

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université

le 20 novembre 2025 par

Laurina OMS

Effet des fronts de fine-échelles sur les communautés phytoplanctoniques en région oligotrophe

Discipline

Sciences de l'Environnement

Spécialité

Océanographie

École doctorale

ED 251 SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

Laboratoire/Partenaires de recherche

Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO)

Centre National d'Études Spatiales (CNES)

Institut des sciences de l'océan

Composition du jury

Élodie Martinez Rapporteuse
IRD-LOPS, Directrice de
recherche

Elena Alekseenko Rapporteuse
ULCO-LOG, Maître de
conférence

Cécile Guieu Examinatrice
CNRS-LOV, Directrice de
recherche

Hélène Morlon Examinatrice
ENS-CNRS-IBENS, Di-
rectrice de recherche

Jean-Christophe Poggiale Président du jury
AMU-MIO, Professeur

Andrea Doglioli Directeur de thèse
AMU-MIO, Maître de
conférences

Gérald Grégori Co-directeur de thèse
CNRS-MIO, Directeur de
recherche

Monique Messié Co-encadrante
MBARI, Senior research
specialist

Affidavit

Je soussignée, Laurina OMS, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Andrea Doglioli, Gérald Grégori et Monique Messié, 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 01 Août 2025,



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

1) Liste des publications

1. **Oms L**, Messié M, Grégori G, Doglioli A. SWOT-based Lagrangian model reveals how fine-scale front and biological interactions shape phytoplankton communities. **In preparation**.
2. **Oms L**, Oms L, Doglioli A, Messié M, d'Ovidio F, Capet X, Rousselet L, Joel A, Izard L, Lévy M, Berta M, Petrenko A, Bellacicco M, Barrillon S, Grand L, Pulido-Villena E, Nunige S, Leblanc K, Courtois B, Zhang W, Grégori G. Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities. *Communications Earth and Environment*. 2026. **Accepted**. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6412120/v1>
3. Garcia T, **Oms L**, Milhaud X, Doglioli A, Messié M, Vandekerkhove P, Lacour C, Grégori G, Pommeret D. A statistical approach to unveil phytoplankton adaptation to ocean fronts. 2026. <https://doi.org/10.5194/ascmo-12-21-2026>.
4. **Oms L**, Messié M, Poggiale JC, Grégori G, Doglioli A. Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean : A Mediterranean Sea case study. *Journal of Marine Systems*. 2024 Nov 1 ;246 :104021. 2024. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2024.104021>.
5. **Oms L**, Messié M, Doglioli A, Joel A, Leblanc K, Berta M, Grand L, Pulido-Villena E, Grégori G. Flow cytometry dataset from the BioSWOT-Med cruise. 2026. <https://doi.org/10.17882/111629>
6. Doglioli AM, Grégori G, D'Ovidio F, Bosse A, Pulido E, Carlotti F, Lescot M, Barani A, Barrillon S, Berline L, Berta M, ..., **Oms L**. BioSWOT Med. Biological applications of the satellite Surface Water and Ocean Topography in the Mediterranean. 2024. <https://doi.org/10.13155/100060>

2) Participation aux conférences et écoles d'été

1. **Oms L**, Doglioli A, Messié M, d'Ovidio F, Izard L, Rousselet L, Barrillon S, Bellacicco M, Lévy M, Martellucci R, Moutin T, Petrenko, A, Grégori G. **Session PICO - présentiel** : "Living on the edge" : Fine-scale observations of frontal phytoplankton communities. Copernicus Meetings; 2025 Mar 15. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu25-8487, 2025>.
2. **Oms L**, Doglioli A, Messié M, d'Ovidio F, Capet X, Rousselet L, Izard L, Lévy M, Berta M, Petrenko A, Bellacicco M, Barrillon S, Grégori G. **Présentation orale - présentiel** : Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities. TARA Ocean retreat; 14 mai 2025.
3. PRIMER / PERMANOVA Essentials Course. **Présentiel**. MBARI (Californie), 23-27 septembre, 2024.
4. **Oms L**, Doglioli A, Gregori G, Messié M, Poggiale JC. **Présentation orale - présentiel** : Modeling phytoplankton community transitions in oligotrophic seas : A case study of the Mediterranean Sea. In American Geophysical Union, Ocean Sciences Meeting 2024 Feb (pp. OB13A-05). <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2024AGUOSOB13A..05O>.
5. Campagne océanographique BioSWOT-Med 2023, RV L'Atalante, DOGLIOLI Andrea, GREGORI Gérald. 21 avril-15 mai 2023. <https://doi.org/10.17600/18002392>.
6. **Oms L**, Doglioli A, Gregori G, d'Ovidio F, Bosse A, Pulido E, Carlotti F, Lescot M, BioSWOT-team. **Poster - présentiel** : The BioSWOT-Med campaign. Looking for the fine-scale physical-biological coupling in the NW-Mediterranean sea. SWOT Science Team Meeting; 19-22 septembre 2023.
7. École thématique de cytométrie en flux (CYTOEXPERT2022). **Présentiel**. Marseille, 4-7 octobre 2022.

Abstract

The remarkable diversity of marine phytoplankton lies at the core of ocean ecosystem functioning, primary productivity, and the biological carbon pump. Among the processes shaping this diversity, fine-scale physical structures (1–100 km, days–weeks) - in particular oceanic fronts - seem to play a major role in niche differentiation, the modulation of primary production, and community diversity. Their study, however, remains limited by their ephemeral nature and the technological challenges of acquiring high-resolution biological observations within them, especially in oligotrophic and moderately energetic regions that make up most of the ocean. In this context, this thesis is embedded in the international initiatives linked to the launch of the SWOT satellite (2022), which offers unprecedented insight into fine-scale physical dynamics. Two field campaigns in the western Mediterranean, PROTEVSMED-SWOT (2018) and BioSWOT-Med (2023), specifically targeted and sampled frontal regions using an adaptive and multidisciplinary Lagrangian strategy, providing a unique dataset. Building on PROTEVSMED-SWOT, an NPZ model (nutrient–phytoplankton–zooplankton) was developed to investigate the structuring effect of fronts. Results show that phytoplankton community transitions arise from the synergy between nutrient supply and grazing pressure, which, beyond critical thresholds, alter trophic balance and drive spatio-temporal reorganizations of community composition. The BioSWOT-Med campaign enabled, for the first time, continuous high-resolution sampling at the core of a front in an oligotrophic region. Observations revealed the emergence of a front-specific community, characterized by an increased contribution of non-dominant phytoplankton groups. A coupled Lagrangian–NPZ modeling framework further demonstrated that while passive advection largely explains the presence of this community, its relative composition results from the interplay between nutrient supply and grazing. Together, these findings provide both experimental and theoretical evidence of the structuring role of oceanic fronts in oligotrophic regions and pave the way for a broader understanding of physical–biological interactions in the SWOT era.

Keywords : Oligotrophic ocean, fine-scale, phytoplankton, Lagrangian approach, flow cytometry, numerical modeling

Résumé

La diversité remarquable du phytoplancton marin est au cœur du fonctionnement des écosystèmes océaniques, de la productivité primaire et de la pompe biologique de carbone. Parmi les processus qui la façonnent, les structures physiques de fine-échelle (1–100 km, jours–semaines), et en particulier les fronts océaniques, semblent jouer un rôle majeur dans la différenciation des niches écologiques, la modulation de la production primaire, et la diversité des communautés. Leur étude reste toutefois limitée par leur caractère éphémère et la difficulté d’obtenir des observations biologiques de haute-résolution en leur sein, en particulier dans les régions oligotrophes et modérément énergétiques qui constituent la majeure partie de l’océan. Dans ce contexte, cette thèse s’inscrit dans les initiatives internationales liées au lancement du satellite SWOT (2022), qui offre un regard inédit des dynamiques physiques de fine-échelle. Deux campagnes en Méditerranée occidentale, PROTEVSMED-SWOT (2018) et BioSWOT-Med (2023), ont ciblé et échantillonné des régions frontales grâce à une stratégie Lagrangienne adaptative et multidisciplinaire, fournissant un jeu de données unique. À partir de PROTEVSMED-SWOT, un modèle NPZ (nutriment–phytoplancton–zooplancton) a été développé pour analyser l’effet structurant des fronts. Les résultats montrent que les transitions de communautés phytoplanctoniques émergent de la synergie entre apport en nutriments et prédation, qui au-delà de seuils critiques modifie l’équilibre trophique et entraîne des réorganisations spatiales et temporelles de la composition des communautés. La campagne BioSWOT-Med a permis, pour la première fois, un échantillonnage continu à haute-résolution au cœur d’un front en région oligotrophe. Les observations révèlent l’existence d’une communauté spécifique au front, caractérisée par une contribution accrue de groupes non-dominants. Une modélisation couplée (Lagrangien–NPZ) a montré que si l’advection passive explique en grande partie sa présence, sa composition relative résulte de l’interaction entre apports en nutriments et prédation. Ces travaux apportent des preuves expérimentales et théoriques du rôle structurant des fronts océaniques dans les régions oligotrophes, et ouvrent la voie à une compréhension plus globale des interactions physique–biologie à l’ère de SWOT.

Mots clés : Océan oligotrophe, fine-échelle, phytoplancton, approche Lagrangienne, cytométrie en flux, modélisation numérique

Avant-propos

Cette thèse, située à l'interface entre océanographie physique et écologie marine, s'inscrit dans le prolongement des recherches récentes sur les structures de fine-échelle et leur influence sur les dynamiques biologiques. Elle prolonge notamment les travaux de Roxane Tzortzis, qui ont mis en évidence, à partir d'observations *in situ*, le rôle des fronts océaniques dans la structuration des communautés phytoplanctoniques en mer Méditerranée. Le lancement du satellite SWOT en 2022 a marqué une étape majeure pour l'océanographie, en rendant accessible à l'observation les structures physiques de fine-échelle et en ouvrant de nouvelles perspectives pour la conception de campagnes ciblées. C'est dans ce contexte que cette thèse a vu le jour, figurant parmi les premières études biophysiques associées au projet SWOT et à l'exploitation de ses premières données.

Ces trois années de thèse ont été cofinancées par le Centre National d'Études Spatiales (CNES) et l'Institut Ocean de l'Université d'Aix-Marseille. Cette thèse est rattachée à l'École Doctorale ED-251 en Sciences de l'Environnement. Plus spécifiquement, elle a été menée dans le cadre du projet BioSWOT-AdAC (PIs : F. d'Ovidio et A. Doglioli, <https://www.swot-adac.org/>), financé par le programme TOSCA du CNES. Les travaux ont été réalisés à l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO, Marseille).

Cette aventure scientifique a débuté en 2022 à la suite de mon stage de fin d'études, encadré par Gérald Grégori et Andrea Doglioli. Ce stage portait sur la caractérisation des communautés phytoplanctoniques au sein d'un front et d'un tourbillon en Méditerranée, échantillonnés respectivement lors des campagnes PROTEVSMED-SWOT 2018 (https://doi.org/10.17183/protevsmed_swot_2018_leg2) et CALYPSO 2022 (<https://doi.org/10.17600/18001177>).

Ma première année de doctorat a été marquée par ma participation à la campagne BioSWOT-Med, conçue pour explorer le couplage biophysique au sein des structures physiques de fine-échelle. Ma deuxième année de doctorat a été marquée par la publication d'un premier article, la participation à plusieurs conférences, un voyage à Qingdao (Chine) dans le cadre du projet de recherche international (IRP) DYF2M. Durant ce voyage, j'ai pu échanger avec les chercheurs de l'IOCAS (http://english.qdio.cas.cn/newsroom/Headline/202507/t20250730_1048709.html) sur la mise en œuvre de stratégies Lagrangiennes *in situ*. Par la suite, j'ai également eu la chance de passer un séjour de deux mois au MBARI (<https://www.mbari.org/>) en Californie, en collaboration avec ma co-encadrante Monique Messié. Mes troisième et dernière année de doctorat ont été consacrées à la finalisation de mes travaux, à la soumission d'un second article, à la participation à quelques conférences, et bien évidemment à l'écriture de ce manuscrit.

Parallèlement, j'ai participé aux activités du projet rODEo (https://rodeo-ocean.mio.osupytheas.fr/?page_id=17), une collaboration interdisciplinaire entre statisticiens et océanographes, financée par l'IMPT (<https://impt.math.cnrs.fr/>). Ce projet vise à comprendre, via modélisation statistique et données expérimentales, l'origine des communautés phytoplanctoniques observées dans un front, et a donné lieu à une publication scientifique.

Durant ma thèse, j'ai choisi de ne pas assurer d'enseignement, mais j'ai néanmoins eu l'opportunité d'intervenir dans le cours de Dynamique des Océans (L2, Licence Sciences de la Mer) et dans le cours d'Approche Lagrangienne (M2, Master Sciences de la Mer), tous deux dispensés à Aix-Marseille Université. J'ai également encadré deux stagiaires : Chloé Goret (M1) qui a poursuivi mon travail de stage M2 sur la caractérisation des communautés phytoplanctoniques durant la campagne CALYPSO, et Breandan Cinato (L3) qui a travaillé sur l'amélioration du modèle couplé biophysique développé durant ma thèse.

Durant cette thèse, j'ai participé à plusieurs formations complémentaires, dont un *workshop* de cytométrie à la station marine d'Endoume (Marseille) et un *workshop* de statistique au MBARI. J'ai également suivi l'unité d'enseignement « Modélisation avancée en écologie marine » du Master 1 de Sciences de la mer de Marseille. Enfin, j'ai pris part à diverses actions de communication scientifique. J'ai notamment participé à un *workshop* organisé à Marseille par Simon Asencio (professeur aux Beaux-Arts) et porté par la chorégraphe Paula Almiron, sur l'intégration des mouvements des masses d'eau dans la danse contemporaine. J'y ai présenté aux étudiants les bases de la circulation océanique et les lois physiques qui la gouvernent. J'ai aussi animé trois demi-journées d'ateliers de microscopie destinées au grand public et aux scolaires dans le cadre des activités de la Fondation Tara Océan. J'ai également pris part aux activités du MIO en organisant la journée des doctorants, qui vise à faire connaître les travaux des doctorants à tous les membres du laboratoire.

Remerciements

C'est avec émotion que je tape ces lignes qui marquent la fin de ces trois années de doctorat mais également de huit années d'études supérieures au cours desquelles j'ai grandi et rencontré des personnes extraordinaires.

Assise sur le banc d'un grand amphithéâtre à l'Université Claude Bernard de Lyon, c'était bientôt la fin de ma troisième année de Licence. Le professeur nous interrogeait sur ce qu'on aimerait faire par la suite. Un master, oui. Mais lequel? C'est là que mon voisin de table m'a parlé de l'océanographie, qui jusqu'alors se résumait pour moi à quelques documentaires ...

Quelques mois plus tard je m'installais à Marseille. À quelques jours de la rentrée je reçus un mail d'un certain Jean-Christophe Poggiale m'annonçant que je n'avais pas respecté les délais d'inscription et que je ne pourrais pas être admise à la rentrée. Quel grand moment de solitude que de se retrouver dans une ville inconnue, un appartement fraîchement meublé, un prêt étudiant en poche et pas de rentrée. Quelques larmes, une vague de stress, et finalement un désistement me laissant une place. Je commence alors par remercier grandement cette personne inconnue qui, en choisissant un autre chemin, m'a permis d'intégrer ce Master en 2020, sans quoi je n'aurais pu faire la thèse présentée ici.

Je suis entrée dans ce master avec la ferme intention de faire de la biologie marine. Quelques mois plus tard, je choisissais le parcours d'océanographie physique. Ce choix, je le dois aux professeurs, que je souhaite remercier pour leur pédagogie, leur enthousiasme, et leur merveilleuse capacité à transmettre en éveillant le sens critique, la curiosité scientifique et la confiance en soi. Pour cela, je remercie tout particulièrement Thibaut, Anne, Melika et Andrea.

Mes tout premiers pas dans la recherche remontent en 2021, lors d'un stage de deux mois avec Dominique et ses optodes. Des optodes un peu capricieuses (comme leur propriétaire). Je remercie du fond du coeur DomDom pour m'avoir tenu la main pour ces premiers pas, pour m'avoir fait rire et appris beaucoup de choses en l'espace de deux mois, et surtout pour m'avoir présenté à Roxane et Gérald à l'aube du grand projet SWOT ...

J'ai alors rencontré Roxane, ma prédécesseure, qui m'a parlé de ses travaux et de sa vie en tant que doctorante. Je la remercie pour ce retour d'expérience qui a grandement influencé le choix de faire à mon tour un doctorat. Dans la même semaine, j'ai rencontré Gérald, plus connu sous l'acronyme GG. Cette première rencontre s'est suivie d'une longue discussion « GG-rienne », au cours de laquelle il m'a décrit sa propre perception du métier de chercheur, qui a instantanément résonné en moi. Je reviendrai sur GG juste après, mais je le remercie déjà pour cette discussion que je considère clé pour ce qui a suivi.

Un stage de master 2 co-encadré par GG qui débouche sur un doctorat autour d'un projet : BioSWOT-Med. C'est ce qu'a proposé Andrea à la fin d'un cours de master. 6 mois plus tard je signe le contrat de thèse, et l'aventure scolaire, professionnelle et humaine la plus riche de ma vie commença.

Mes plus grands remerciements vont à mes trois encadrants de thèse : Andrea, Gérard et Monique. Je pense sincèrement avoir eu les meilleures conditions d'encadrements possibles, merci d'avoir toujours été présents, merci pour la confiance que vous m'avez accordée et pour celle que vous m'avez aidé à avoir en moi. Merci également de m'avoir offert toutes les conditions nécessaires à une thèse riche en expériences. Vous formez un trio très complémentaire tant sur vos thématiques de recherches que sur vos approches quand il s'agit de répondre à un questionnement scientifique, ou pour débattre d'un sujet. Humainement, vous avez chacun de grandes qualités, avec en commun la gentillesse et la bienveillance. Je peux aujourd'hui affirmer que, grâce à cela, je me suis toujours sentie bien au cours de ces trois années, sans jamais perdre la motivation d'avancer.

Andrea, je te remercie particulièrement pour m'avoir inculqué l'organisation, qui avant n'avait jamais été mon fort. Je te remercie aussi pour toujours avoir été présent, même le samedi matin à 9h00 lorsque je n'arrivais pas à soumettre un article à cause d'une parenthèse mal fermée dans un fichier .tex. Je te remercie au-delà du plan professionnel pour toutes les discussions à refaire le monde, pour ton authenticité, ton engagement, et puis pour m'avoir fait beaucoup rire. Il y a un tas d'anecdotes que j'aime raconter, comme la fois à Paris où l'on avait l'interdiction formelle de se servir du GPS de nos smartphones pour se déplacer, car tu avais les plans papiers de la ville ...

Gérard, je te remercie pour m'avoir partagé ta passion pour la science et la vie. Tu trouves toujours le bon côté des choses, "un problème mille solutions" pourrait être ta devise. Je te remercie particulièrement pour m'avoir amené avec toi en Chine, un voyage qui restera gravé dans ma mémoire, au cours duquel on a partagé des fous-rires, beaucoup de Gyosa et de grandes discussions existentielles au bord de la jetée.

Monique, je te remercie pour ta logique implacable qui m'a très souvent aidé à parvenir au bout d'un problème. Je te remercie également pour ton accueil très chaleureux en Californie, ces deux mois resteront aussi gravés dans ma mémoire. Merci pour m'avoir intégré parmi tes collègues, pour m'avoir fait découvrir les Red Woods et les bières californiennes. Je reviendrai te voir et travailler au MBARI avec grand plaisir.

Cette thèse n'aurait pas été la même sans l'expérience BioSWOT-Med. Ce mois passé en mer et toutes les collaborations qui ont suivi m'ont appris énormément de choses. Merci à l'équipage, pour avoir mené les opérations avec brio et dans la bonne humeur. Merci à Anne, Stéphanie, Alice, Anthony, Jean-Luc, Maristella, Elvira, Cédric, Massimo, ... pour les discussions nocturnes entre deux CTD et le partage de leurs expertises de recherche. Merci à Robin pour les parties de ping-pong rythmées par la houle. Merci à Morgane, Margot, Laura et Emily pour tous les moments de complicité et de rire. Merci à Louise ma plus vieille prédécesseure, pour son soutien crucial sur les données satellite et pour son sens aiguisé de l'humour. Merci à Francesco qui a très souvent été à mes côtés durant ces trois années, merci

pour ses précieux conseils et la qualité de nos échanges qui m'ont beaucoup apportés sur le plan scientifique et sur la vision que j'en ai aujourd'hui.

Le projet rODeo a aussi été une expérience à part entière durant ma thèse, grâce à laquelle j'ai rencontré deux supers mathématiciens : Xavier et Denys, avec qui le rire est toujours au rendez-vous. Merci pour toutes ces pizzas partagées, merci pour toutes les réunions durant lesquelles on a dû développer un langage commun pour faire le pont entre statistique et océan. Merci également à Pierre et Claire qui ont permis d'enrichir ce projet et pour les échanges constructifs qu'on a pu avoir.

Je remercie mes collègues du MIO pour m'avoir offert un cadre de travail unique. Je remercie surtout les trois matheux avec qui j'ai partagé un bout de couloir : Jean-Christophe, David et Mathias. Ils font de ce bout de couloir un espace un peu spécial rempli d'équations, de blagues et de bienveillance. Merci d'avoir toujours répondu à mes questions et pour toutes les discussions scientifiques ou non que l'on a partagé. Un grand merci également aux secrétaires, Carole, Élodie et Estelle qui, en plus de leur gentillesse, ont été d'une grande aide pour venir à bout des ordres de mission en sachant comment dompter les logiciels.

Je tiens à remercier les personnes avec qui j'ai partagé d'autres moments uniques au cours de cette thèse. Je remercie la team OSM 2024, Diego, Lloyd, Nadège, Pauline, Christian, GG, Emma J., David, pour ce voyage extraordinaire peuplé d'aligator et bercé par le jazz. Je remercie Loïc présent en Chine, dont j'ai découvert l'ampleur de ses connaissances en tant que zooplanctonologue et son humour très fin. Je remercie Wuchang, Lily et Vanessa pour le temps qu'ils ont pris à nous faire visiter les laboratoires et la ville de Qingdao et pour nous avoir emmenés dans des restaurants délicieux. Je remercie Natalia, Will, Mauro que j'ai rencontrés au MBARI pour l'amitié qui est née entre nous durant ces deux mois, et pour tous les moments que l'on a partagés sous le soleil californien.

Une très grande partie de mes remerciements va à mes amis, ceux que j'ai rencontrés de près ou de loin grâce à cette thèse. Merci à Emma F., rencontrée lors d'un workshop qui est devenue une amie très chère, merci de m'avoir accueilli dans ta forêt pour l'écriture de ce manuscrit. Merci également à Martin qui m'a entraîné sur les sentiers des calanques au pas de course, me permettant de me vider la tête. Merci à la team des anciens doctorants Nadège, Witold, Théo, Claire, Roxane, Marine et Lloyd, qui ont fédéré tout le monde en posant les fondements d'une solide amitié. Je voudrais remercier du fond du coeur mes compagnons et amis de bureau avec qui j'ai partagé ces trois années, merci à Atlantine, Mathilde, Hélène T., Jeanne et le petit dernier Marius. Je remercie également celles et ceux en dehors de ce bureau qui ont contribué à construire cette amitié géante, merci à Pauline, Marie, Paul, Matéo, Capucine, Emma J., Célian, et Antoine. Merci à tous pour les fêtes au 236, les parties de contrées, les moments de complicité et de rire.

