have an influence on phytoplanktonic structures which represent a major compartment in marine ecosystems. The assessment of this influence was the goal of OSCAHR oceanographic cruise which took place on the first week of November, 2015. This study focused on physical data and flow cytometry collected during the continuous surface measurement and the rooted stations samplings while the ship was visiting a particular hydrodynamic structure during the leg 2 of the cruise. Results have shown that the conditions met within this structure had a different effect on the distribution and the abundance of phytoplaktonic populations depending on the considered location (center or outskirts), with a dominance of *Prochlorococcus* in the coldest, least salted and nutrient-poorest waters. However, heterotrophic prokaryots didn't seem to show a comparable biological response. Eventually, heterotrophic nanoflagellates have been seen at three stations but their presence couldn't have directly been explained only by the measured parameters.