Mention spéciale à Théo qui en plus d'être « mon » post-doc dans le projet rODeo, est devenu au cours de ces trois années un ami très cher. Merci pour ton écoute, pour tes blagues de vieux et ton grand coeur. Mention spéciale à Nagib qui a toujours su m'écouter et me faire rire. Merci pour tous les moments partagés, les footings et les parties de volley. Mention spéciale à Hélène T. et Jeanne pour nos confidences. Mention spéciale aux Mustachos & co, Estelle,

David, Mathias, Titouan, Théo, Hélène T., Alexis et Lloyd pour tous les concerts. Pauline et moi serons toujours vos plus grandes fans. Mention spéciale à Pauline, rencontrée durant le Master et qui au fil du temps est devenue ma collocataire mais surtout une soeur de coeur. Je pourrai écrire un livre entier sur nos trois années de vie partagée, mais je vais me contenter de te remercier pour tout. Merci d'exister.

Je tiens également à remercier celles qui me connaissent depuis toujours et avec qui je ne fais qu'une seule et même personne, merci Fiona, Marie, Alex, Maëva et Margaux. Merci également à ma famille, mes parents et mon frère qui même si ne comprennent pas très bien ce que je fais ont toujours été mes plus fidèles supportaires.

Je remercie également les étudiants en stage que j'ai encadré de près ou de loin durant ma thèse, merci à Chloé, Ludivine et Breandan pour votre motivation.

Enfin, le dernier mois de rédaction n'a pas été facile et je remercie particulièrement Lotty pour m'avoir permis de m'installer dans son bureau à la magnifique station marine d'Endoume et Aude pour avoir été de superbe compagnie.

Je remercie les membres du comité de suivi Julia et Sophie pour leurs précieux conseils et leur bienveillance au cours de leur accompagnement. Je termine par remercier les membres du jury, les rapportrices Elena et Élodie pour avoir accepté d'évaluer ce gros pavé et les examinatrices Cécile et Hélène M. pour avoir accepté d'évaluer ma soutenance. Je remercie également Jean-Christophe, qui même s'il a faillit m'interdire de rentrée scolaire a accepté à juste titre de présider ce jury.



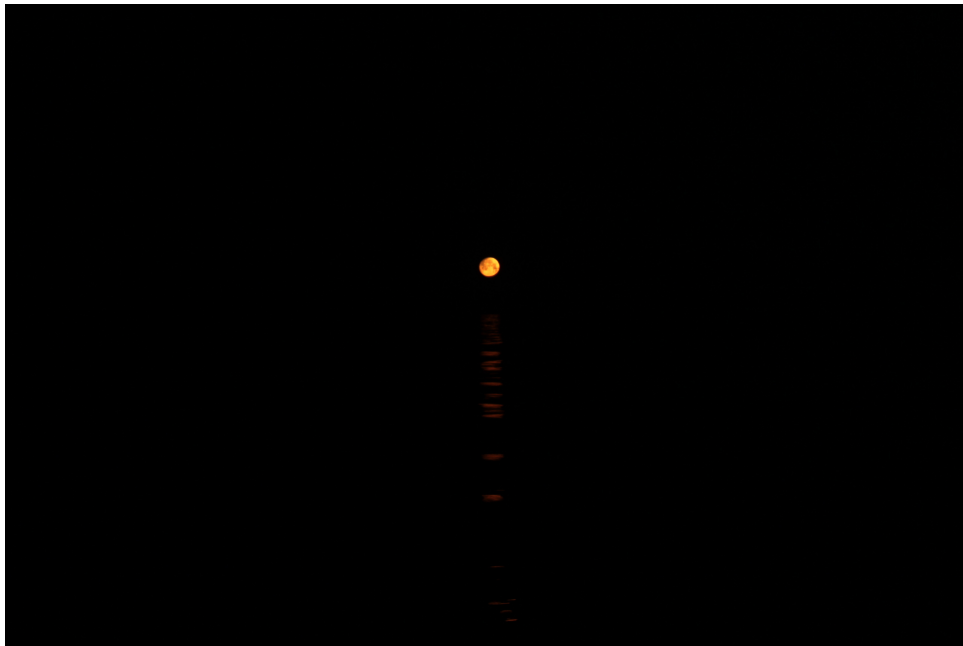
BioSWOT-Med 2023,
Membre de l'équipage et scientifiques à bord de l'Atalante

«

Une nuit en mer.

Je me réveille au cœur de la nuit le corps encore plein de sommeil, m'évadant à quelques pas nocturne balancés par les flots. La lune est ronde et haute dans le ciel, elle projette sa lumière en éclats d'argents sur la surface opaque de l'eau. La mer est étrange cette nuit, pas un souffle de vent ne perturbe l'enveloppe fluide de son monde à tout jamais incompris de l'Homme. J'ai l'impression d'être au milieu d'un lac immense avalant dans son labyrinthe d'infini mon esprit à chaque regard que je lui abandonne. Sous la surface un des esprits de la mer se dévoile avec la légèreté d'un rêve, c'est une raie qui semble plus voler que nager. Elle ondule en silence, c'est comme si la mer accepte pour un court instant de se livrer à moi. Mais jamais la mer ne se livrerait à des Hommes. Son temps accompli, la lune se détache petit à petit du ciel, les éclats argentés deviennent dorés, puis rouge. Elle s'en va par-delà l'horizon, accompagnée de l'esprit ondulant. Mais la mer n'est jamais seule, quand la lune disparaît le soleil peint ses premières lueurs dans un festival de couleurs. Rouge, jaune, rose, bleue et verte est la toile de l'aube. La mer accueille les reflets exotiques du ciel, et reste dans son calme impassible. Seule sa respiration la met en mouvement, ses poumons salins se gonflent et se rétractent au même rythme que les miens. Je m'en vais à mon tour, je glisse mon corps semi-éveillé sous mes draps encore chauds.

»



Coucher de lune,
Nuit du 4 mai 2023 à bord de l'Atalante

Table des matières

Affidavit	2
Liste de publications et participation aux conférences	3
Abstract	5
Résumé	6
Avant-propos	7
Remerciements	9
Liste des acronymes	18
Introduction grand publique	20
1 Introduction	1
1.1 Contexte général	2
1.1.1 Un océan en perpétuel mouvement	2
1.1.2 Un océan vivant	6
1.2 Couplage biophysique à fine-échelle	17
1.2.1 Qu'est-ce que la fine-échelle?	17
1.2.2 Effets des fronts de fine-échelle sur le phytoplancton	19
1.2.3 Mécanismes sous-jacents à l'effet des fronts	23
1.3 Étudier le couplage biophysique de fine-échelle : moyens d'étude	26
1.3.1 Approche Lagrangienne	26
1.3.2 Satellites	27
1.3.3 Cytométrie en flux automatisée	29
1.3.4 Modélisation numérique	32
1.4 La Mer Méditerranée	34
1.4.1 Caractéristiques physico-chimiques	35
1.4.2 Phytoplancton en Mer Méditerranée	37

1.4.3	Processus de fine-échelle en Méditerranée occidentale	39
1.4.4	Empreinte écologique du front Nord-Baléares	41
1.5	Problématique et structure de la thèse	43
2	Matériel et Méthodes	46
2.1	Une stratégie et des méthodes <i>in situ</i> dédiées à l'étude du couplage biophysique de fine-échelle	47
2.1.1	Un outil numérique : SPASSO	48
2.1.2	Des produits satellites pour observer la fine-échelle	50
2.1.3	Des instruments <i>in situ</i> pour mesurer simultanément les propriétés physiques des fronts et la composition des communautés phytoplanctoniques	50
2.1.4	Une campagne dans le sud de la zone des Baléares : PROTEVSMED-SWOT	54
2.1.5	Une campagne dans le Nord de la zone des Baléares : BioSWOT-Med . .	58
2.2	Analyses statistiques	67
2.3	La modélisation numérique comme outil pour explorer les observations	72
2.3.1	Un modèle de croissance de type NPZ	72
2.3.2	Un modèle de croissance-advection	77
3	Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique	80
3.1	Approches par modélisation numériques	82
3.2	Données <i>in situ</i>	83
3.3	Comportement du modèle	87
3.3.1	Calcul des points d'équilibre	89
3.3.2	Calcul de la matrice Jacobienne et diagramme de bifurcation	92
3.4	Le rôle de N_{supply} sur les PCT	94
3.4.1	Des PCT dans un environnement homogène	95
3.4.2	Sensibilité du modèle aux paramètres	103
3.4.3	Des PCT dans un environnement variable	105
3.5	Étudier le couplage biophysique de fine-échelle à travers la modélisation numérique simplifié	109
3.5.1	Un cadre théorique aux observations <i>in situ</i>	109
3.5.2	Précautions d'interprétation du modèle	113
3.6	Conclusions et perspectives	114
4	Communautés phytoplanctoniques frontales : cas d'étude du front Nord-Baléares	116

Table des matières

4.1	Caractéristique physique et biogéochimique du NBF durant BioSWOT-Med . . .	119
4.1.1	Structure horizontale de surface	119
4.1.2	Structure verticale en subsurface	123
4.2	Communautés phytoplanctoniques de la zone frontale	125
4.2.1	Composition et structure des communautés	126
4.2.2	Description des PCT	133
4.3	Analyses statistiques	139
4.3.1	Communautés A2, F2 et B2	139
4.3.2	Analyse en composante principale	143
4.4	Communauté du front Nord-Baléares et mécanismes sous-jacents	148
4.4.1	Les communautés phytoplanctoniques frontales de surface en région oligotrophe <i>vs</i> en région productive	149
4.4.2	Mécanismes sous-jacents à la structuration des communautés de sur- face dans le NBF	154
4.5	Considérations environnementales et techniques	160
4.5.1	Tempête	160
4.5.2	Cytométrie	161
4.6	Conclusion et perspectives	162
5	Les processus passif, actif et réactif : une approche par modélisation Lagrangienne	165
5.1	Mise en place des simulations basée sur les observations <i>in situ</i>	167
5.1.1	Scénarios numériques	167
5.1.2	Paramètres N_{supply} , $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$	170
5.1.3	Implémentation des scénarios	174
5.1.4	Distribution spatiale finale avec simulation du mélange horizontal . . .	177
5.2	Modélisation de la communauté frontale	179
5.3	Confrontation aux observations <i>in situ</i> et interprétation	185
5.4	Conclusions et perspectives	189
6	Conclusion générale	191
6.1	La vie phytoplanctonique dans les fronts de fine-échelle en région oligotrophe	192
6.2	Approches et méthodes	195
6.3	Conclusion et perspectives	197
	Bibliographie	200
A	Solution analytique du modèle NPZ	225

Table des matières

A.1	Solution du modèle simplifié	225
A.2	Solution du modèle complet	227
B	Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean :	
	A Mediterranean Sea case study	230
C	A statistical approach to unveil phytoplankton adaptation to ocean fronts	247
D	"Living on the edge" Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities	269

Liste des acronymes

A

ADCP *Acoustic doppler current profiler.*

ADT Topographie dynamique absolue, ou *Absolute dynamic topography.*

ANOSIM Analyse de similarités, ou *Analysis of similarities.*

C

CFT Transect cross-frontale, ou *Cross-frontal transect.*

CTD Conductivité-Température-Profondeur, ou *Conductivity-Temperature-Depth.*

D

DCM Maximum profond de chlorophylle, ou *Deep chlorophyll maximum.*

E

ESD Diamètre sphérique équivalent, ou *Equivalent spherical diameter.*

F

FLO Fluorescence orange.

FLR Fluorescence rouge.

FLTE Exposant de Lyapunov à temps fini, ou *Finite-time Lyapunov exponent.*

FWS Diffusion avant, ou *Forward scatter.*

G

GMM Modèle de mélange gaussien, ou *Gaussian mixture model.*

L

LS Station Lagrangienne, ou *Lagrangian station.*

M

MVP *Moving vessel profiler.*

N

NBF Front Nord Baléares, ou *North Balearic Front*.

NPZ Nutriment-Phytoplancton-Zooplancton, ou *Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton*.

P

PCA Analyse en composante principale, ou *Principal component analysis*.

PCT Transition de communauté phytoplanctonique, ou *Phytoplankton community transition*.

PFT Type fonctionnel de phytoplancton, ou *Phytoplankton functional type*.

Q

Qc Quotient de carbone, ou *Carbon quotient*.

S

SBF Front Sud Baléares, ou *South Balearic Front*.

SIMPER Analyse du pourcentage de similarité, ou *Similarity percentage analysis*.

SSH Hauteur de surface de la mer, ou *Sea surface height*.

SWOT Sea water and ocean topography.

Introduction grand public

La vie dans l'océan demeure encore aujourd'hui un vaste mystère. Comment une organisation viable parvient-elle à se maintenir dans un environnement aussi immense, mouvant et obscur? Cette interrogation constitue un axe de recherche fondamental en océanographie, s'efforçant de comprendre les multiples organismes peuplant mers et océans. Cette thèse s'inscrit dans ce cadre général, en apportant de nouveaux éléments à la compréhension de la vie océanique à travers l'étude du phytoplancton, ces organismes microscopiques à l'origine d'une part majeure de la production d'oxygène planétaire. Souvent invisibles à l'œil nu, ils sont transportés au gré des courants marins et se distribuent de façon hétérogène. Leur présence se concentre principalement dans les couches de surface, où des processus physiques agissant à différentes échelles spatio-temporelles contrôlent leur cycle de vie, leur répartition et leurs interactions entre eux et avec le reste des organismes marins.

La science progressant par étapes collectives, l'objectif plus spécifique de cette thèse est de contribuer à l'étude des liens entre dynamique physique et phytoplancton, en se focalisant sur une pièce particulière du puzzle : la fine-échelle. Cette dernière correspond à des structures physiques relativement restreintes en taille et en durée de vie (1-100 km, quelques jours à quelques mois), dont l'influence sur l'organisation du phytoplancton commence tout juste à être révélée et comprise. Mais de nombreux mystères persistent, liés à la difficulté d'observer à la fois des structures fines, éphémères et dynamiques, et des cellules phytoplanctoniques présentant une étonnante diversité de formes, de tailles et de stratégies d'adaptation.

À première vue, l'océan semble peu propice à l'épanouissement de la vie. Les régions éloignées des côtes, qui couvrent la majeure partie de l'océan, sont oligotrophes : elles reçoivent peu d'apports nutritifs et se caractérisent par un développement limité du phytoplancton, dépendant de ces nutriments pour croître. Ces zones sont souvent qualifiées de « déserts océaniques », et leurs dimensions devraient s'étendre avec le réchauffement climatique. Pourtant, même au cœur de ces déserts, on trouve des oasis de vie. Et si les structures physiques de fine-échelle jouaient un rôle clé dans la formation de ces oasis? C'est de cette interrogation qu'est né le sujet précis de cette thèse : comprendre l'influence des structures physiques de fine-échelle sur le phytoplancton dans les régions considérées comme désertiques de l'océan.

Trois ingrédients principaux structurent alors cette thèse. Le premier consiste à définir un terrain d'étude adapté. La mer Méditerranée, riche en histoire géologique et sociétale, constitue également un modèle miniature de l'océan global, notamment en raison de son caractère oligotrophe. Le deuxième est de développer des moyens d'observation pour explorer ce

terrain. La thèse s'appuie ainsi sur deux campagnes océanographiques menées en Méditerranée occidentale, mobilisant divers instruments pour mesurer simultanément les propriétés physiques et biologiques de fine-échelle, dont le phytoplancton. Le troisième ingrédient est d'élaborer des outils d'interprétation. Pour cela, une approche de modélisation numérique est employée, consistant à construire à l'aide d'équations et sur la base des observations, une représentation simplifiée du monde marin afin de mieux décortiquer les mécanismes sous-jacents aux dynamiques observées.

1. Introduction

Ce chapitre d'introduction situe dans un premier temps le cadre général de mes travaux de thèse. Dans un deuxième temps, il synthétise l'état actuel des connaissances sur le couplage biophysique de fine-échelle, ainsi que les approches méthodologiques utilisées pour l'étudier. Il décrit également la Mer Méditerranée, région ciblée par ces travaux. Enfin, ce chapitre expose les questions et objectifs poursuivis durant ma thèse.

Sommaire

1.1	Contexte général	2
1.1.1	Un océan en perpétuel mouvement	2
1.1.2	Un océan vivant	6
1.1.2.1	Organismes phytoplanctoniques	7
1.1.2.2	Biodiversité marine	11
1.1.2.3	Communautés phytoplanctoniques	13
1.1.2.4	Enjeux	16
1.2	Couplage biophysique à fine-échelle	17
1.2.1	Qu'est-ce que la fine-échelle?	17
1.2.2	Effets des fronts de fine-échelle sur le phytoplancton	19
1.2.3	Mécanismes sous-jacents à l'effet des fronts	23
1.3	Étudier le couplage biophysique de fine-échelle : moyens d'étude	26
1.3.1	Approche Lagrangienne	26
1.3.2	Satellites	27
1.3.3	Cytométrie en flux automatisée	29
1.3.4	Modélisation numérique	32
1.4	La Mer Méditerranée	34
1.4.1	Caractéristiques physico-chimiques	35
1.4.2	Phytoplancton en Mer Méditerranée	37
1.4.3	Processus de fine-échelle en Méditerranée occidentale	39
1.4.4	Empreinte écologique du front Nord-Baléares	41
1.5	Problématique et structure de la thèse	43

1.1. Contexte général

Le paysage marin ou *seascape* en anglais, désigne un espace intrinsèquement dynamique, hétérogène et en perpétuelle évolution. Parce que l'océan est un fluide, il se structure en un continuum d'échelles qui s'imbriquent et interagissent sans cesse. La notion d'échelle renvoie ici à la dimension caractéristique d'un phénomène naturel dans l'espace et dans le temps qu'il s'agisse de la turbulence microscopique ou de la circulation océanique planétaire. Dans ce milieu mouvant, la répartition des organismes vivants résulte de l'entrelacement complexe entre : les propriétés physiques (ex. température, courants, lumière), les propriétés biogéochimiques (ex. sels nutritifs, gaz dissous, production primaire), et les processus biologiques et écologiques (ex. croissance, reproduction, prédation, compétition, symbiose). Contrairement aux écosystèmes terrestres, où les structures demeurent relativement stables dans le temps et l'espace, l'environnement marin est caractérisé par des processus dynamiques en formation et dissipation permanents. Cette combinaison d'interactions modulée par le mouvement confère au paysage marin une complexité inhérente, qui constitue sa richesse, mais représente une tâche scientifique déroutante et majeure. Comprendre cet écosystème en constante réorganisation exige donc d'appréhender un système où les frontières sont floues, les dynamiques multi-échelles, et où la vie s'inscrit dans un décor en perpétuel mouvement. Mes travaux de thèse explorent le paysage marin à fine-échelle en considérant alors, dans les méthodologies employées, cette complexité propre à l'océanographie.

1.1.1. Un océan en perpétuel mouvement

L'étude de la circulation océanique et des lois qui la régissent est une longue histoire, remontant à plusieurs siècles, avec les premières expéditions et expériences scientifiques (figure 1.1, et textes ci-dessous).

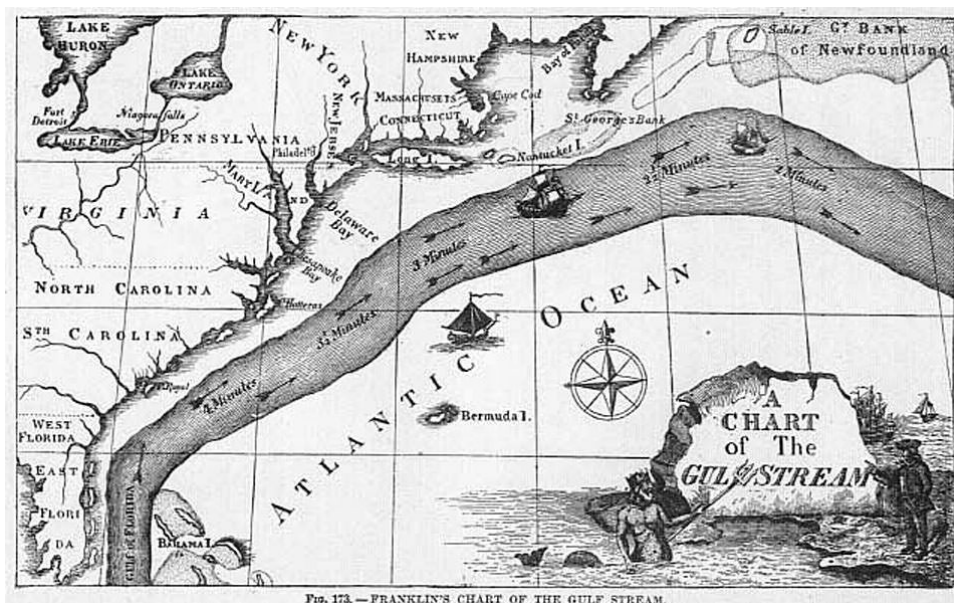


FIGURE 1.1. – Première représentation du *Gulf Stream* combinant l'analyse des routes des navires avec des mesures de température de l'eau (Franklin, 1769). Source : <https://oceanservice.noaa.gov/facts/bfranklin.html>

« Une intéressante expérience a été faite par un Anglais, M. T. M. Follow. Le 8 octobre 1891, il jetait à la mer, sur la côte orientale de l'Angleterre, à Redcar (comté d'York), une bouteille contenant un papier priant celui qui la trouverait d'indiquer le lieu et la date de sa découverte. Six mois plus tard, le 12 avril 1892, la bouteille était ramassée par un pêcheur à la hauteur de l'île de Hjelmesand, à l'extrémité septentrionale de la Norvège. Elle avait fait, pendant ce laps de temps, un trajet d'au moins 2 240 kilomètres. Ce fait confirme l'existence dans la mer du Nord d'un courant qui, partant de la côte orientale de la Grande-Bretagne, se dirigerait d'abord au S.-E., puis longerait la côte continentale dans la direction du Nord. » (FROIDEVAUX, 1892).

« On jette à la mer des bouteilles contenant l'indication du jour et de l'endroit où elles ont été lancées, avec l'adresse d'une amirauté quelconque. Si quelqu'un en repêche une, il expédie le papier qu'elle contient, en y ajoutant l'indication de la place et du jour de la trouvaille. Cela donne donc le point de départ, celui d'arrivée et le temps employé à la translation. On dresse avec cela des cartes très instructives. Mais il faut lancer une multitude de bouteilles pour que quelques-unes soient repêchées. Mille dangers les attendent, outre leur petitesse dans l'immensité des océans. Il y en a même qui sont submergées par le poids des animaux de surface qui viennent coller leurs coquilles à ces rochers flottants, qui sont les bienvenus pour eux. » (CHAIX, 1890).

Au XIX^e siècle, la circulation océanique était très peu connue, observée et comprise, en raison

des difficultés méthodologiques, technologiques et environnementales propres à l'océanographie. En effet, l'océan couvre 70 % de la surface du globe, avec une profondeur moyenne de 3000 m et la pénétration de la lumière y est très limitée, ce qui rend son exploration particulièrement complexe. L'eau salée, hautement corrosive, endommage rapidement les instruments, compliquant toute observation durable. La circulation océanique a donc été majoritairement étudiée de façon théorique, en s'appuyant sur les lois fondamentales de la mécanique des fluides qui reposent sur les équations de Navier-Stokes. Ces équations décrivent le mouvement d'un fluide selon deux principes : la conservation de la masse et la conservation de la quantité de mouvement (seconde loi de Newton). Elles constituent ainsi les équations primitives de l'océan et servent de base à tous les modèles de circulation.

Les premiers modèles numériques de MUNK (1950), SVERDRUP, (1947) et STOMMEL (1957) dérivés de ces équations primitives, décrivent à l'aide de fortes simplifications, une circulation de grande échelle stationnaire, ne variant alors pas dans le temps et l'espace. Dans ces modèles, les courants sont en équilibre géostrophique : la force de Coriolis, liée à la rotation de la Terre, compense le gradient horizontal de pression. Ce gradient est créé par les variations de densité de l'eau (fonction de sa température et de sa salinité) et par l'action du vent en surface. L'équilibre géostrophique conduit à la formation des gyres subtropicaux sur lesquels sont retrouvés les célèbres courants océaniques tels que le *Gulf Stream* et le *Kuroshio* et crée la circulation océanique générale, appelée circulation thermohaline (figure 1.2a,b).

Cependant, cette vision stationnaire, aujourd'hui considérée comme extrêmement simplifiée, a été affinée à partir des années 1960. Les premières mesures *in situ* de haute-résolution (quelques jours/kilomètres), les observations satellitaires, l'invention des bouées dérivantes et la montée en puissance de la vitesse de calcul ont révélé la nature non-stationnaire de l'écoulement océanique, sous forme de cohortes de tourbillons (ex. RICHARDSON, 1980). Cette importante et fascinante variabilité spatio-temporelle est illustrée par l'animation *Perpetual Ocean* de la NASA (https://svs.gsfc.nasa.gov/3827/#media_group_351520). Notamment, la figure 1.2c rend compte de la dynamique multi-échelle de l'océan : allant des courants principaux des gyres subtropicaux, aux tourbillons de plus petite échelle se détachant de ces courants.

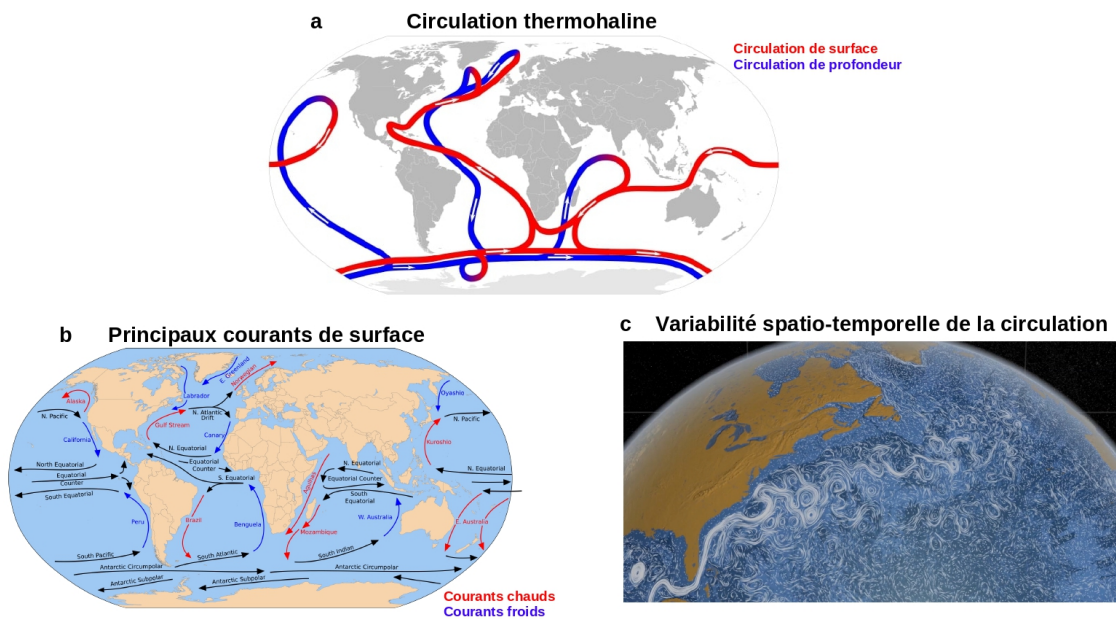


FIGURE 1.2. – **a** Circulation thermohaline : à grande échelle, la circulation est régie par les contrastes de densité. Les eaux chaudes et moins salées circulent en surface, tandis qu’au nord de l’Atlantique, le refroidissement et l’augmentation de la salinité favorisent la plongée en profondeur conduisant à la formation des eaux profondes (image : <https://reporterre.net/Dans-l-Atlantique-un-mega-courant-marin-pourrait-s-effondrer-d-ici-la-fin-du-siecle>). **b** Principaux courants de surface associés : ces courants redistribuent la chaleur et jouent un rôle déterminant dans la régulation du climat global (image : https://en.wikipedia.org/wiki/Ocean_current). **c** *Perpetual Ocean*, NASA. Visualisation de la circulation océanique produite à partir du modèle de circulation générale ECCO2, incluant la résolution des tourbillons. Le courant principal illustré est le *Gulf Stream*, comparable à une rivière turbulente plutôt qu’un long fleuve tranquille.

À grande échelle, l’énergie est injectée par des forces externes telles que le vent, qui agit sur des structures de type gyres et grands courants en équilibre géostrophique, tandis que la topographie du fond océanique module cette circulation en orientant les flux. Cependant, le caractère non-linéaire de l’écoulement génère de la turbulence, entraînant un transfert d’énergie vers des structures plus petites. Les tourbillons de méso-échelle, de l’ordre de quelques centaines de kilomètres et de durée de vie de quelques mois, sont en équilibre cyclo-géostrophique, c’est-à-dire que la force centrifuge liée à la rotation d’un tourbillon, la force de Coriolis et le gradient de pression horizontale se compensent. L’énergie est ensuite transférée vers des tourbillons plus petits, qualifiés de sous-méso-échelle (de l’ordre de quelques dizaines de kilomètres) et plus éphémères (durée de vie de quelques semaines/jours), où l’équilibre géostrophique n’est plus respecté, l’écoulement est agéostrophique. Cette cascade énergétique se poursuit jusqu’à l’échelle de Kolmogorov $O(\text{mm})$, où l’énergie est finalement

dissipée sous forme de chaleur par viscosité.

Les différentes échelles spatio-temporelles de la circulation océanique s’emboîtent et interagissent, jouant un rôle central dans le fonctionnement du climat, des cycles biogéochimiques et des écosystèmes marins, en assurant le transport et la redistribution de propriétés physiques et biogéochimiques (température, salinité, concentrations en dioxyde de carbone, oxygène dissous et sels nutritifs) sur quelques millimètres à plusieurs dizaines de milliers de kilomètres. Les principaux processus physiques et biologiques étudiés grâce à la modélisation numérique ainsi qu’aux observations satellitaires et *in situ* sont résumés sur la [figure 1.3](#).

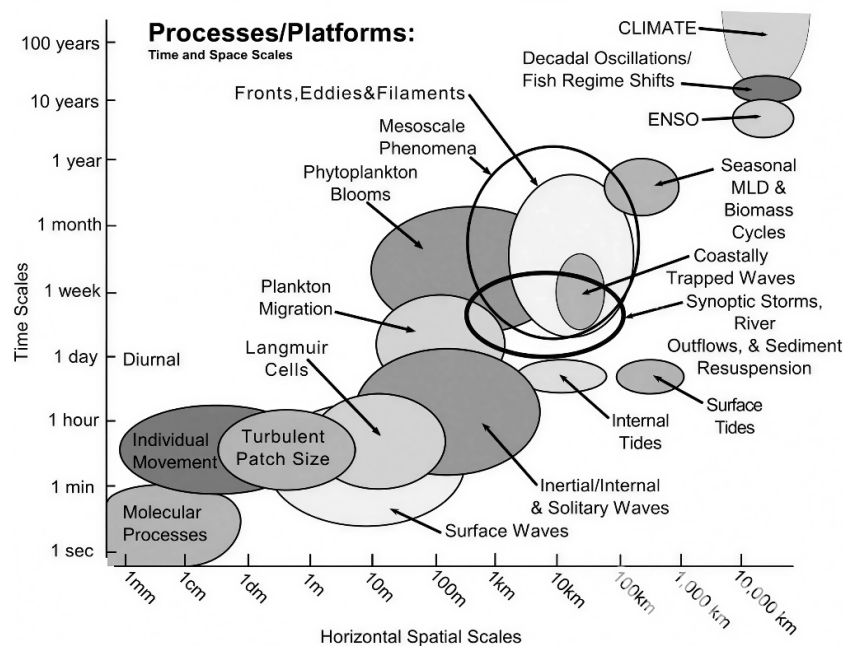


FIGURE 1.3. – Diagramme temps-espace des principaux processus physiques et biologiques de l’océan. D’après DICKEY (2003)

1.1.2. Un océan vivant

« On almost any ocean there is day after day when scarcely a bird, beast, or fish appears to break the monotony, and contrasted with this, here and there a few minutes or hours of teeming abundance, when every field of the binoculars shows a dozen birds or a hundred, and porpoises, orcas, or that cyno-sure of all passengers’ eyes, « real whales », are seen on every hand. Why should things be so badly arranged? » (BROOKS, 1934)

1.1.2.1. Organismes phytoplanctoniques

L'océan est donc un système fluide multi-échelle régi par des lois physiques qui engendrent une circulation à la fois ordonnée (circulation thermohaline) et chaotique (forte composante tourbillonnaire). Ce système structure et abrite également un monde vivant hétérogène. En particulier, il abrite des organismes planctoniques, qualifiant l'ensemble des organismes dérivant passivement avec les courants.

Comme sur les continents, la vie marine s'organise au sein de réseaux trophiques, décrivant les relations « qui se nourrit de qui ». Elton, en 1927 stipulait : « *There are in fact, chains of animals linked together by food, and all dependent in the long run upon plants* » (ELTON, 1927). Ce lien nutritif entre les organismes vivants est référencé sous le terme de chaîne trophique. Les réseaux trophiques décrivent l'ensemble des chaînes trophiques reliant les organismes d'un écosystème et organisent la circulation de l'énergie depuis les producteurs primaires, jusqu'aux super-prédateurs (TRITES, 2003). Dans l'océan, les producteurs primaires sont dominés par le phytoplancton, qui constitue la fraction photosynthétique du plancton (constitué d'organismes unicellulaires microscopiques). Ces organismes photosynthétiques convertissent le CO_2 en biomasse grâce à l'énergie lumineuse (photosynthèse) et constituent la ressource fondamentale des consommateurs primaires. Ces derniers regroupent principalement le zooplancton, qui constitue la fraction animale du plancton (copépodes, euphausiacés, protozoaires, organismes gélatineux). Ils sont à leur tour consommés par des prédateurs secondaires et tertiaires alimentant alors les niveaux trophiques supérieurs où se trouvent les grands prédateurs. Un compartiment particulier du réseau est constitué par la boucle microbienne. Les procaryotes hétérotrophes (bactéries et archées) dégradent la matière organique dissoute et particulaire, recyclant le carbone et les nutriments vers les producteurs primaires via le processus de respiration.

La structure et le fonctionnement des réseaux trophiques marins présentent une forte variabilité spatio-temporelle (BRODEUR et PEARCY, 1992) et sont intimement liés aux cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore (WELTI et al., 2017). Ainsi la vie marine repose sur l'organisation de ces réseaux trophiques qui constituent des systèmes dynamiques, complexes et essentiels au fonctionnement des écosystèmes.

Les organismes phytoplanctoniques représentent la base des réseaux trophiques. Ils sont extrêmement diversifiés, en termes de formes et de tailles (LITCHMAN et al., 2010, figure 1.4). Ils rassemblent plusieurs groupes taxonomiques majeurs : les diatomées (algues silicifiées), les dinoflagellés (souvent mobiles grâce à deux flagelles et parfois capables de mixotrophie), les coccolithophoridés (recouverts de plaques calcaires), les cyanobactéries (procaryotes

photosynthétiques tels que *Prochlorococcus* et *Synechococcus*), ainsi que diverses algues vertes ou brunes.

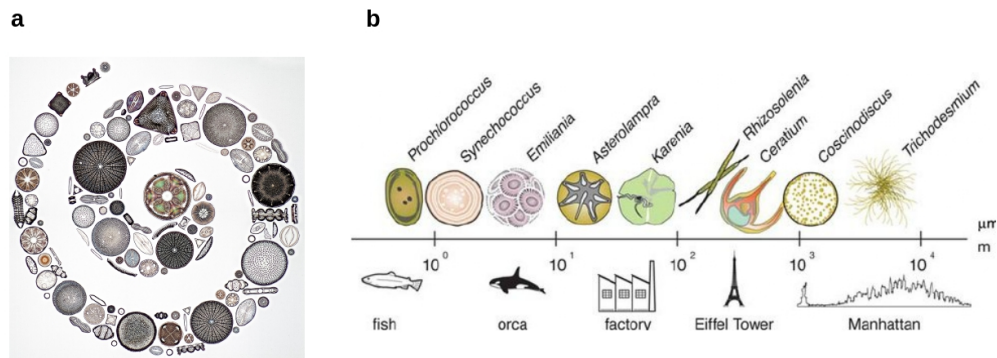


FIGURE 1.4. – Représentation artistique et schématique de la diversité de forme et de taille du phytoplancton. **a** Disposition en spirale de diatomées (<http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artjun15/sb-Diatom-Arranging.pdf>). **b** Comparaison de l'éventail de taille du phytoplancton relativement à des objets macroscopiques, d'après FINKEL et al. (2010).

Le phytoplancton est généralement classé en fonction de la taille des cellules, un critère qui constitue un déterminant majeur de leur physiologie et de leur rôle écologique (figure 1.5). On distingue ainsi le picophytoplancton (taille < 2-3 μm), composé principalement de cyanobactéries et de petits eucaryotes, le nanophytoplancton (2-3 < taille < 20 μm), regroupant notamment de petites algues eucaryotes comme certaines diatomées, et le microphytoplancton (20-200 μm), comprenant des diatomées de plus grande taille ainsi que des dinoflagellés (SIEBURTH et al., 1978).

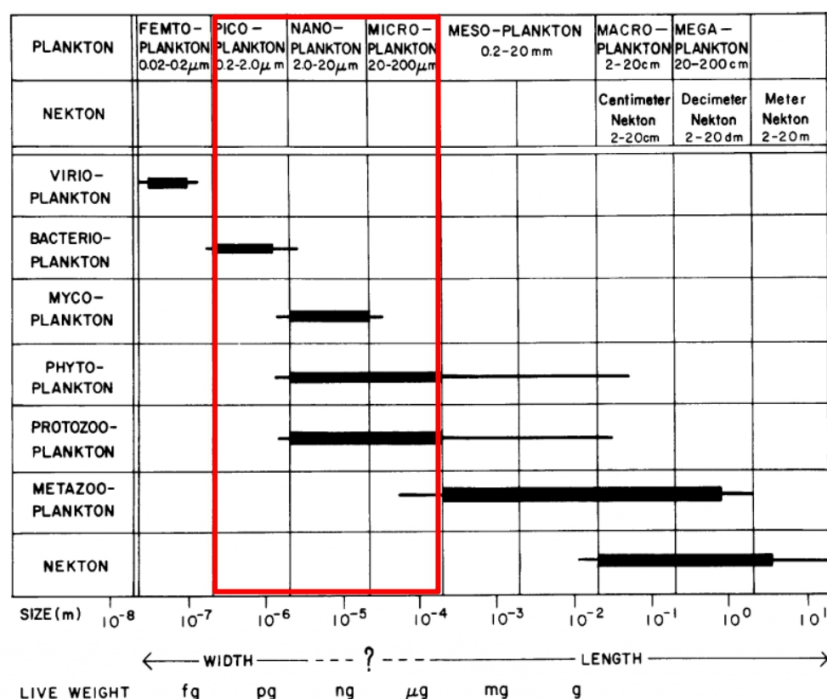


FIGURE 1.5. – Distribution des différents compartiments taxonomiques et trophiques du plancton selon un spectre de fractions de taille et de poids. L’encadré rouge indique les trois classes de taille auxquelles appartient le phytoplancton tel que défini aujourd’hui (micro-organisme photosynthétique). Cette classification constitue aujourd’hui une référence standard dans la littérature. D’après SIEBURTH et al. (1978).

Les caractéristiques physiologiques du phytoplancton, en tant qu’organisme autotrophe reposent sur sa capacité à capter la lumière, à utiliser le CO_2 et les nutriments dissous (nitrate, phosphate, silicate, fer) pour produire de la matière organique via la photosynthèse. Ce processus est rendu possible par la chlorophylle, principal pigment photosynthétique, qui absorbe l’énergie lumineuse nécessaire à la fixation du carbone. La teneur en chlorophylle est ainsi couramment utilisée comme un *proxy* de la biomasse phytoplanctonique et constitue un indicateur clé de la production primaire océanique (HUOT et al., 2007).

En raison de leur petite taille et de leur rapport surface/volume élevé, ces organismes présentent une forte efficacité d’absorption des nutriments, en particulier pour les cellules de picophytoplancton (RAVEN, 1998). Ils sont directement influencés par les conditions abiotiques de leur environnement : disponibilité en lumière, concentration en nutriments, température et stratification de la colonne d’eau. La dynamique du phytoplancton est rythmée par un cycle de vie diurne (figure 1.6). Les cellules se reproduisent rapidement et principalement par division asexuée permettant des taux de croissance exponentiels pouvant atteindre plus

d'une division par jour dans des conditions optimales (MOREL, 1987). La mortalité du phytoplancton survient par sénescence naturelle, par broutage par le zooplancton, par infection virale ou encore par sédimentation des cellules vers les fonds marins. La dynamique du phytoplancton repose principalement sur l'équilibre entre régulation ascendante (*bottom-up*), contrôlée par la disponibilité des ressources, et descendante (*top-down*), imposée par les prédateurs zooplanctoniques (WOLLRAB et al., 2012).

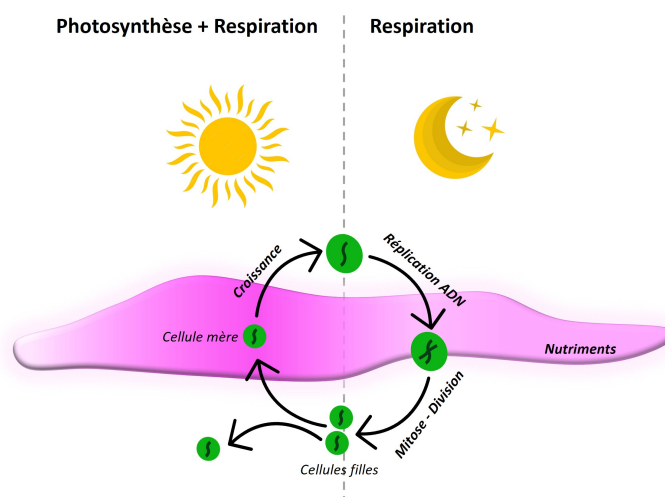


FIGURE 1.6. – Représentation schématique et simplifiée du cycle cellulaire des cellules phytoplanctoniques. Le cycle cellulaire suit, de manière générale, les étapes classiques de croissance, de réplication de l'ADN et de mitose, aboutissant à la division d'une cellule mère en deux cellules filles. Ce processus se produit dans la couche de surface et est étroitement synchronisé avec le cycle nyctéméral. Durant la journée, la photosynthèse permet l'accumulation de réserves énergétiques, favorisant la croissance cellulaire. La nuit, l'ADN se réplique, et la division cellulaire survient généralement en fin de nuit ou au petit matin, lorsque les réserves accumulées assurent une division efficace.

Le phytoplancton joue un rôle essentiel non seulement pour les réseaux trophiques mais aussi pour les cycles biogéochimiques globaux. Bien qu'il ne représente qu'environ 2% de la biomasse photosynthétique terrestre, le phytoplancton assure près de 45 à 50% de la production primaire annuelle de la planète (BERTRAND et al., 2014), en fixant environ 50 Gt de carbone dissous chaque année (BASU et MACKEY, 2018). Une partie de cette production est recyclée localement via la boucle microbienne, tandis qu'une fraction est exportée en profondeur par la sédimentation et contribue au stockage de carbone dans l'océan profond et le sédiment. Le phytoplancton représente ainsi le point de départ de la pompe biologique du carbone (BERTRAND et al., 2014; BASU et MACKEY, 2018).

1.1.2.2. Biodiversité marine

La notion de diversité biologique est née avec les travaux de LOVEJOY et PADUA en 1980, qui la définit comme la variété et la variabilité de toute la vie sur Terre. Le terme de biodiversité est né en 1986 lors du premier forum national sur la diversité biologique aux États-Unis (WILSON et al., 1988). La biodiversité désigne la variété des organismes vivants et de leurs interactions à toutes les échelles, incluant la diversité génétique, la diversité des espèces et la diversité des communautés biotiques et des processus biologiques et écologiques associés (SWINGLAND, 2001).

L'océan représente le berceau de la vie, et héberge une biodiversité unique et intrigante, jouant un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes marins et terrestres. La biodiversité marine reste cependant très partiellement connue et comprise car, en plus des contraintes importantes liées à la difficulté d'explorer l'océan (taille immense, obscurité, sels corrosifs) d'importants facteurs environnementaux n'existant pas sur les continents se manifestent.

Parmi ces défis, il y a le perpétuel mouvement de l'océan, limitant l'accès aux ressources (oxygène, sels nutritifs, lumière) et les déplacements, en particulier pour les organismes planctoniques dont les capacités natatoires sont limitées voire inexistantes. De plus, à grande échelle, l'environnement marin se caractérise par de forts contrastes dans les cycles biogéochimiques générant une hétérogénéité spatiale dans la distribution de propriétés comme la chlorophylle (d'après les résultats des campagnes JGOFS, FASHAM et al., 2001). En particulier, les grands gyres subtropicaux de l'océan, en raison d'une forte stratification annuelle, sont caractérisés par des conditions oligotrophes voire ultra-oligotrophes, définies par une production de biomasse et des concentrations en nutriments faibles (MOREL et al., 2010; MOUTIN et RAIMBAULT, 2002, figure 1.7).

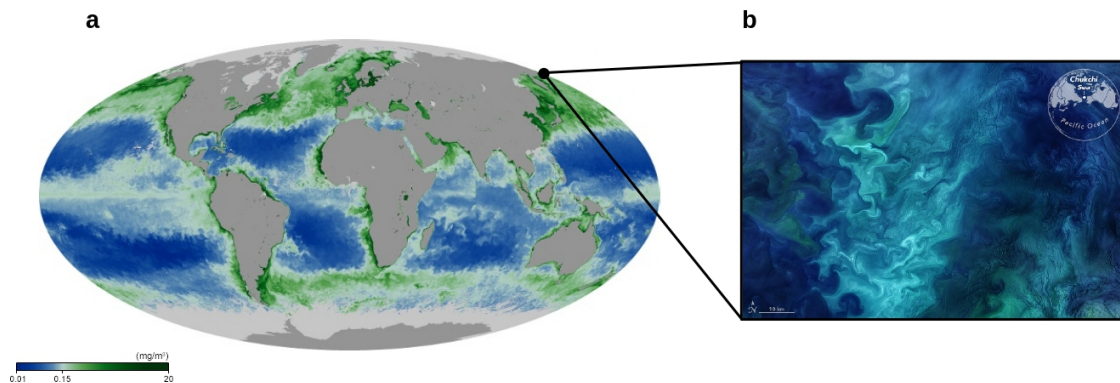


FIGURE 1.7. – **a** Carte globale de la concentration en chlorophylle de surface (avril 2023). **b** Image de chlorophylle dans la mer Chukchi (juin 2018). Ces images sont obtenues à partir des observations MODIS du satellite Aqua de la NASA (https://earthobservatory.nasa.gov/global-maps/MY1DMM_CHLORA).

Les régions oligotrophes abritent des écosystèmes distincts des zones plus productives (ex. régions côtières ou d'*upwelling*), caractérisées par une dominance de petites cellules adaptées à la faible disponibilité en nutriments. Les réseaux trophiques y sont efficaces et équilibrés, avec un bilan quasi nul : la quasi-totalité de la production primaire est consommée et recyclée, respectivement par le zooplancton herbivore et par le réseau microbien (AZAM et al., 1983; WILLIAMS, 2013; DUARTE et al., 2013; ARMENGOL et al., 2019). À l'inverse, dans les zones plus riches en nutriments, les réseaux trophiques sont plus courts et très productifs, dominés par les chaînes classiques allant du phytoplancton au zooplancton et aux prédateurs de niveaux trophiques supérieurs, la boucle microbienne y jouant alors un rôle secondaire (ARMENGOL et al., 2019).

L'océan a alors été compartimenté en différentes biorégions à partir, principalement, de cartes de la concentration en chlorophylle (*proxy* de la biomasse phytoplanctonique), de la température de surface et de la profondeur de la couche de mélange (ex. LONGHURST et al., 1995; SARMIENTO et al., 2004; GURNEY et al., 2008; REYGONDEAU et al., 2013; FAY et MCKINLEY, 2014; KAVANAUGH et al., 2014). Cette classification permet de décrire des "biomes" qui constituent des milieux ayant un climat, une faune et une flore spécifiques témoignant de la particularité des conditions environnementales qui les définissent. À l'image des biomes terrestres, leur répartition suit en grande partie la latitude, distinguant ainsi les domaines polaires, tempérés, subtropicaux et équatoriaux (figure 1.8).

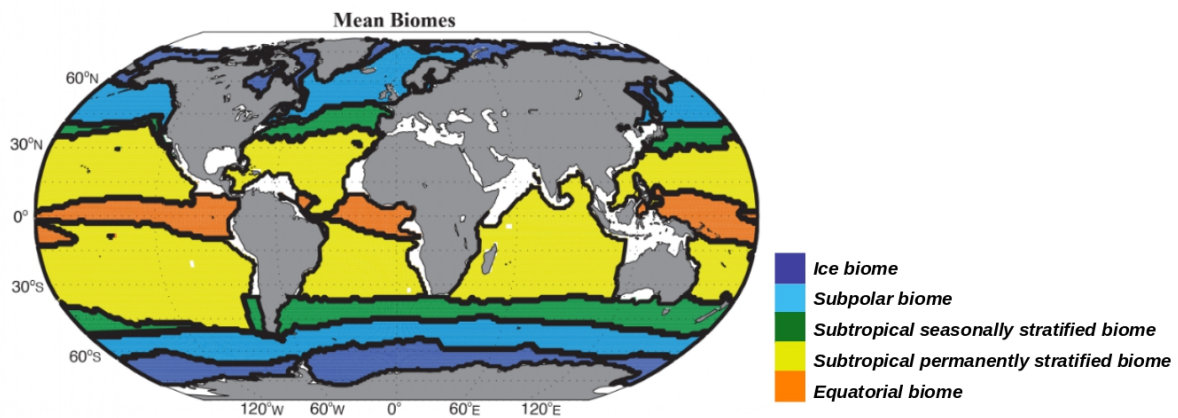


FIGURE 1.8. – Classification de l’océan global en biomes. D’après FAY et MCKINLEY.(2014).

Cependant, dans l’océan les biomes sont intimement liés à la circulation océanique générale, dont les grandes structures, telles que les gyres, en déterminent les frontières (LONGHURST, 2010). Par ailleurs, les images satellitaires de chlorophylle montrent que la répartition de la vie dans ces biomes est loin d’être homogène (MAHADEVAN, 2005). À des échelles plus fines, elles révèlent une organisation tourbillonnaire de la chlorophylle, comparable à une mosaïque (*patchiness* dans la littérature anglophone), et dont la présence est ubiquitaire dans l’océan (figure 1.7b). Cette organisation spatiale à l’échelle globale et à l’échelle locale souligne que la distribution, le fonctionnement des écosystèmes et donc la biodiversité marine sont fortement conditionnés par l’hétérogénéité physique et biogéochimique environnementale.

1.1.2.3. Communautés phytoplanctoniques

Une communauté écologique est définie comme un ensemble plurispécifique d’individus vivant dans le même espace géographique et entretenant entre eux des interactions (compétition, prédation, commensalisme, parasitisme...) (ex. BARBAULT et HOCHBERG, 1992; ALLEN et HOEKSTRA, 1995). La composition et la structure des communautés phytoplanctoniques jouent un rôle déterminant dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques et des écosystèmes marins (FALKOWSKI et al., 2004; LITCHMAN et KLAUSMEIER, 2008). En effet, les différentes espèces qui les constituent présentent des caractéristiques physiologiques et métaboliques variées, se traduisant par des modes distincts d’acquisition, d’utilisation et de transformation des éléments essentiels tels que le carbone, l’azote ou le phosphore.

Une façon d’étudier les communautés est donc de regrouper les espèces qui les composent

selon leurs traits fonctionnels, dont les caractéristiques influencent le fonctionnement des écosystèmes (MCGILL et al., 2006). Ce concept de fonctionnalité ne remet pas en cause le rôle écologique des espèces considérées individuellement, mais adopte une échelle taxonomique plus large, démontrée comme particulièrement pertinente pour l'étude des liens entre communautés phytoplanctoniques et processus biogéochimiques. Les groupes fonctionnels de phytoplancton, connus aussi sous le terme anglais de *PPhytoplankton Functional Types* (PFT, QUERE et al., 2005), rassemblent les espèces selon des traits tels que la taille cellulaire, les exigences nutritionnelles, les caractéristiques métaboliques ou leur affinité pour certains éléments chimiques.

Les PFT sont donc répartis dans les communautés selon leur affinité à un environnement donné. Il est fréquent de définir des espèces dites « glaneuses », et des espèces dites « opportunistes » (GROVER, 1990). Les glaneuses sont généralement de petite taille (comme les *Prochlorococcus* ou les *Synechococcus*), dotées d'une grande efficacité d'absorption des nutriments à faibles concentrations en raison de leur rapport surface/volume élevé, ce qui leur confère un avantage compétitif dans les environnements oligotrophes (AGAWIN et al., 2000). À l'inverse, les opportunistes, souvent de plus grande taille et à croissance rapide (comme les diatomées ou les dinoflagellés), tirent parti des conditions riches en nutriments, par exemple lors d'apports soudains au niveau des *upwellings* côtiers, ce qui leur permet de dominer temporairement une communauté (ex. TILSTONE et al., 2000).

Cette organisation fonctionnelle se reflète dans la distribution spatiale et temporelle des communautés phytoplanctoniques à l'échelle globale (DEMARCO et al., 2012; DUTKIEWICZ et al., 2020, figure 1.9). Dans les régions tempérées, la forte variabilité saisonnière des apports en lumière et en nutriments entraîne des efflorescences (*blooms*) phytoplanctoniques, où les espèces opportunistes prolifèrent rapidement. À l'inverse, dans les gyres subtropicaux oligotrophes, caractérisés par une stratification marquée et une disponibilité réduite en nutriments, la communauté est constamment dominée par les espèces glaneuses. Ainsi, la répartition des communautés de phytoplancton résulte de l'interaction entre dynamique physique, traits fonctionnels et conditions environnementales.

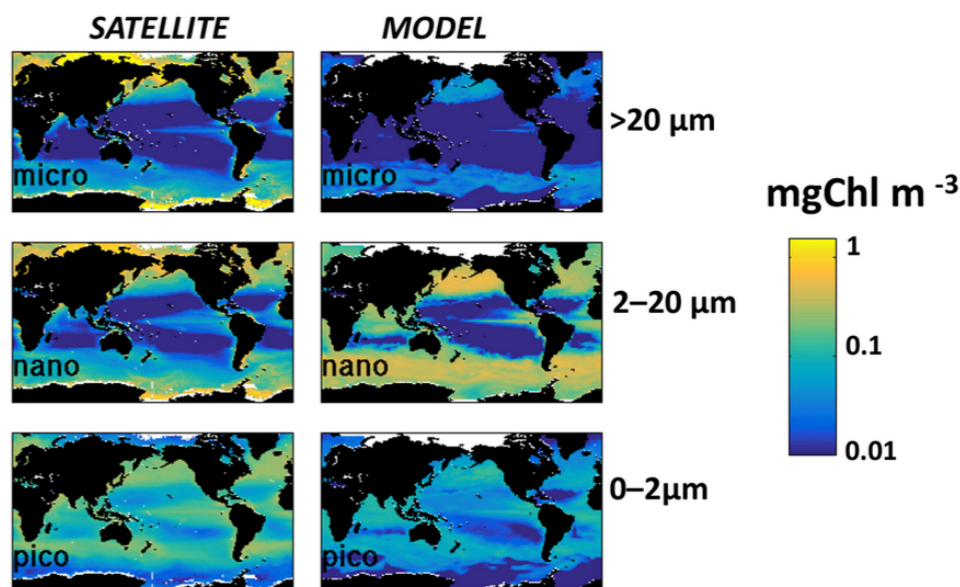


FIGURE 1.9. – Cartes de la distribution de la chlorophylle de surface pour les pico, nano et microphytoplancton d’après des observations satellite et des estimations numériques. D’après DUTKIEWICZ et al. (2020).

Toutefois, le rôle central de la compétition est encore débattu en écologie marine. Ainsi, la théorie de la neutralité écologique (HUBBELL, 2001) propose que les communautés sont principalement façonnées par des processus stochastiques et l’histoire évolutive des espèces, plutôt que par la stricte partition des niches. Cette théorie prédit à l’inverse de la compétition une immense diversité d’espèce.

Dans cette perspective, BEHRENFELD et al. (2021, 2025) ont introduit un cadre conceptuel original appliqué au phytoplancton. En considérant la très faible probabilité de compétition directe entre cellules individuelles, en raison de leur espacement physique dans la colonne d’eau, ils remettent en cause l’idée que la limitation nutritive impose systématiquement une compétition interspécifique. Selon eux, la composition des communautés reflète davantage les traits physiologiques propres aux espèces (ex. la tolérance aux carences, les stratégies trophiques) et leur interaction avec les herbivores. Ce modèle suggère que dans des environnements stables, les communautés tendent vers une dominance de petites cellules, en conséquence d’un contrôle *top-down* proportionnel aux tailles de proies (BEHRENFELD et al., 2021). En revanche, dans des environnements dynamiques, les décalages temporels prédateurs-proies (les prédateurs ne réagissent pas aussi vite que les proies) et les réponses physiologiques spécifiques aux perturbations favorisent temporairement les espèces de plus grande taille. Dans ce cadre, la diversité spécifique n’est pas principalement déterminée par la compétition directe pour les ressources, mais par un principe d’ « exclusion trophique », selon

lequel les interactions avec les herbivores limitent le nombre d'espèces pouvant coexister. Les abondances locales sont ensuite modulées par la dérive écologique, c'est-à-dire par des fluctuations aléatoires liées aux processus démographiques et à la dispersion.

1.1.2.4. Enjeux

Comprendre la vie dans l'océan représente un enjeu scientifique, écologique et sociétal majeur. En particulier, les communautés phytoplanctoniques assurent une multitude de fonctions écosystémiques essentielles : production de matière organique, recyclage des nutriments, régulation des flux biogéochimiques et maintien de la productivité globale des océans ainsi que de la biodiversité marine (LOREAU, 2000). Or, ce fonctionnement est soumis à des pressions croissantes liées aux activités anthropiques et au réchauffement climatique. Un enjeu central réside dans le rôle de l'océan dans la régulation du climat, via la pompe biologique du carbone. Ce mécanisme soutenu par le phytoplancton conditionne une part significative du stockage de carbone à long terme dans l'océan profond, et toute modification de son efficacité a des répercussions directes sur l'équilibre du système climatique. Les transformations en cours sont préoccupantes : par exemple, l'extension des zones oligotrophes liée à la stratification accrue des océans tend à réduire la disponibilité en nutriments et à homogénéiser la structure des communautés marines (POLOVINA et al., 2008; MORÁN et al., 2010). Cela affecte la production primaire, et donc la capacité de l'océan à séquestrer le carbone atmosphérique.

Ces changements ont des implications globales. La réorganisation des réseaux trophiques marins peut compromettre les ressources halieutiques, accentuer la vulnérabilité des écosystèmes et amplifier les rétroactions climatiques. L'étude de la vie océanique est donc une condition préalable pour comprendre et anticiper les réponses de la planète face au réchauffement climatique, mais aussi pour orienter les politiques de conservation et de gestion durable des océans.

Je tiens également à ajouter qu'au-delà des enjeux de gestion et de conservation, étudier le fonctionnement des écosystèmes marins à leurs propres échelles et en observant leurs dynamiques constitue une manière de se sensibiliser à la subtilité de l'existence, dont l'équilibre repose sur des interactions complexes à la fois fragiles et puissantes. Je pense que le travail du scientifique en décrivant et quantifiant ces processus permet aussi de mettre en lumière les liens profonds qui nous relient au fonctionnement de la nature, et dans ce cas à l'océan, dont l'importance et la beauté sont trop souvent négligées. Cette méconnaissance et ce détachement populaire participent, selon moi, aux déséquilibres et aux crises environnementales

auxquelles nous sommes confrontés aujourd’hui.

1.2. Couplage biophysique à fine-échelle

1.2.1. Qu’est-ce que la fine-échelle ?

La notion de fine-échelle, telle qu’employée dans ce manuscrit, n’a été réellement formalisée que récemment dans la littérature (MORROW et al., 2019; MANGOLTE et al., 2023; LÉVY et al., 2024). Elle désigne l’ensemble des processus de méso- et de sous-mésoéchelle, c’est-à-dire des structures océaniques dont la taille caractéristique s’étend de 1 à 100 km et dont la durée de vie varie de quelques jours à quelques mois. Ces structures physiques prennent des formes diverses : des tourbillons, des filaments (lignes étroites et allongées d’eau), ou encore des fronts, qui peuvent marquer la bordure d’un tourbillon, d’un filament, ou constituer la limite entre différents régimes hydrologiques, c’est-à-dire des masses d’eau aux propriétés physico-chimiques homogènes. Certaines de ces discontinuités physiques sont si marquées qu’elles sont parfois visibles à l’œil nu. Ainsi, Darwin notait déjà en 1889 l’observation étonnante d’un front océanique :

« In one day we passed through two spaces of water thus stained one of which alone must have extended over several square miles. . . The line where the red and blue water joined was distinctly defined. The weather for some days had been calm, and the ocean abounded, to an unusual degree, with living creatures. . . How do the various bodies which form the bands with defined edges keep together? . . . what causes the length and narrowness of the bands? . . . We must believe that the various organized bodies are produced in certain favourable places, and are thence removed by the set of either wind or water » (DARWIN, 1889)

Cette description souligne, dès le XIX^e siècle, l’influence des fronts de fine-échelle sur la vie marine. Avant d’aborder en détail cette étroite relation biophysique, il est toutefois essentiel de définir les fronts, de comprendre leur origine ainsi que les mécanismes physiques qui les animent.

Les front océaniques

Si l’océan peut être décrit comme une mosaïque, les fronts constituent les frontières de chaque élément (ACHA et al., 2015). En 1994, YODER et al. (1994), à partir d’images satellites, les décrivaient comme de simples lignes à la surface de la mer. Toutefois, les progrès technologiques récents en imagerie satellitaire et en mesures *in situ* à haute-résolution ont révélé que les fronts ne sont pas de simples discontinuités linéaires (MCWILLIAMS, 2016). En surface,

un front correspond à l'intensification d'un courant étroit et à l'affleurement d'un ensemble d'isothermes et/ou d'isohalines, dont les plus externes marquent leurs limites horizontales avec les masses d'eau adjacentes. Certains fronts, dits climatiques (ex. *Gulf Stream* ou le front Nord-Baléares en Méditerranée), sont persistants dans le temps et l'espace car liés à la circulation générale et présents à l'échelle du climat, alors que d'autres de plus petites échelles sont éphémères (PRANTS, 2022). Cependant, tous les fronts présentent une variabilité interne marquée, structurée par de forts gradients horizontaux de température, salinité et densité, qui les définissent comme des zones de transition plutôt qu'une limite nette. De plus faibles gradients verticaux se forment également dans les fronts. Ce sont donc des structures tridimensionnelles formées par des surfaces isopycnes inclinées (figure 1.10). À fine-échelle, ces structures ne sont pas stables dans le temps et possèdent un cycle de vie enclenché par le processus de frontogénèse. La frontogénèse se produit selon trois mécanismes majeurs (MCWILLIAMS, 2016, 2021; MAHADEVAN, 2016; LÉVY et al., 2018) :

- Convergence horizontale : lorsque deux masses d'eau de densité différentes convergent, les gradients horizontaux sont intensifiés et comprimés, concentrant les contrastes de densité sur de petites largeurs horizontales (figure 1.10).
- Cisaillement et étirement : les déformations exercées par des courants cisailants ou des tourbillons de méso ou de sous-mésoéchelle peuvent amplifier ou réorienter les gradients préexistants.
- Forçages externes : des contraintes telles que la tension du vent, les oscillations de marée, la présence d'obstacles (îles, caps, dorsales) peuvent initier ou maintenir des fronts.

Au sein des structures frontales ainsi générées, une intensification en surface des courants horizontaux et une circulation secondaire agéostrophique s'établissent. Cette dernière se traduit par des vitesses verticales intensifiées (de l'ordre de quelques dizaines de $m\ j^{-1}$, VÉLEZ-BELCHÍ et TINTORÉ, 2001), qui favorisent notamment le transport d'éléments tels que les sels nutritifs, établissant un lien direct entre la dynamique physique des fronts et les processus biogéochimiques associés (FREILICH et MAHADEVAN, 2019). Cette circulation secondaire agéostrophique contribue également à une restratification de la couche de surface de la colonne d'eau (LAPEYRE et al., 2006).

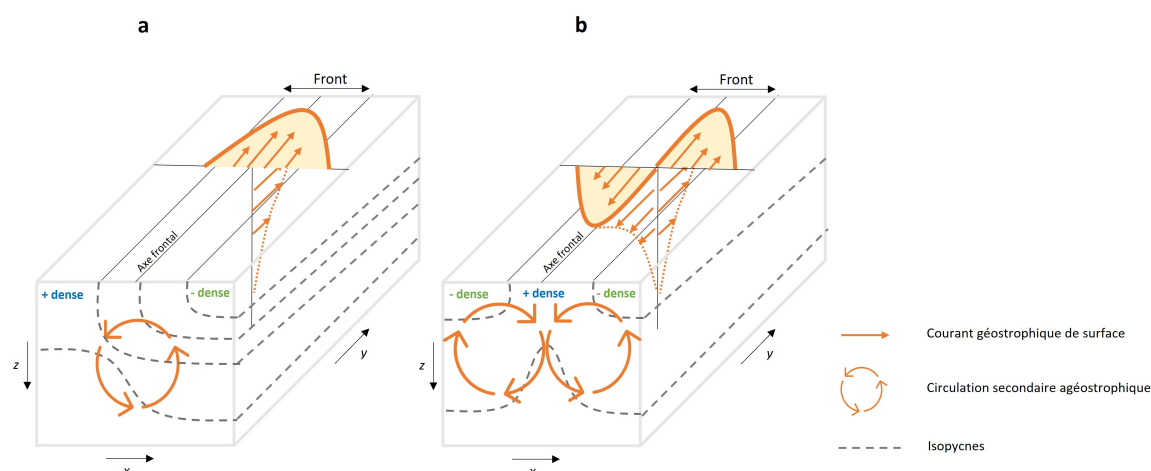


FIGURE 1.10. – Représentation schématique de la formation d'un front entre deux masses d'eau de densités différentes, se traduisant par une intensification des courants géostrophiques horizontaux et l'établissement d'une circulation agéostrophique verticale. Cela illustre le premier mécanisme décrit ci-dessus; les deux autres mécanismes ne sont pas représentés, car ils ne constituent pas la cause principale de la frontogénèse mais agissent plutôt comme des forçages additionnels. **a** Frontogénèse induite par la déformation d'un courant de grande échelle, conduisant à la formation d'un courant frontal intensifié. **b** Frontogénèse résultant de l'intrusion d'un filament d'eau de densité contrastée, générant des courants frontaux intensifiés de directions opposées. Adapté de MCWILLIAMS, 2016.

1.2.2. Effets des fronts de fine-échelle sur le phytoplancton

La répartition en mosaïque de la chlorophylle, ou *patchiness* (figure 1.7b), a été observée depuis longtemps par les océanographes, et son lien avec la circulation océanique a rapidement été proposé comme explication (MARTIN, 2005 et références dedans). Les premières études sur le couplage biophysique à fine-échelle reposaient sur des observations *in situ* de couleur de l'eau, souvent réalisées à l'œil nu. L'invention du premier fluorimètre en 1966 (LORENZEN, 1966), suivie en 1978 du premier satellite capable d'estimer la couleur de l'eau (CZCS, NASA), a marqué une avancée majeure. Toutefois, ces techniques, bien que révolutionnaires pour l'époque, restaient limitées par une résolution insuffisante pour étudier en détail le couplage biophysique de fine-échelle. Ce n'est qu'au cours des dernières décennies que des avancées significatives ont été possibles grâce à la combinaison de modèles numériques haute-résolution, bénéficiant d'une puissance de calcul suffisante, et de satellites de couleur de l'eau offrant une résolution spatio-temporelle améliorée (ex. SeaWiFS, MODIS, Sentinel-3/OLCI, PACE). Cela permet ainsi de simuler et d'étudier avec précision et justesse les processus de fine-échelle. Ces avancées ont permis de mieux comprendre les liens entre les structures physiques de fine-échelle et la répartition des communautés

phytoplanctoniques. Parallèlement, les campagnes de terrain ont montré qu'il est possible de cibler expérimentalement certaines de ces structures (ex. SHCHERBINA et al., 2015; PASCUAL et al., 2017; PETRENKO et al., 2017; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2020; TZORTZIS et al., 2021; FREILICH et MAHADEVAN, 2021; GRAY et al., 2024).

Tout d'abord, les fronts de fine-échelle influencent la distribution du phytoplancton en structurant les communautés planctoniques, en agissant comme des frontières hydrodynamiques entre deux masses d'eau différentes (figure 1.11). Les travaux de D'OVIDIO et al. (2010), s'appuyant sur des données multi-satellites (télédétection, altimétrie), montrent que le *patchiness* du phytoplancton est fortement organisé par la présence de fronts, qui séparent des communautés caractérisées par des PFT dominants (figure 1.12). Cette structuration biophysique repose essentiellement sur la résonance entre les échelles temporelles des processus physiques de fine-échelle et celles de la durée de vie des efflorescence de phytoplancton. Les auteurs introduisent alors le concept de « niches fluïdo-dynamiques », définies, en reprenant leurs termes, comme : « *water patches of contrasted physicochemical characteristics, capable of sustaining the emergence of different dominant types* ». Ces niches se caractérisent par leur nature dynamique : elles se déplacent dans le temps et l'espace, formant des environnements éphémères mais favorables au développement et à la diversification des communautés phytoplanctoniques.

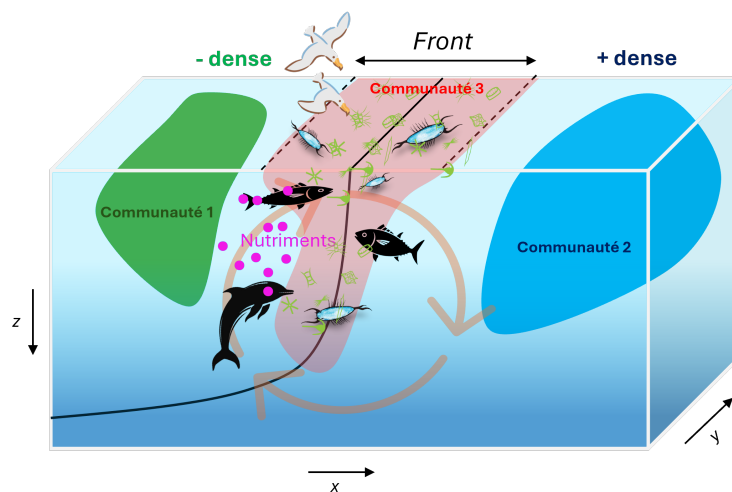


FIGURE 1.11. – Représentation schématique du couplage biophysique dans les fronts de fine-échelle. Adapté de XING et al. (2023).

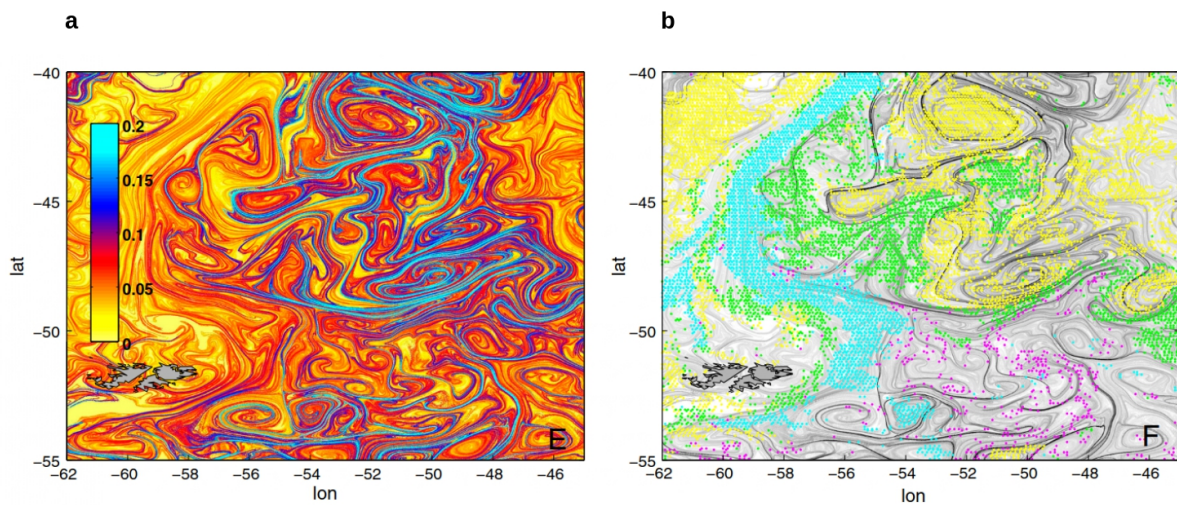


FIGURE 1.12. – Effet structurant des fronts océaniques. **a** Dynamique de surface caractérisé par les taux d’étirements du fluide (dérivée de l’altimétrie). **b** PFT dominants observés. D’après D’OVIDIO et al. (2010).

Ces observations satellitaires sont confirmées par des études *in situ*. Par exemple, CLAYTON et al. (2014) ont montré que le front du Kuroshio séparait deux communautés phytoplanctoniques distinctes, correspondant aux grands biomes subpolaire et subtropical (figure 1.8), séparés par ce front de grande échelle. À une échelle plus fine, TAYLOR et al. (2012), dans un front du *California Current Ecosystem* (CEE), ont mis en évidence un gradient sud-nord dans la distribution des taxons, caractérisé par davantage de *Prochlorococcus* dans les eaux plus chaudes et de *Synechococcus* dans les eaux plus froides. De même, TZORTZIS et al. (2021), dans un front de Méditerranée occidentale, ont confirmé leur effet structurant sur les communautés, cette fois en milieu oligotrophe, en observant un gradient sud-nord avec davantage de picophytoplancton dans les eaux plus chaudes et de microphytoplancton dans les eaux plus froides. Ces contrastes dans la distribution des communautés est attribué aux histoires distinctes des masses d’eau adjacentes au front, qui ne présentent pas les mêmes conditions biogéochimiques.

Par ailleurs, les fronts constituent des zones de transition présentant une structure 3D au sein de laquelle les organismes peuvent se concentrer et interagir. Cette caractéristique met en évidence leur deuxième effet majeur les qualifiant de *hotspots* biologiques (figure 1.11). En effet, les observations satellitaires de couleur de l’eau, les mesures *in situ* et les simulations numériques montrent de manière récurrente que les fronts océaniques de fine-échelle sont souvent associés à une intensification notable de la production primaire (ex. RYAN et al.,

2010; WOODSON et LITVIN, 2015; BELKIN, 2021), ainsi qu'à la présence abondante de nombreuses formes de vie animale allant du zooplancton, jusqu'aux grands prédateurs comme par exemple les éléphants de mer (ex. DELLA PENNA et al., 2015; COTTÉ et al., 2015; LEHAHN et al., 2018; SIEGELMAN et al., 2019).

L'utilisation de modèles numériques couplés physique-biologie de haute-résolution a permis d'évaluer et de quantifier l'influence de ces fronts sur les flux biogéochimiques et la dynamique des communautés planctoniques. Les simulations pionnières de MAHADEVAN et ARCHER (2000), SPALL et RICHARDS (2000) et LÉVY et al. (2001) ont montré qu'une résolution numérique adaptée, capable de représenter les structures de fine-échelle induit en surface une augmentation significative (jusqu'à 2 fois plus) de la production primaire et de la biomasse locale (figure 1.13).

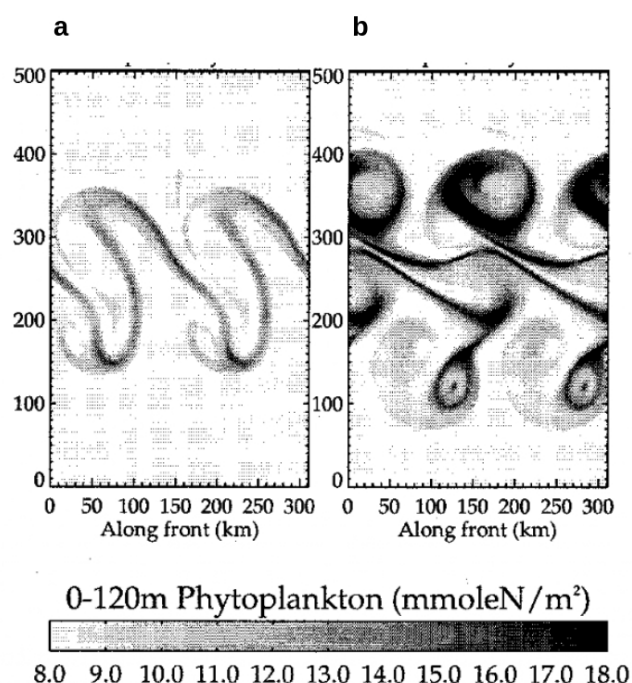


FIGURE 1.13. – Effet *hotspot* des fronts océaniques. Carte de la biomasse de phytoplancton simulée à une résolution de **a** méso-échelle et **b** sous-méso-échelle. D'après LÉVY et al. (2001).

Parallèlement, des travaux théoriques comme ceux de MARTIN et al. (2001) et RIVIÈRE et PONDAVEN (2006) ont démontré à partir de modèle simplifié que la dynamique frontale pouvait modifier les distributions relatives des classes de taille phytoplanctonique en favorisant le développement rapide de cellules de grande taille. Plus récemment, les travaux de

modélisation de MANGOLTE et al. (2022) ont montré à partir d'un modèle plus complexe que les fronts énergétiques des systèmes de *Western Boundary Currents* (WBC), associés à une production primaire intensifiée, constituent des environnements distincts favorables au développement du microphytoplancton mais défavorables aux pico- et nanophytoplancton. Ces auteurs ont également mis en évidence une diversité taxonomique plus élevée dans les fronts que dans les masses d'eau adjacentes. L'année suivante, MANGOLTE et al. (2023) ont confirmé l'influence de ces fronts énergétiques sur la diversité locale des communautés en analysant plusieurs taxons planctoniques le long de transects réalisés dans les fronts du CEE. Ils ont notamment mis en évidence une biomasse accrue de diatomées dans la zone frontale, en accord avec les observations de TAYLOR et al. (2012) dans la même région et de GRAY et al. (2024) dans le *Gulf Stream*. De plus rares études en milieu oligotrophe ont également montré des changements de communautés aux cœur des fronts (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2021). Une étude très récente basée sur des images satellitaires de température et de chlorophylle montre que les fronts de fine-échelle de l'Atlantique Nord entraînent des changements marqués de communautés phytoplanctoniques, avec un basculement vers des cellules de plus grande taille, observé dans chacun des biomes de la région (LÉVY et al., 2025). Ces effets combinés sur la production primaire et la composition planctonique témoignent d'un rôle majeur des fronts comme régulateurs locaux de la biodiversité et des réseaux trophiques marins.

1.2.3. Mécanismes sous-jacents à l'effet des fronts

Les réflexions actuelles, suggèrent que même si l'effet direct des fronts de fine-échelle est local, leur caractère ubiquiste permet une influence globale via des mécanismes de connexion vers les grandes échelles (LÉVY et al., 2024). Ils peuvent servir au soutien de la production primaire dans les régions oligotrophes. Notamment, dans les gyres subtropicaux, les fronts pourraient représenter des « îlots » de productivité qui contribuent à maintenir la production primaire et secondaire (ex. MOURIÑO et al., 2004; ALLEN et al., 2005). Ils représentent ainsi un mécanisme crucial pour la persistance des communautés biologiques dans ces zones oligotrophes, jouant un rôle potentiel clé dans le maintien de la diversité face au changement climatique (LÉVY et al., 2024). De plus, en favorisant la production en surface la dynamique frontale contribue également à l'export en profondeur de matière organique (BOYD, 2015). Ce processus pourrait soutenir les communautés benthiques et contribuer au rôle de l'océan dans le cycle global du carbone. Cependant, l'activité des fronts semble modifiée par le réchauffement climatique, avec un affaiblissement dans les gyres équatoriaux et subtropicaux associé à une diminution de la concentration en chlorophylle, et une intensification aux hautes latitudes associé à une

augmentation de la chlorophylle (YANG et al., 2023). Comprendre les processus par lesquels la production primaire et la composition des communautés phytoplanctoniques sont modifiées au niveau des fronts constitue alors une source précieuse de connaissances.

Plusieurs processus physiques et biologiques interdépendants ont été proposés pour expliquer pourquoi les fronts constituent des zones de forte activité biologique. Un cadre conceptuel classifiant ces processus et basé en partie sur des observations *in situ* mais essentiellement sur des résultats de modélisation existe déjà, distinguant trois scénarios complémentaires (LÉVY et al., 2018, figure 1.14) :

Passif : Le scénario passif décrit la redistribution spatiale des propriétés biogéochimiques par advection, sans modification directe des taux de croissance phytoplanctoniques.

Il repose sur l'étirement horizontal en surface des champs de chlorophylle par les courants de méso- et de sous-mésoéchelle, transformant ainsi le paysage phytoplanctonique de grande échelle en structures plus fines délimitées par des gradients marqués. Il existe également des couches phytoplanctoniques de sous-surface se formant par l'étirement et le cisaillement des gradients de phytoplancton existants, via étirement horizontal, cisaillement vertical et mouvements descendants frontaux. Ces processus créent des couches de chlorophylle inclinées et minces, parfois entrelacées, à partir de patches initialement en surface ou déjà en profondeur.

Toutefois, attribuer la formation de patches de fine-échelle uniquement à ce scénario reste délicat, car ces structures peuvent également résulter d'autres mécanismes, indépendants du transport passif.

Actif : Le scénario actif correspond à l'influence des processus physiques sur les taux de croissance du phytoplancton, à travers la modulation des apports en nutriments et de l'exposition lumineuse qui déterminent le contrôle *bottom-up* des communautés.

Il repose sur l'existence au sein des fronts de vitesses verticales intensifiées capables de générer des flux biogéochimiques. Celles-ci peuvent, par exemple, injecter dans la couche euphotique des nutriments stimulant la croissance cellulaire, ou encore modifier la répartition verticale des populations d'espèces, qui voient alors leurs taux de croissance affectés par leur nouveau milieu. La re-stratification frontale superficielle peut également intensifier la production en maintenant les cellules dans la couche éclairée. Les vitesses verticales peuvent aussi être descendantes, entraînant nutriments et cellules en profondeur, vers des zones appauvries en lumière, ce qui se traduit par une diminution de la production en surface.

L'efficacité de ce scénario dépend de la profondeur de pénétration des vitesses verticales : pour soutenir la croissance, elles doivent atteindre des couches situées sous la nutricline afin d'alimenter significativement la zone euphotique en nutriments. Ce processus est étroitement conditionné par la persistance et l'intensité des fronts, et il varie fortement selon la saisonnalité.

Réactif : Le scénario réactif intègre des rétroactions écologiques complexes, où les différences de taux de croissance, de comportements ou de pertes au sein des communautés frontales, pouvant être liées aux interactions trophiques et donc déterminer le contrôle *top-down* des communautés phytoplanctoniques.

Les scénarios passif et actif modifient la distribution des communautés, les flux de nutriments et la disponibilité de la lumière, ce qui concentrent les cellules et stimulent leur croissance. Les organismes marins réagissent de plusieurs manières : le zooplancton s'accumule dans les zones riches en proies, tandis que le phytoplancton peut ajuster sa flottabilité ou sa migration verticale pour optimiser l'utilisation de la lumière et l'accès aux nutriments. Les effets se propagent jusqu'aux prédateurs supérieurs, qui ciblent souvent les fronts, créant des écotones biologiques (ie. transition entre deux écosystèmes) où la production et les interactions trophiques sont intensifiés.

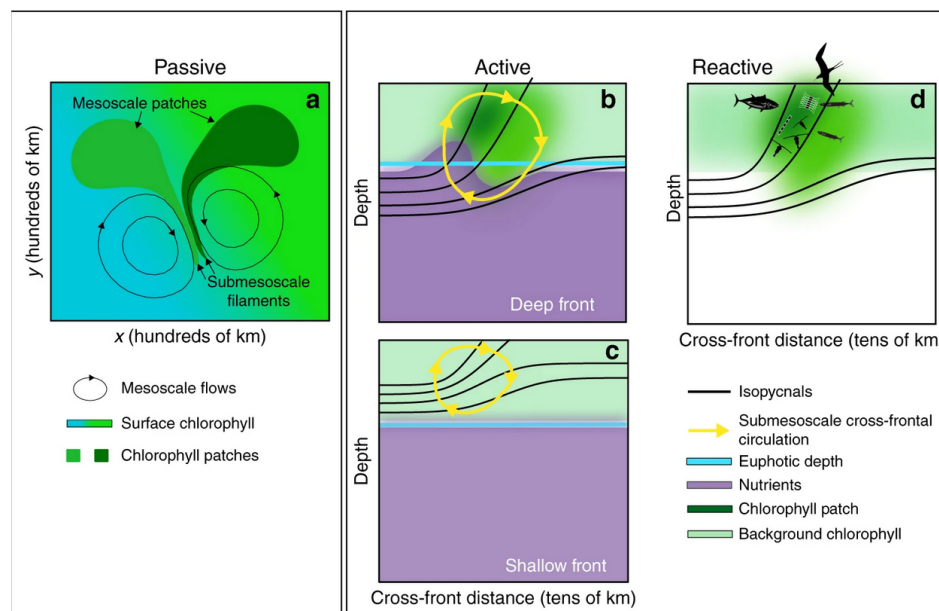


FIGURE 1.14. – Représentation schématique des scénarios passif, actif et réactif. D'après LÉVY et al. (2018).

1.3. Étudier le couplage biophysique de fine-échelle : moyens d'étude

1.3.1. Approche Lagrangienne

La dérivée Lagrangienne ($\frac{DC}{Dt}$) exprime la variation d'une propriété C (température, salinité, concentration en nutriments, ...) d'une particule de fluide en mouvement. Autrement dit, elle exprime le déplacement spatio-temporel d'une variation Eulérienne locale ($\frac{\partial C}{\partial t}$) :

$$\frac{DC}{Dt} = \frac{\partial C}{\partial t} + u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} + w \frac{\partial C}{\partial z}$$

où :

- $C(x, y, z, t)$: propriété du fluide (température, salinité, concentration, etc.),
- (u, v, w) : composantes de la vitesse du fluide,
- $\frac{\partial C}{\partial t}$: variation locale de C (dérivée Eulérienne),
- $u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} + w \frac{\partial C}{\partial z}$: transport de C par le mouvement du fluide.

La dérivée Lagrangienne mesure donc le changement total ressenti par une particule se déplaçant avec le courant, en intégrant à la fois la variation locale et le transport par le fluide. Elle permet ainsi de suivre l'histoire complète d'une particule le long de sa trajectoire, contrairement à la dérivée Eulérienne qui ne renseigne que sur la variation locale en un point fixe de l'espace (figure 1.15).

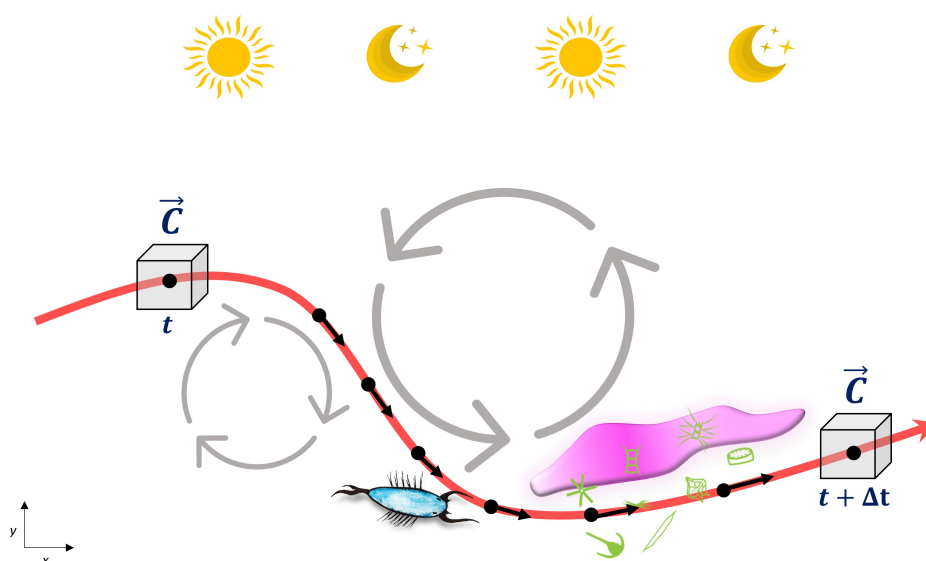


FIGURE 1.15. – Représentation schématique de la différence entre la dérivée Lagrangienne contenant l’histoire complète d’une parcelle d’eau et la dérivée eulérienne correspondant à une variation locale et instantanée du fluide. La courbe rouge représente une trajectoire empruntée par une parcelle, rencontrant au cours de son voyage différentes conditions physiques et biogéochimiques.

1.3.2. Satellites

Les missions satellitaires permettent d’obtenir une couverture étendue et une résolution spatio-temporelle accrue des surfaces océaniques. Elles constituent une ressource essentielle pour appréhender le contexte synoptique des structures de fine-échelle, en contribuant à distinguer la variabilité spatiale de la variabilité temporelle. Lors des campagnes en mer, elles guident les stratégies d’échantillonnage en facilitant l’identification de structures d’intérêt. À terre, elles permettent à la fois d’évaluer la représentativité des données de terrain, d’analyser en détail l’évolution spatio-temporelle des structures et de comparer différentes régions.

Au cours des dernières décennies, elles ont donc rendu possible la détection de structures océaniques sur les cartes de couleur de l’océan, de température de surface et de hauteur de la mer. Toutefois, ces observations présentent des limites : les mesures de télédétection optiques, bien que fines, sont fortement contraintes par la couverture nuageuse, tandis que l’altimétrie satellitaire, beaucoup moins affectée par les nuages, était trop grossière pour caractériser les processus de fine-échelle.

Dans ce contexte, le satellite NASA-CNES SWOT (*Surface Water and Ocean Topography*,

<https://swot.jpl.nasa.gov/>), dont le lancement a eu lieu le 16 décembre 2022, représente une mission spatiale révolutionnaire. Son objectif océanographique est de dévoiler la circulation océanique de fine-échelle, grâce à une résolution altimétrique de 2 km permettant l'observation des échelles spatiales d'environ 15 km (MORROW et al., 2018; D'OVIDIO et al., 2019, figure 1.16). Avant cela, les satellites altimétriques classiques ne permettaient pas d'identifier les échelles spatiales inférieures à 150 km. En effet, à la différence des mesures classiques unidimensionnelles, l'altimètre SWOT acquiert des données bidimensionnelles, à l'instar des satellites de télédétection, tout en conservant l'avantage de l'altimétrie d'être peu affecté par la couverture nuageuse.

SWOT se distingue par l'utilisation, inédite en altimétrie spatiale, d'un radar interférométrique à large fauchée opérant en bande Ka (KaRIn), caractérisée par une courte longueur d'onde ($\sim 0,8$ cm). Contrairement à l'altimétrie radar conventionnelle, qui mesure la hauteur d'un point situé à la verticale du satellite (Nadir), l'interférométrie radar repose sur deux antennes espacées, permettant de déterminer la hauteur de l'eau sur deux bandes latérales (figure 1.16) en exploitant la différence de phase des signaux reçus. Ce système permet de cartographier à haute-résolution la hauteur des surfaces d'eau sur de vastes zones.

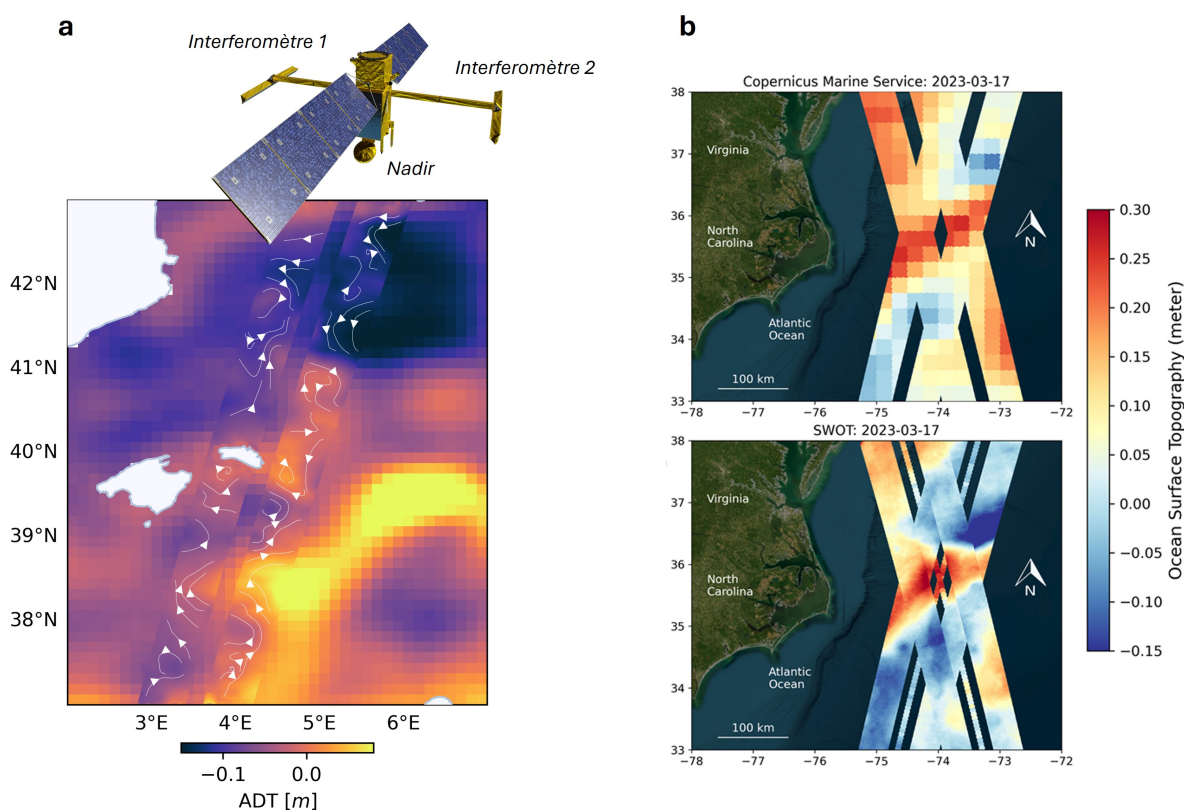


FIGURE 1.16. – Le satellite SWOT (image : https://en.wikipedia.org/wiki/Surface_Water_and_Ocean_Topography) est composé en plus de l’altimètre traditionnel (pointé sur le nadir) qui fournit des profils unidimensionnel le long de la trace du satellite de deux antennes interférométriques permettant une représentation bidimensionnelle de la topographie de surface de l’océan sur deux fauchées de 60 km de largeur. **a** Comparaison entre une carte d’altimétrie classique (fond, données composites CMEMS (<https://doi.org/10.48670/moi-00141>)) et les fauchées du satellite SWOT dans la région des Baléares, en mer Méditerranée occidentale, le 5 mai 2023. Les flèches blanches indiquent les lignes de courant dérivées de SWOT. **b** Même comparaison dans la région du *Gulf Stream*, d’après DIBARBOURE et al. (2025).

1.3.3. Cytométrie en flux automatisée

Plusieurs méthodes *in situ* permettent, au cours de campagnes océanographiques, d’étudier les communautés phytoplanctoniques (KRAMER et al., 2024). Parmi les plus utilisées figurent les approches d’imagerie par microscopie, qui fournissent une identification morphologique des cellules, les méthodes de séquençage de l’ADN (16S et 18S), permettant de caractériser la diversité taxonomique et fonctionnelle, ainsi que les approches basées sur les pigments photosynthétiques, telles que la chromatographie liquide à haute performance, utilisées pour déduire la contribution relative des grands groupes phytoplanctoniques. Enfin, la cytométrie

en flux constitue une méthode particulièrement puissante pour quantifier et discriminer les cellules en fonction de leur taille, de leur structure interne et de leurs signatures optiques liées aux pigments. C'est sur cette dernière approche, qui permet une analyse rapide des communautés (DUBELAAR et JONKER, 2000) et qui est aujourd'hui de plus en plus fréquemment embarquée à bord des navires pour l'étude des processus à fine-échelle (ex. MARREC et al., 2018; TZORTZIS et al., 2021; BARRILLON et al., 2023), que se concentre cette section.

La cytométrie en flux est une technique issue de la recherche biomédicale (SHAPIRO, 2005). Elle permet une analyse individuelle multiparamétrique de particules (cellules) en suspension dans un liquide. En microbiologie marine, elle permet ainsi de caractériser et énumérer les cellules ou les particules à partir de populations hétérogènes (YENTSCH et al., 1984; OLSON et al., 1985; YENTSCH et POMPONI, 1986; DEMERS et al., 1989). Elle permet de quantifier l'abondance des cellules dans un échantillon ainsi que de caractériser à l'échelle individuelle des cellules leur taille, forme ainsi que la couleur et l'intensité de fluorescence naturelle (issue des pigments photosynthétiques) ou induite par l'ajout de colorants fluorescents (ex. marquage des acides nucléiques des procaryotes hétérotrophes et des virus). Ces mesures permettent de définir des groupes phytoplanctoniques cytométriques, constitués de cellules partageant des propriétés optiques similaires, mais se distinguant clairement de celles des autres groupes. Ces groupes sont associés à des comportements écologiques distincts et donc comparables aux PFT (THYSSEN et al., 2008).

L'utilisation de la cytométrie en flux en océanographie remonte aux années 80 quand l'importance à l'échelle globale des plus petites cellules, le picophytoplancton ($< 200 \mu m$), a été mise en lumière, représentant entre 50 et 90% de la biomasse phytoplanctonique dans les zones oligotrophes subtropicales et tropicales (JOHNSON et SIEBURTH, 1979; LI et al., 1983; PLATT et al., 1983; YENTSCH et al., 1984; SOSIK et al., 2010).

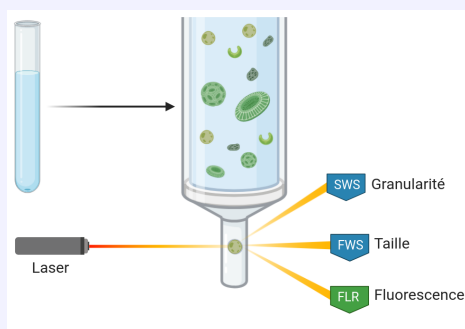
Cependant, en raison de leur très petite taille, les cellules de picophytoplancton sont impossibles à identifier par microscopie optique. La cytométrie en flux, en mesurant simultanément plusieurs caractéristiques optiques de diffusion et de fluorescence pour une cellule donnée et pouvant discriminer les cellules vivantes des mortes et des déchets a révolutionné la vision des microbiologistes sur l'océan. En particulier, parmi les picophytoplancton on retrouve les cyanobactéries, composées des deux plus petites espèces de phytoplancton connues dans l'océan : les *Synechococcus* et les *Prochlorococcus*. L'existence des *Prochlorococcus* dans la communauté scientifique a vu le jour grâce à l'embarquement d'un cytomètre en flux lors de campagnes océanographiques (CHISHOLM et al., 1988). Cette découverte qui aurait été impossible sans une méthode combinant une mesure simultanée de la taille et de la

fluorescence a profondément accru les connaissances sur le phytoplancton, ces cellules étant les plus abondantes de l'océan (STAL, 2007).

La cytométrie en flux automatisée repose sur l'utilisation de cytomètres conçus pour assurer l'échantillonnage et l'analyse de manière autonome et programmée. Contrairement aux systèmes conventionnels, qui nécessitent une intervention humaine pour l'échantillonnage ou la gestion des liquides (remplissage du liquide de gaine, vidange des déchets), ces dispositifs fonctionnent quasi indépendamment. Le liquide de gaine y est régénéré automatiquement après analyse par filtration du mélange échantillon/liquide de gaine à travers deux filtres de $0,1 \mu m$ de porosité.

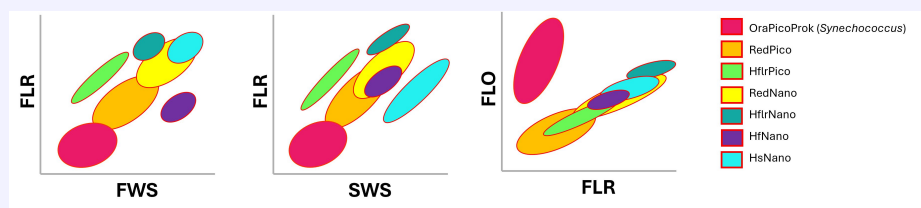
La cytométrie en flux : Principe et fonctionnement

A l'intérieur du cytomètre, dans la chambre de flux l'échantillon est entraîné, étiré et centré par le biais d'un système fluide. Les cellules présentes sont forcées via un vecteur fluide, appelé liquide de gaine (constitué d'eau de mer), de se séparer et de s'aligner les unes derrière les autres, selon le principe de la focalisation hydrodynamique (LEE et al., 2001). Cette file de cellules traverse ensuite un ou plusieurs faisceaux laser, en fonction des instruments. La déviation des photons (appelée diffusion) est collectée selon deux angles qui permettent de caractériser les propriétés physiques des cellules. On distingue deux types de diffusion : la diffusion aux petits angles vers l'avant (*Forward Scatter*, FWS) et la diffusion orthogonale (*Sideward Scatter*, SWS). Le FWS résulte de la diffusion de la lumière le long du même axe que celui du laser et est un proxy de la taille cellulaire (ADAN et al., 2017). Le SWS résulte de la diffusion de la lumière à 90° de l'axe de propagation du faisceau laser et son intensité est fonction de de la structure interne et de la granularité de la cellule (ADAN et al., 2017). Le phytoplancton possède comme les plantes des pigments photosynthétiques capables d'absorber la lumière pour réaliser la photosynthèse et de la restituer rapidement sous forme de fluorescence. L'absorption d'un faisceau laser à une longueur d'onde spécifique par certaines molécules cellulaires induit l'émission d'un signal de fluorescence (FL). La longueur d'onde de la lumière fluorescente permet d'identifier le fluorochrome émis et constitue ainsi un indicateur du type cellulaire. Par exemple, une forte fluorescence dans l'orange associée à un faible FWS est souvent le signe de la présence de *Synechococcus*, en raison de leur petite taille ($< 1 \mu m$) et de leur pigment caractéristique : la phycoérythrine émettant de la fluorescence orange (excitable par un faisceau laser bleu, centrée sur 580 nm).



Principe de la cytométrie en flux.

La combinaison des différents signaux optiques enregistrés (FWS, SWS, FL) fait apparaître sur des graphiques bidimensionnels appelés cytogrammes, différents amas de points où chaque point correspond aux signaux d'une seule cellule. Les cellules qui partagent les mêmes caractéristiques de taille et de fluorescence appartiennent donc au même nuage de points. L'analyse de plusieurs cytogrammes permet de distinguer les PFT. Les *Synechococcus* et *Prochlorococcus* sont les seuls groupes cytométriques identifiables au rang de genre, tandis que les autres sont identifiés uniquement comme groupes cytométriques assimilés à des PFT.



Cytogramme. La nomenclature des groupes est inspirée de THYSSEN et al. (2022), et est utilisée dans la suite.

1.3.4. Modélisation numérique

Le principe fondateur de la modélisation numérique peut-être résumé par les termes de NIHOUL et DJENIDI (1996) : « *the selection of a limited set of state variables to adequately describe system behavior and make analysis accessible* ». Les différences entre les divers modèles existant résident alors moins dans leur construction que dans leurs modalités

d'application. FRANKS (1992) présente trois grands types d'application :

Modèles théoriques : ils sont conçus pour explorer des principes généraux et des scénarios idéalisés, souvent inaccessibles à l'observation directe en raison de contraintes technologiques, logistiques ou financières. Fondés sur des formulations éprouvées, ils combinent les concepts de manière originale et conduisent à la formulation d'hypothèses testables, sans lien avec un jeu de données particulier. Ils permettent ainsi de répondre à des questions de type « Que se passerait-il si...? ».

Modèles heuristiques : ils sont conçus pour analyser un jeu de données ou un problème défini, les observations contraignent alors le domaine de comportements possibles du modèle. Leur intérêt réside dans la compréhension des dynamiques qui sous-tendent les observations et dans l'analyse des effets de perturbations imposées au système. Ils permettent ainsi de répondre à des questions de type « Comment cela s'est-il produit? ».

Modèles prédictifs : ils vont au-delà de l'approche heuristique en cherchant à extrapoler le comportement du système au-delà des observations disponibles. Tout en reproduisant fidèlement les données existantes, ils permettent de projeter le système vers des conditions non observées. Ils permettent ainsi de répondre à des questions de type « Que va-t-il se passer si... ».

Il est désormais largement reconnu que l'étude des processus océanographiques de fine-échelle requiert des approches multidisciplinaires. Les modèles numériques ont longtemps constitué un outil essentiel pour pallier la compréhension limitée des processus *in situ*, due en grande partie au manque de données de haute-résolution. L'essor récent des plateformes Lagrangiennes, des observations satellitaires à haute-résolution et d'instruments capables de mesurer des variables biologiques a permis des avancées considérables. Dans ce contexte, la modélisation numérique employée pour l'étude des fines-échelles a deux rôles majeurs. D'une part, elle sert à orienter et affiner les questionnements scientifiques en amont de l'élaboration de campagnes océanographiques ciblant alors les processus identifiés par les simulations. D'autre part, elle permet de démêler et de comprendre des mécanismes observés qui ne peuvent être directement interprétés à partir des seules données *in situ*.

Pour conclure cette section, l'étude du couplage biophysique de fine-échelle repose sur une approche Lagrangienne, mobilisant des instruments capables de fournir une caractérisation spatio-temporelle à haute-résolution de la dynamique physique, des observations satellitaires également à haute-résolution, ainsi que des dispositifs permettant de mesurer un large éventail de variables biologiques. La modélisation numérique occupe un rôle complémen-

taire, à la fois comme cadre de validation et d'optimisation des expériences, et comme outil d'exploration des mécanismes sous-jacents.

1.4. La Mer Méditerranée

Mare medi terraneum « Mer entre les terres »

La Méditerranée est une mer intracontinentale née de la fermeture progressive de l'océan Téthys. Un épisode majeur de son histoire est la crise de salinité messinienne ($\approx 5,9-5,3$ Ma), lorsque la Méditerranée fut presque totalement isolée de l'océan Atlantique en raison de la fermeture géologique du détroit de Gibraltar. Le bassin connut alors un épisode d'évaporation massif, le réduisant à un lac très salé. Cet épisode s'acheva quand les eaux atlantiques franchirent de nouveau le détroit de Gibraltar, remplissant la Méditerranée en seulement 40 ans. Aujourd'hui, elle constitue un bassin semi-fermé où les échanges avec l'Atlantique par le détroit de Gibraltar jouent un rôle essentiel dans sa circulation et son équilibre hydrologique.

La Méditerranée est un hotspot de biodiversité marine, abritant environ 18% des espèces marines mondiales alors qu'elle ne représente que 0,8% du volume océanique global (BIANCHI et MORRI, 2000). Les événements passés, comme la crise messinienne et les glaciations, ont favorisé l'endémisme : entre 20 et 30% des espèces méditerranéennes sont endémiques (BIANCHI et al., 2012). Mais sa position de carrefour biogéographique permet la coexistence de nombreuses espèces d'origine variée (atlantiques, tropicales et tempérées) (BIANCHI et al., 2012).

La Méditerranée n'est pas seulement un espace naturel, elle est aussi un espace profondément lié à l'histoire humaine. Ses côtes, fertiles et riches en ressources marines, ont favorisé dès la préhistoire l'établissement de populations humaines. Durant l'Antiquité, elle est devenue le carrefour des grandes civilisations : Égyptiens, Phéniciens, Grecs, Romains ont utilisé la Méditerranée comme espace d'échanges, de commerce et de conquêtes. La mer elle-même a façonné les routes maritimes qui ont permis la diffusion des langues, des savoirs, des techniques et des cultures. Au Moyen Âge, elle est restée un espace de contacts et de conflits : échanges commerciaux, affrontements religieux mais aussi diffusion de connaissances entre monde musulman et chrétien. Aujourd'hui, la Méditerranée est une mer en tension entre richesse et fragilité. Ses écosystèmes subissent une pression croissante : urbanisation côtière, surexploitation des ressources halieutiques, pollutions, réchauffement climatique. Elle est également l'un des foyers mondiaux les plus sensibles au réchauffement climatique, avec un réchauffement et une acidification des eaux plus rapides que la moyenne globale (LIONELLO

et SCARASCIA, 2018).

1.4.1. Caractéristiques physico-chimiques

La mer Méditerranée est caractérisée par des conditions oligotrophes (figure 1.17, PULIDO-VILLENA et al., 2021, figure 1.19), associées à une circulation thermohaline faiblement énergétique qui en font un modèle réduit de l’océan global (BETHOUX et al., 1999, figure 1.18).

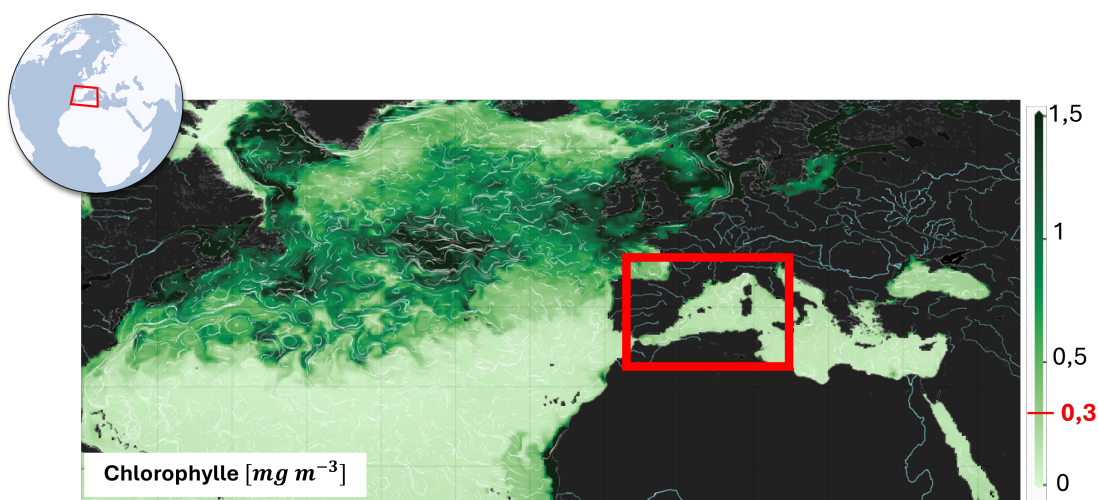


FIGURE 1.17. – Carte de la concentration en chlorophylle de surface moyenne au mois de mai 2023 (données CMEMS, produit L4, <https://doi.org/10.48670/moi-00300>). L’encadrée rouge représente la mer Méditerranée caractérisée par des concentrations de chlorophylle d’environ $0,3 \text{ mg m}^{-3}$

La circulation générale de la mer Méditerranée suit un schéma anti-horaire (MILLOT et TAUPIER-LETAGE, 2005, figure 1.18). Les eaux atlantiques de surface, plus chaudes et plus douces, pénètrent par le détroit de Gibraltar tandis que des eaux plus froides et salées ressortent vers l’Atlantique. Dès leur entrée, ces eaux sont déviées vers la droite par la force de Coriolis et longent la côte Nord-Africaine. Ce courant est instable et engendre de nombreux méandres et tourbillons de méso-échelle, une caractéristique qui se retrouve dans plusieurs régions du bassin. Une partie de ces eaux poursuit sa route vers l’est, franchit le détroit de Sicile et pénètre dans le bassin oriental, tandis qu’une autre partie continue de circuler dans le bassin occidental, où elle alimente la gyre liguro-provençale ainsi que le courant Nord. Ce dernier longe la marge continentale du golfe du Lion à la Catalogne. Une branche de ce courant se détache et forme une gyre cyclonique de recirculation dont la partie sud forme le front Nord-Baléares.

Dans le bassin oriental, les eaux atlantiques continuent de longer les côtes et subissent une

transformation progressive liée à l'évaporation intense et au faible apport d'eau douce, qui accroissent leur salinité et donc leur densité. Elles finissent par s'enfoncer pour former les eaux levantines intermédiaires, situées entre 200 et 400 m de profondeur, qui se propagent ensuite vers l'ouest et traversent à nouveau le détroit de Sicile pour se diffuser dans tout le bassin. Plus à l'est, en mer Adriatique et en mer Égée, le refroidissement hivernal intense et la convection atmosphérique conduisent à la formation d'eaux profondes qui s'accumulent au fond du bassin oriental. Ce processus de mélange hivernal s'observe également dans le bassin occidentale, où la perte de chaleur en hiver dans le golfe du Lion favorise la convection profonde et la formation des eaux profondes occidentales. Finalement, une partie des eaux méditerranéennes formées au cours de cette circulation ressort au niveau du détroit de Gibraltar, leur signature saline peut être identifiable jusque dans l'Atlantique Nord-Est. L'ordre de grandeur temporelle de cette circulation est estimé entre 50 et 100 ans (MILLOT et TAUPIER-LETAGE, 2005) contre un millier d'années pour la circulation océanique globale.

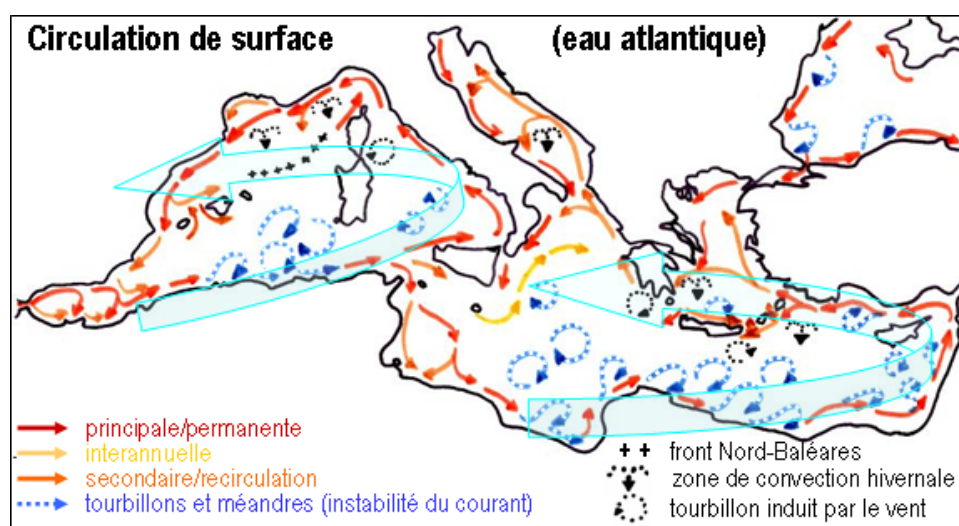


FIGURE 1.18. – Carte de la circulation générale en Mer Méditerranée. D'après MILLOT et al. (2005)

L'oligotrophie méditerranéenne s'explique principalement par la faible concentration en phosphore inorganique dissous, considéré comme le facteur limitant majeur de la production primaire (MOUTIN et RAIMBAULT, 2002 ; SIOKOU-FRANGOU et al., 2010). Cette limitation en phosphate résulte d'une combinaison de facteurs : les échanges hydrologiques (notamment avec l'Atlantique et par évaporation/précipitation), les processus biologiques (assimilation rapide et recyclage intense par les organismes planctoniques), ainsi que des interactions chimiques complexes (MOUTIN et RAIMBAULT, 2002). La dynamique des flux de nutriments en Mer Méditerranée reste complexe et débattue (PULIDO-VILLENA et al., 2021). Il est généralement admis que les nutriments de surface proviennent des couches profondes via

des processus d'advection et de diffusion, ce qui est particulièrement vrai dans les régions oligotrophes. Cependant, dans cette mer il existe de longues périodes de stratification durant lesquelles on considère les dépôts atmosphériques comme la seule source significative de phosphate. Toutefois, les résultats de la campagne PEACETIME ont montré que, dans le bassin occidental, les flux diapycnaux de phosphate sont comparables à ceux des dépôts atmosphériques (PULIDO-VILLENA et al., 2021).

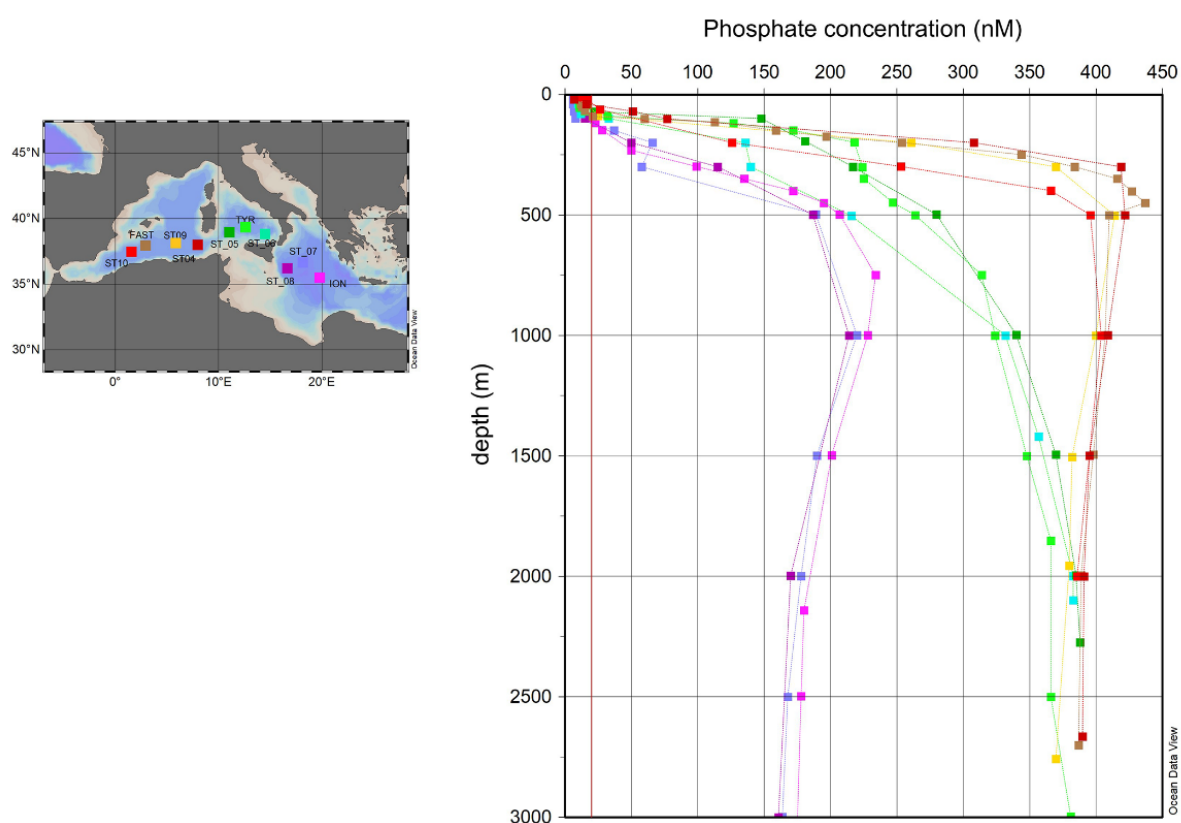


FIGURE 1.19. – Profils verticaux de la concentration en phosphate en mer Méditerranée mesurées lors de la campagne PEACETIME en 2017. Les concentrations, de l'ordre du nanomolaire, sont extrêmement faibles en surface. D'après PULIDO-VILLENA et al. (2021).

1.4.2. Phytoplancton en Mer Méditerranée

Un autre trait marquant de la Méditerranée est sa mosaïque hautement dynamique de communautés phytoplanctoniques. Bien que le picophytoplancton soit dominant en Méditerranée, la diversité et la répartition des populations varient à de multiples échelles spatiales et temporelles, en réponse à la complexité des structures physiques (SIOKOU-FRANGOU et al., 2010).

Au cours des deux dernières décennies, plusieurs études ont proposé des bioregionalisations de la mer Méditerranée, révélant la complexité et la richesse de son paysage biologique (AYATA et al., 2018, [figure 1.20](#)). Les premières approches, fondées sur la phénologie de la chlorophylle de surface dérivée des satellites (D'ORTENZIO et RIBERA D'ALCALÀ, 2009; MAYOT et al., 2016), ont identifié différents régimes trophiques reflétant la dichotomie entre régions avec ou sans efflorescence phytoplanctonique, tout en soulignant une variabilité interannuelle marquée. D'autres travaux ont étendu ces analyses à la verticale, en intégrant la dynamique de la couche de mélange ou la présence d'un maximum profond de chlorophylle (PALMIÉRI et al., 2018). Parallèlement, des régionalisations tridimensionnelles plus complètes, basées sur un large ensemble de variables physiques et biogéochimiques (REYGONDEAU et al., 2017), ont permis d'identifier des dizaines de provinces distinctes à différentes profondeurs. D'autres études ont mis l'accent sur la dynamique océanique et la connectivité (BERLINE et al., 2014; ROSSI et al., 2014; NIEBLAS et al., 2014), en montrant que les structures de méso- et subméso-échelle contribuent fortement à la partition du bassin.

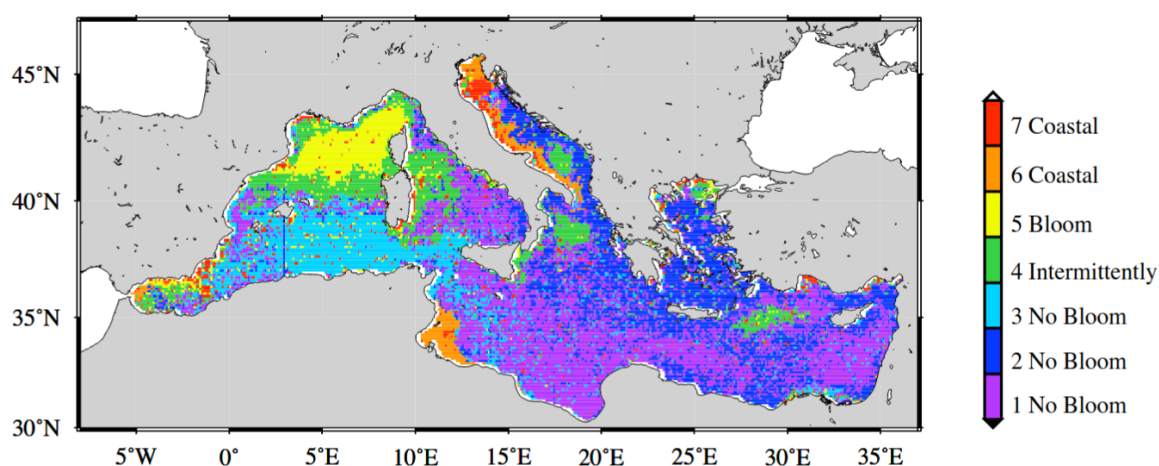


FIGURE 1.20. – Exemple de biorégionalisation typique de la mer Méditerranée. D'après d'Ortenzio et al. (2009).

Dans ce bassin, l'existence de provinces biogéochimiques contrastées suggère que sa circulation, bien que faible comparée aux grands systèmes de courants des bassins océaniques plus vastes, est néanmoins capable de structurer spatialement les communautés phytoplanctoniques. Cette particularité fait de la Méditerranée une région d'étude intéressante pour les processus de fine-échelle, car, dans ce bassin, le couplage entre la physique de fine-échelle et la biologie sont plus évident que dans les systèmes fortement dynamiques, où les apports massifs en nutriments tendent à les masquer. Plusieurs campagnes océanographiques illustrent notamment le couplage entre physique et biologie de fine-échelle en Mer Méditerranée.

Par exemple, la campagne OSCAHR en mer Ligure (DOGLIOLI, 2015) a montré, grâce à des mesures de haute-résolution, l'impact des structures cycloniques sur la distribution spatiale du phytoplancton (MARREC et al., 2018). D'autres études sur les structures de méso-échelle dans le bassin Algérien ont mis en évidence l'impact potentiel de ces processus associés sur la distribution des nutriments et de la chlorophylle a (ex. TAUPIER-LETAGE et al., 2003; PASCUAL et al., 2017), du phytoplancton (ex. HERNÁNDEZ-CARRASCO et ORFILA, 2018; TZORTZIS et al., 2021) ou encore du zooplancton (ex. RIANDEY et al., 2005). Cependant, les observations intégrées de haute-résolution à la fois physiques, chimiques, biogéochimiques et biologiques demeurent extrêmement rares.

1.4.3. Processus de fine-échelle en Méditerranée occidentale

En Méditerranée occidentale, malgré des conditions oligotrophes et d'énergie modérée, les propriétés physico-chimiques des masses d'eau sont très contrastées en raison des interactions complexes entre l'eau Atlantique entrante (plus chaude et plus douce) et l'eau Atlantique résidente (plus froide et plus salée) (figure 1.21a). Selon les conditions physico-chimiques auxquelles elles font face au cours de leur voyage, ces eaux Atlantique de différentes générations peuvent se rencontrer en surface par le biais du transport passif par les courants. Un point de rencontre important de ces eaux se situe autour des îles Baléares. La circulation de l'eau Atlantique le long de la côte Nord-Africaine est perturbée localement au niveau de la côte algérienne par des instabilités physiques (MILLOT et al., 1990), se traduisant par la formation de méandres devenant ensuite des tourbillons de méso-échelle. Les tourbillons ainsi formés se déplacent vers le nord et se révèlent être un moyen de transport efficace pour l'eau Atlantique (RUIZ et al., 2009; GARREAU et al., 2018). Au niveau des îles Baléares, ces tourbillons rencontrent en surface l'eau Atlantique résidente transportée via le courant Nord et emportée vers l'est par un courant cyclonique. Au sud des îles l'interaction entre ces deux eaux de densités différentes donne lieu à la formation de fronts physiques éphémères de fine-échelles, nommés par la suite les « fronts sud Baléares, *South Balearic Fronts* (SBF) ». Au nord des îles, le front salin persistant de plus grande échelle connu sous le nom de front Nord-Baléare (NBF, *North Balearic Front*, BARRAL et al., 2021) est retrouvé séparant les deux eaux Atlantique.

Cependant, les tourbillons algériens ne dépassent pas la latitude 40°N (TESTOR et al., 2005; ESCUDIER et al., 2016). Les tourbillons plus au Nord sont le fruit de la formation de méandres au niveau du NBF, dont leurs bords peuvent également former des fronts séparant des eaux de densité différentes (<https://nuage.osupytheas.fr/s/n8TTFpz9pmWS6YF>, courtesy : B.

Mourre). La description de la circulation autour des îles Baléares présentée ici est volontairement simplifiée afin de fournir un cadre physique général et n'est pas exhaustive, car la dynamique de la circulation en Méditerranée est si complexe qu'elle fait encore l'objet de débats parmi les spécialistes.

Les fronts de densité en Méditerranée occidentale, comme les SBF et le NBF ont d'importantes implications sur la distribution et la production phytoplanctonique dans cette région (PRIEUR et SOURNIA, 1994; BOSC et al., 2004; D'ORTENZIO et RIBERA D'ALCALÀ, 2009; UITZ et al., 2012; OLITA et al., 2014; MAYOT et al., 2016; SALGADO-HERNANZ et al., 2019, figure 1.21b). Cette hétérogénéité de fine-échelle rend la zone des Baléares idéale pour l'étude du couplage biophysique dans une région oligotrophe d'énergie modérée.

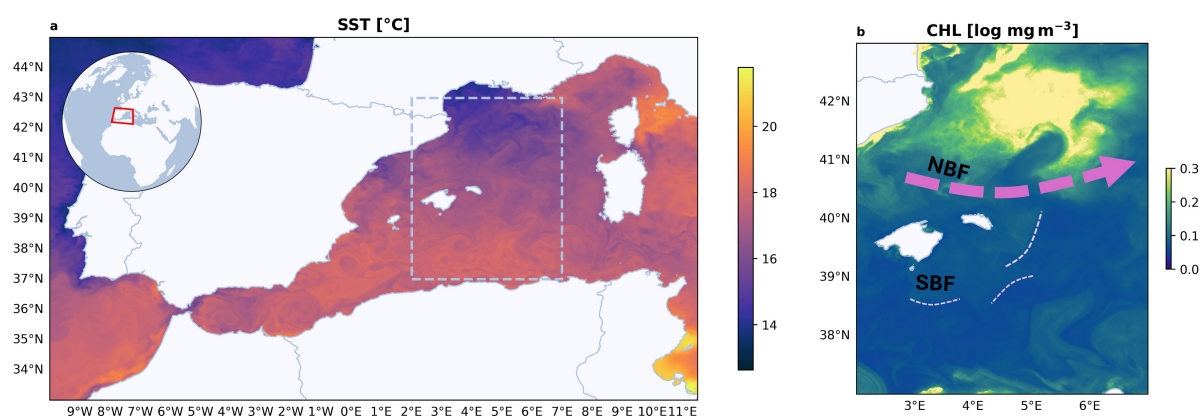


FIGURE 1.21. – Cartes de la zone d'étude à partir des données CMEMS (produit L4, <https://doi.org/10.48670/moi-00300>) du 18 Mai 2018. **a** Carte de la température de surface (SST). La zone d'étude est représentée par l'encadré en pointillé. **b** Carte de la chlorophylle-a de surface (CHL). NBF : *North Balearic Front*, Front Nord-Baléare, SBF : *South Balearic Fronts*, Fronts Sud-Baléares.

Un second point appuyant la candidature de la zone des Baléares comme cas d'étude est lié au lancement de la mission altimétrique SWOT en décembre 2022.

Cette mission, révolutionnaire pour l'océanographie, s'est déroulée en deux phases : (i) la phase de calibration et validation (Cal/Val) de 90 jours (avril à juin 2023), durant laquelle une orbite non répétitive permettait de survoler certaines régions deux fois par jour, et (ii) la phase nominale, avec une orbite répétitive de 21 jours assurant une couverture globale et régulière de l'océan. La phase Cal/Val a offert une résolution spatio-temporelle inédite de la dynamique océanique de surface dans les régions survolées (figure 1.22).

Le consortium SWOT-AdaC (Adopt A Cross-over, <https://www.swot-adac.org/>, D'OVIDIO et al., 2019) a été mis en place afin de mettre en synergie les observations *in situ* et satellitaires pour vérifier leur cohérence, tout en tirant parti de la haute fréquence des images SWOT

durant la phase Cal/Val pour conduire des campagnes océanographiques uniques sous les fauchées. Par ailleurs, la zone des Baléares, se situe à proximité d'un point de croisement des deux orbites journalières durant la phase Cal/Val, ce qui a représenté une occasion unique pour le développement d'une stratégie Lagrangienne *in situ* nécessaire à l'étude du couplage biophysique de fine-échelle.

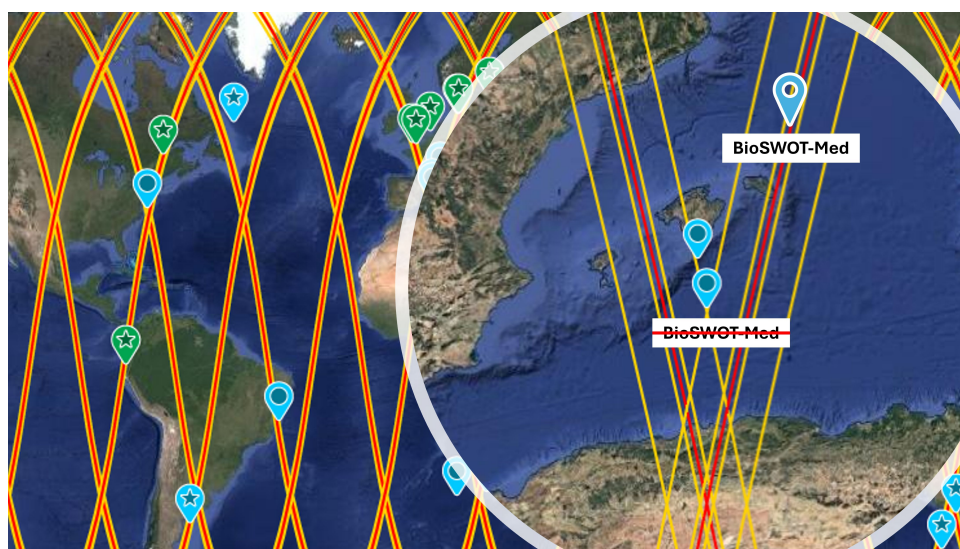


FIGURE 1.22. – Orbite de la phase de validation et calibration (Cal/Val) de la mission SWOT (Adapté de : <https://www.swot-adac.org/>). La zone de croisement des orbites en Méditerranée occidentale est représentée dans la bulle. Les pointeurs indiquent les campagnes (ronds) ou les infrastructures (étoiles) prévues dans le cadre du consortium SWOT-AdaC (en vert les campagnes côtières et en bleu les campagnes hauturières). La campagne BioSWOT-Med était initialement prévue au sud des îles Baléares, mais des contraintes politiques ont empêché la navigation dans cette zone. Elle s'est donc déroulée au nord de Minorque.

1.4.4. Empreinte écologique du front Nord-Baléares

Le NBF est un front climatique se situant au nord-est des îles Baléares, où les eaux Atlantiques plus récemment entrées en Méditerranée interagissent avec les eaux Méditerranéennes résidentes. Cette interaction est modulée par la circulation à méso-échelle du courant cyclonique du nord-ouest Méditerranéen, qui contribue à la structuration et à la persistance de cette zone frontale (MILLOT et TAUPIER-LETAGE, 2005 ; BARRAL et al., 2021). Le NBF agit comme une barrière hydrodynamique, séparant deux masses d'eau :

- au nord, les eaux plus froides et plus salées du bassin Liguro-Provençal,
- au sud, les eaux plus chaudes et plus douces du bassin Algérien.

BARRAL et al. (2021) ont récemment montré que le NBF est une zone frontale, identifiable

principalement par un fort gradient de salinité, plutôt que de température. Ce front joue un rôle particulièrement important dans la circulation régionale, la distribution des masses d'eau et les échanges biogéochimiques entre les sous-bassins de la Méditerranée nord-occidentale. Il se caractérise notamment par une variabilité physique à fine échelle, se traduisant par l'apparition et la disparition de fronts, de filaments et de méandres.

Sur le plan biologique, D'ORTENZIO et RIBERA D'ALCALÀ (2009) ont proposé une classification de la Méditerranée en biorégions fondée sur la phénologie du phytoplancton à partir de mesures satellite de couleur de l'eau (figure 1.20). Cette approche a révélé, au niveau du NBF, la coexistence de régimes biologiques contrastés avec :

- au nord du front, un régime dit « *bloom* », correspondant à la zone la plus productive du bassin,
- au sud, un régime dit « *no bloom* », typique des zones très oligotrophes de Méditerranée.

Le NBF lui-même est classé comme un régime « intermittent », caractérisé par des conditions intermédiaires entre les régimes *bloom* et *no bloom*. Ce régime typique du NBF (MAYOT et al., 2016) suggère que la dynamique frontale exerce un contrôle fort sur la production planctonique. Malgré les conditions oligotrophes, des accumulations significatives de biomasse peuvent y survenir, notamment entre mars-avril et juin-juillet (ex. ESTRADA et al., 1999; UITZ et al., 2012).

Cette variabilité biologique du NBF est attribuée à la nature chaotique de la frontogénèse, où les instabilités frontales influencent la structure de la colonne d'eau, la distribution des nutriments et la production primaire (TAYLOR et FERRARI, 2011; LÉVY et al., 2018). En particulier, une étude menée à l'aide de *gliders* déployés le long du NBF a montré que ces instabilités peuvent favoriser la re-stratification rapide de la colonne d'eau à la fin de l'hiver (OLITA et al., 2014). Ce processus limite le mélange vertical, empêche le transport des cellules phytoplanctoniques en profondeur, et crée ainsi des conditions favorables à l'initiation de *blooms* saisonniers. Le NBF est donc une zone particulièrement intéressante pour étudier l'effet des structures de fine-échelle sur la composition des communautés phytoplanctoniques.

Ces travaux montrent comment, dans un environnement globalement oligotrophe, la dynamique physique peut générer une importante hétérogénéité spatiale, donnant lieu à des écoclines (i.e. gradients écologiques horizontaux marquant des transitions rapides de communautés planctoniques).

1.5. Problématique et structure de la thèse

Problématique

Au cours des dernières décennies, d'importants progrès ont été réalisés dans l'étude du couplage biophysique de fine-échelle, soulignant l'importance d'observer l'océan de plus près pour comprendre la structuration de ses communautés biologiques. Cependant, malgré quelques études *in situ* ayant apporté des preuves de l'influence des fronts sur les communautés planctoniques, l'interprétation de ces résultats reste délicate. En effet, les campagnes de terrain ne permettent de cibler que des structures individuelles, représentant une fraction limitée des conditions océaniques et avec une résolution spatio-temporelle restreinte. De plus, l'échantillonnage des communautés planctoniques à haute-résolution demeure une tâche majeure, car elle implique de capturer simultanément la variabilité spatiale et temporelle des populations, de quantifier de manière fiable la biomasse et d'identifier la diversité taxonomique. Les méthodes classiques, basées sur des prélèvements discrets, restent souvent insuffisantes pour caractériser la dynamique complexe des communautés.

La confrontation aux scénarios hypothétiques reste donc limitée par le manque de données empiriques suffisamment résolues pour mesurer de manière concomitante les signaux biophysiques et la variabilité caractéristique des processus de fine-échelle, surtout au cœur des fronts. Cette limitation est particulièrement marquée dans les régions oligotrophes, où les signaux biophysiques sont d'autant plus faibles et difficiles à détecter. En conséquence, la plupart des études *in situ* sont concentrées sur les structures énergétiques et durables, pouvant être suivies de manière fiable par télédétection. Pour étendre ces observations à l'ensemble des conditions océaniques, l'utilisation de modèles numériques offrant une approche intégrée des processus est donc indispensable. Toutefois, ces modèles nécessitent une validation rigoureuse pour s'assurer qu'ils représentent correctement la dynamique à fine-échelle. Cependant, l'écart actuel entre modèles et observations à l'échelle globale peut masquer des mécanismes physiques ou biophysiques clés (GRAY et al., 2025). Cette thèse s'articule alors autour d'une question principale :

Comment les communautés phytoplanctoniques se structurent-elles dans les fronts de fine-échelle en régions oligotrophes?

Et de deux sous-questions :

- Comment les différents scénarios hypothétiques interagissent-ils pour façonner la structure des communautés phytoplanctoniques?
- Existe-t-il une communauté phytoplanctonique inhérente aux fronts de fine-échelle

en régions oligotrophes?

Structure de la thèse

Pour répondre à la question centrale de cette thèse – Comment les communautés phytoplanctoniques se structurent-elles dans les fronts – une approche intégrée mobilisant plusieurs outils complémentaires est adoptée. Les observations satellitaires permettent de situer le contexte synoptique et d'identifier les structures d'intérêt; les approches Lagrangiennes numériques et *in situ* servent à suivre leur évolution; les mesures *in situ* à haute-résolution relient de façon empirique dynamiques physiques et réponses biologiques; enfin, la modélisation numérique explore et teste les mécanismes sous-jacents.

Deux campagnes océanographiques qui ont été menées dans la zone des Baléares (PROTEVSMED-SWOT, 2018 et BioSWOT-Med 2023) constituent l'ossature empirique de ce travail. Sur la base des observations acquises lors de la première campagne, un modèle NPZ (nutriment-phytoplancton-zooplancton) est développé afin de proposer un mécanisme susceptible d'expliquer la structuration des communautés observées. La seconde campagne, menée en 2023, a tiré parti des nouvelles images du satellite SWOT, offrant un cadre d'étude inédit et combinant des mesures physiques et biologiques à haute-résolution. Cette avancée a rendu possible l'échantillonnage Lagrangien des communautés phytoplanctoniques directement au sein du front, une approche qui n'avait pas pu être mise en œuvre lors de la campagne de 2018. Les données acquises permettent ainsi d'affiner les conclusions issues du modèle NPZ et d'apporter de nouvelles connaissances sur le couplage biophysique de fine-échelle. Grâce aux données SWOT et aux mesures *in situ* à haute-résolution de BioSWOT-Med, une approche originale de modélisation est employée, couplant le modèle NPZ avec un modèle Lagrangien forcé par les champs de vitesse issus de SWOT. Cette approche vise alors à fournir une interprétation mécanistique des observations de cette campagne.

Le manuscrit s'organise en six chapitres, tous rédigés en français, les articles publiés étant présentés en annexe.

le [chapitre 2](#) décrit les deux campagnes océanographiques, les instruments déployés, les méthodes statistiques employées et les modèles numériques développés.

le [chapitre 3](#) propose, à l'aide du modèle NPZ, une interprétation mécanistique des observations issues de la campagne PROTEVSMED-SWOT qui avaient révélé une structuration nette des communautés phytoplanctoniques en deux entités séparées par un front éphémère de fine-échelle.

le [chapitre 4](#) examine la composition des communautés phytoplanctoniques lors de la campagne BioSWOT-Med. Il met en évidence l'influence de la variabilité de fine-échelle du front Nord-Baléares sur leur organisation et avance des hypothèses mécanistiques pour expliquer ces observations.

le [chapitre 5](#) présente le développement d'un modèle biophysique couplé, combinant un modèle Lagrangien et le modèle NPZ du [chapitre 3](#). Ce cadre permet une interprétation intégrée des résultats du [chapitre 4](#).

Enfin, le manuscrit se conclut par une synthèse générale ([chapitre 6](#)), résumant l'ensemble des résultats, discutant de l'apport de ces travaux à la compréhension du couplage biophysique à fine-échelle, et ouvrant des perspectives pour des applications dans d'autres contextes océaniques.

2. Matériel et Méthodes

Comprendre le rôle écologique des structures de fine-échelle telles que les fronts, en particulier dans les régions oligotrophes, nécessite d'employer une stratégie méthodologique considérant à la fois l'aspect dynamique et intriqué des processus biophysiques. L'objectif de ce chapitre est de présenter les moyens d'études et d'analyses mis en place durant ma thèse permettant de répondre aux défis méthodologiques de l'étude des fines-échelles dans l'océan oligotrophe.

La première partie décrit la stratégie adaptée des deux campagnes océanographiques ayant eu lieu en Méditerranée occidentale et dont j'ai exploité les jeux de données. Les outils statistiques utilisés pour analyser les données sont présentés dans la deuxième partie. Enfin, la troisième et dernière partie présente les modèles numériques développés permettant d'expliquer de façon mécaniste les observations.

Sommaire

2.1	Une stratégie et des méthodes <i>in situ</i> dédiées à l'étude du couplage biophysique de fine-échelle	47
2.1.1	Un outil numérique : SPASSO	48
2.1.2	Des produits satellites pour observer la fine-échelle	50
2.1.3	Des instruments <i>in situ</i> pour mesurer simultanément les propriétés physiques des fronts et la composition des communautés phytoplanctoniques	50
2.1.4	Une campagne dans le sud de la zone des Baléares : PROTEVSMED-SWOT	54
2.1.5	Une campagne dans le Nord de la zone des Baléares : BioSWOT-Med	58
2.2	Analyses statistiques	67
2.3	La modélisation numérique comme outil pour explorer les observations	72
2.3.1	Un modèle de croissance de type NPZ	72
2.3.2	Un modèle de croissance-advection	77

2.1. Une stratégie et des méthodes *in situ* dédiées à l'étude du couplage biophysique de fine-échelle

Deux campagnes océanographiques ont eu lieu dans la zone des Baléares : PROTEVSMED-SWOT et BioSWOT-Med (figure 2.1). Ces deux campagnes se sont articulées sous la mise en place d'une stratégie similaire permettant de mesurer et échantillonner à fine-échelle les variables et propriétés biophysiques des fronts (ex. température, salinité, vitesses horizontales et verticales, composition des communautés phytoplanctoniques). Cette stratégie est référencée ici sous le nom de « Stratégie Lagrangienne Adaptative Multidisciplinaire » (*Lagrangian Adaptative & Multidisciplinary Strategy*, LAMS).

L'importance du terme « Adaptative » réside dans la compréhension de ce qu'est une méthodologie Lagrangienne *in situ*, différente d'une méthodologie Lagrangienne *in silico*. Par définition, les processus de fine-échelle sont éphémères et de taille restreinte. De plus, les limites technologiques du navire, des instruments, des conditions météorologiques et des méthodes de caractérisation des structures physiques en temps réel rendent l'analyse Lagrangienne *sensus stricto* difficile. La stratégie Lagrangienne *in situ* consiste alors à suivre les masses d'eau en ajustant de façon adaptative la trajectoire du navire et les déploiements des instruments pour cibler les structures d'intérêts.

Cette stratégie implique l'utilisation d'instruments mesurant les différents compartiments environnementaux (physique, biologique, chimique) caractérisant le couplage front-phytoplancton, ainsi que l'exploitation d'images satellites et de modèles numériques.

L'objectif à *posteriori* des deux campagnes est de combiner les différentes mesures en un seul jeu de données biophysique. Les deux prochaines sous-parties décrivent les méthodes communes utilisées lors des deux campagnes pour obtenir de tels jeux de données. Les deux suivantes décrivent les spécificités individuelles des campagnes.

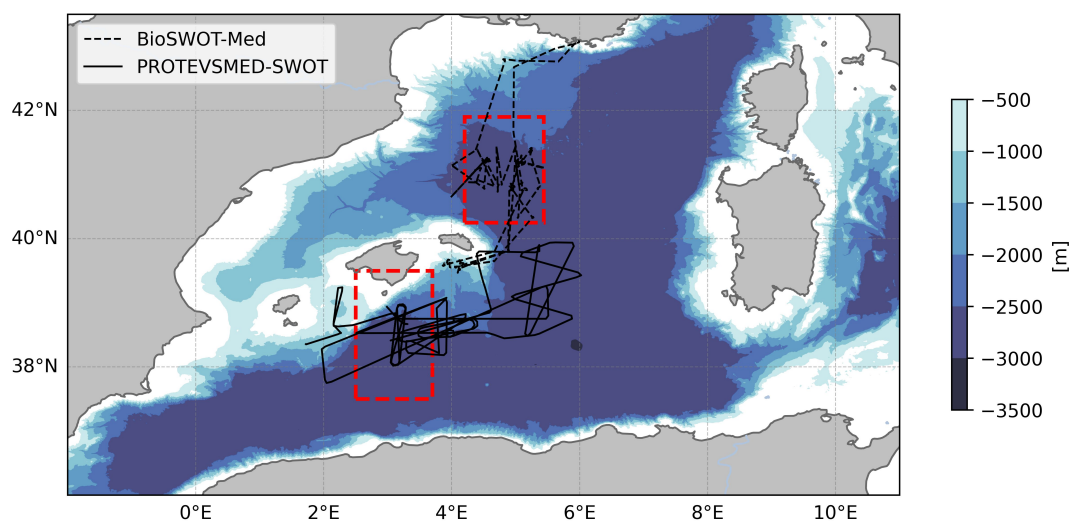


FIGURE 2.1. – Carte des deux campagnes menées dans la zone d'étude. La campagne PROTEVSMED-SWOT (trait plein) a été menée en 2018 avant le lancement du satellite SWOT tandis que la campagne BioSWOT-Med (trait pointillé) a été menée en 2023 pendant la phase Cal/Val du satellite. La zone où la LAMS a été mise en place pendant les campagnes est représentée par les encadrés rouge. La barre de couleur représente la bathymétrie.

2.1.1. Un outil numérique : SPASSO

A fine-échelle, des échantillonnages espacés de quelques jours ou de quelques kilomètres peuvent montrer des situations très contrastées. C'est pourquoi la LAMS n'est réalisable que si la position des structures physiques est connue en temps réel. Cela est rendu possible par une évaluation de l'état journalier de la région d'étude combinant des images satellites et des prédictions numériques.

SPASSO (*Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises*, <https://spasso.mio.osupytheas.fr>; ROUSSELET et al., 2025) a été développé pour fournir aux océanographes de terrain des cartes journalières de la dynamique de surface guidant les opérations et permettant la meilleure adaptation possible pour mener la Stratégie Lagrangienne. *A posteriori*, SPASSO permet une analyse des conditions et des structures présentes durant les campagnes. SPASSO inclut les données de télédétection spatiale permettant d'obtenir des cartes de la température de surface et de la concentration en chlorophylle, ainsi que les données d'altimétrie permettant d'obtenir la hauteur de la surface de la mer et de dériver les champs de courants. Un ensemble de diagnostics numériques Lagrangien et Eulérien sont également dérivés de l'altimétrie.

Dans le cadre de ma thèse, pour définir les structures physiques des campagnes je me suis en partie appuyée sur les diagnostics Lagrangiens de SPASSO, qui offrent une résolution plus fine des structures dynamiques que les courants dérivés de l’altimétrie. Ces diagnostics reposent sur le calcul de l’advection de particules numériques, simulant le déplacement de parcelles d’eau par un champ de vitesse. En d’autres termes, ils permettent de visualiser la déformation et l’étirement du fluide au cours du temps à partir de l’ensemble des trajectoires particulières.

Les deux diagnostics Lagrangiens utilisés ici pour caractériser la dynamique de surface durant les campagnes sont l’advection de traceurs et la détection de « Structures Lagrangiennes Cohérentes ». Les traceurs sont des propriétés de particules numériques telles que des grandeurs physiques, comme la température ou la concentration d’un soluté (ex. salinité), ou bien la longitude et la latitude du point de départ de l’intégration de la trajectoire (D’OVIDIO et al., 2015). Ces dernières permettent de déduire l’origine des particules en calculant la différence de longitude et/ou de latitude entre chaque position finale et initiale des particules numériques advectées.

Le terme de « Structures Lagrangiennes Cohérentes » a été proposé par HALLER et YUAN (2000) comme étant des frontières matérielles (c’est-à-dire constituées de particules) organisant le transport et le mélange des traceurs dans un fluide. Elles séparent des régions de l’espace où la dynamique des traceurs est différente, en agissant comme une barrière au transport ou au contraire comme un canal de dispersion. Un diagnostic très souvent utilisé pour identifier ces structures est le *Finite Time Lyapunov Exponent* (FTLE, D’OVIDIO et al., 2004), qui mesure le taux de séparation de particules initialement proches dans l’espace (équation 2.1). Cette mesure permet d’identifier les zones « attractives » ou « répulsives » de l’écoulement. Les maxima locaux, identifiés sur une carte sous formes de crêtes, représentent les zones de fort étirements des masses d’eau, autrement dit : les fronts.

$$\lambda_{t_0}^T(\mathbf{x}_0) = \frac{1}{2|T|} \ln(\lambda_{\max}(\mathbf{\Delta})) \quad (2.1)$$

où λ est le taux de séparation des particules [T^{-1}], x_0 est la position initiale, T est le temps d’intégration, et λ_{\max} est la valeur propre maximale du tenseur de déformation Δ autour de la position initiale. Ce calcul est réalisé par l’outil SPASSO.

2.1.2. Des produits satellites pour observer la fine-échelle

Plusieurs jeux de données satellitaires complémentaires sont utilisés pour caractériser la dynamique de surface de fine-échelle en Méditerranée occidentale des campagnes PROTEVSMED-SWOT et BioSWOT-Med ([tableau 2.1](#)).

La hauteur de la surface de l'eau et les champs de vitesses géostrophiques sont dérivés des produits altimétriques multi-mission (DUACS DT-2023) qui avant SWOT offraient une représentation de la circulation à méso-échelle uniquement (DUACS DT-2021). Les versions antérieures servent maintenant de référence pour évaluer les apports de la mission SWOT.

Les images de hauteur de la surface de la mer fournies par le CNES pendant BioSWOT-Med proviennent du produit SWOT (pass 003), dérivé des données océaniques en faible débit KaRIn. Pour élargir la couverture spatiale de SWOT entre et au-delà des traces, deux produits reconstruits par fusion de toutes les missions altimétriques, incluant SWOT, sont utilisés. Le premier, nommé MIOST (UBELMANN et al., [2021](#)), repose sur une interpolation linéaire entre les bandes du satellite, qui optimise la reconstruction des champs de hauteur de mer en exploitant la corrélation spatiale à différentes échelles. Les champs de courants bidimensionnels dérivés du produit MIOST via l'approximation géostrophique sont également utilisés ici. Le second, nommé VarDyn (LE GUILLOU et al., [2025](#)), utilise un modèle « quasi-géostrophique » pour considérer les variations régionales de fine-échelles et sert de base pour le calcul des diagnostics Lagrangiens tels que les FTLE. Pour cela, l'outil *Lagrangian Manifolds and Trajectories Analyzer* (LAMTA) calcule des milliers de trajectoires de particules numériques advectées en remontant le temps sur une période de 15 jours ici, afin de dériver les FTLE ainsi que la longitude advectée (ROUSSELET et al., [2025](#)).

Les données de couleur de l'océan (chlorophylle-a) issues des images journalières de Sentinel-3 et de composites VIIRS (CLS) sur 1, 5 ou 10 jours permettent d'identifier les structures biologiques associées aux structures physiques.

2.1.3. Des instruments *in situ* pour mesurer simultanément les propriétés physiques des fronts et la composition des communautés phytoplanctoniques

Mesures physiques

Les fronts sont caractérisés par des gradients horizontaux qui se traduisent par des contrastes marqués en température et/ou en salinité. Pour détecter ces contrastes, des capteurs à

TABLEAU 2.1. – Résumé des produits satellitaires utilisés

Produit	Version - Niveau	Résolution	Références
Altimétrie			
DUACS	DT-2021 L4	0,125° × 0,125°	DUACS multi-satellite sea level products available on Copernicus Marine Service : Multi-year Level-4 products for European Seas, DT-2021 (https://doi.org/10.48670/moi-00141)
DUACS	DT-2024 L4	0,125° × 0,125°	European Seas DUACS Level-4 gridded product used as reference for conventional multi-mission altimetry-derived ADT over the western Mediterranean Sea (https://doi.org/10.48670/moi-00141)
SWOT (pass 003)	2.0.1 L3	2 km	SWOT_L3_LR_SSH product from L2 SWOT KaRIn low rate data (NASA/JPL and CNES), distributed by AVISO and DUACS for the DESMOS Science Team. AVISO/DUACS, 2024. https://doi.org/10.24400/527896/A01-2023.018
MIOST	L4	0,100° × 0,100°	Processed by SSALTO/DUACS, distributed by AVISO+ with CNES support. UBELMANN et al., 2021
VarDyn	L4	0,060° × 0,050°	LE GUILLOU et al.
Couleur de l'eau (Chlorophylle-a)			
CLS	1 jour, 5 jours, 10 jours L4	0,020° × 0,020°, 0,020° × 0,020°, 0,040° × 0,040°	Products provided by CLS with CNES support
Sentinel-3	L2	—	Sentinel-3 ocean color product from EUMETSAT (OLCI L2 CHL Concentration – Sentinel-3A : https://navigator.eumetsat.int/product/EO:EUM:DAT:0178)

acquisition rapide (quelques secondes), permettant de détecter des variations à très petite échelle, sont nécessaires. Des instruments équipés de capteurs de conductivité à partir de laquelle est dérivée la salinité et de capteurs de température effectuant des mesures à haute fréquence sont alors installés sur les navires. Ils peuvent être tracté comme le SeaSoar (ALLEN et al., 2002) ou le *Moving Vessel Profiler* (MVP) qui réalisent des plongées respectivement ondulatoire et libre jusqu'à plusieurs centaines de mètres de profondeur. Ces instruments peuvent également être installés à bord comme le thermosalinographe (TSG) qui grâce à un dispositif de pompage en continu et de capteurs *SeaBird*, mesure en surface au niveau de la prise d'eau, la température et la salinité. La description plus en détails de ces instruments ainsi que d'instruments complémentaires pour décrire la dynamique physique durant chacune des campagnes est présentée plus bas (sous-section 2.1.4 et sous-section 2.1.5).

Échantillonnage des communautés phytoplanctoniques

Les zones frontales sont également marquées par des contrastes dans la distribution de la chlorophylle. Or, comprendre le couplage front-phytoplancton responsable de cette distribution revient premièrement à étudier la composition des communautés dans ces zones. Jusqu'à présent cela a été grandement limité par la faible fréquence d'échantillonnage biologique dans les fronts de fine-échelle.

La cytométrie en flux automatisée uniquement, permet d'évaluer la structure des communautés avec une haute-résolution, grâce à des intervalles d'échantillonnage courts. Un cytomètre

en flux automatisé CytoSense (CytoBuoy b.v.) a été embarqué lors des deux campagnes décrites ici et connecté au circuit d'eau de mer du TSG des navires via un robinet de sortie (figure 2.2).

Le cytomètre est piloté et les données acquises à l'aide du logiciel Cyto-USB (Cytobuoy b.v.). Les données sont ensuite analysées avec le logiciel CytoClus 4 (Cytobuoy b.v.). L'ajustement de seuils de détection permet d'optimiser la sensibilité et la spécificité de la détection en fonction de la taille des cellules.

Des protocoles distincts sont mis en œuvre afin de réaliser des analyses séquentielles, chacune ciblant une classe spécifique de taille cellulaire. Par exemple, les protocoles FLR6 et FLR8 sont réglés pour détecter respectivement les cellules dont le signal est sous un seuil de 6 mV et 8 mV, dans un volume d'analyse de 0,5 mL. Ils sont spécifiquement adaptés à l'étude du picophytoplancton et du petit nanophytoplancton. En revanche, le protocole FLR25, caractérisé par un seuil de détection plus élevé (25 mV) et un volume d'analyse plus important (4 mL), est destiné à l'analyse des cellules de plus grande taille, telles que le microphytoplancton.

Avant l'embarquement du CytoSense, des billes de silice de taille connue sont passées dans le cytomètre pour permettre sa calibration. Ces billes de silice, dont l'indice de réfraction est proche de celui des cellules, servent de repère de taille et permettent de convertir les intensités de FWS en dimensions cellulaires (FOLADORI et al., 2008). Cette conversion est indispensable pour estimer les biovolumes et en déduire les biomasses en carbone.

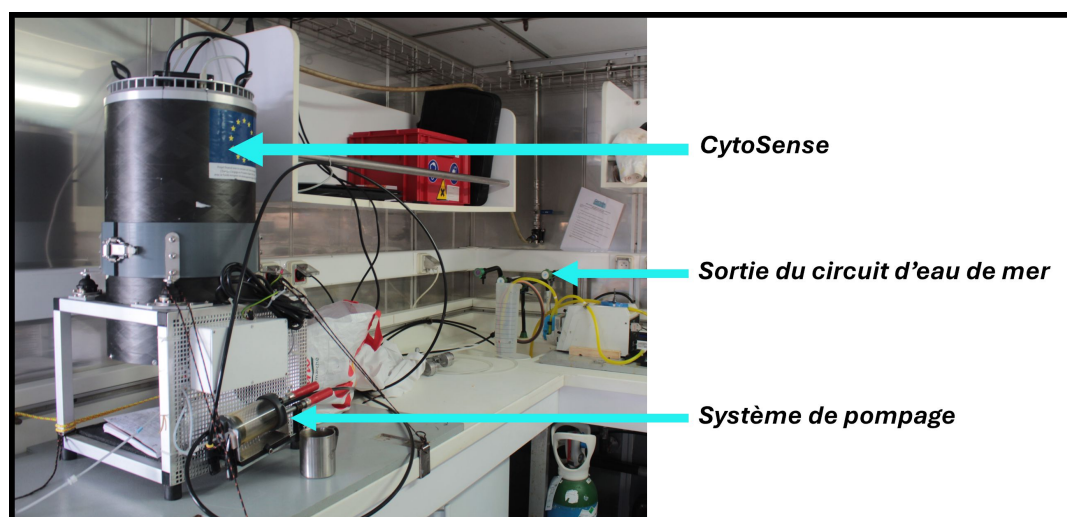


FIGURE 2.2. – Installation typique du CytoSense. Cette photo a été prise à bord du RV l'Atalante durant la campagne BioSWOT-Med.

Conversion de l'abondance cellulaire en biomasse carbonnée

À abondance cellulaire équivalente, un assemblage phytoplanctonique composé de grandes cellules renferme généralement plus de carbone qu'un assemblage constitué de petites cellules. Cette différence de contenu en carbone confère à chaque groupe phytoplanctonique une influence distincte sur le fonctionnement de l'écosystème. L'abondance de cellule ($[cell\ m^{-3}]$, Ab) mesurées par cytométrie est donc converties ici en biomasse ($[mmolC\ m^{-3}]$, biom).

Une relation allométrique taxon-dépendante lie le biovolume cellulaire (volume tridimensionnel occupé par une cellule, $[\mu m\ cell^{-1}]$, BioV) au contenu carboné ($[mmolC\ cell^{-1}]$, Q_c). Cette relation peut être exprimée sous forme d'une régression log-log (équation 2.2) dont les coefficients α_0 (ordonnée à l'origine) et α_1 (pente) ont été déterminés expérimentalement pour différentes classes de de taille (MENDEN-DEUER et LESSARD, 2000, tableau 2.2).

En supposant que les cellules sont sphériques, le diamètre des cellules (*equivalent spherical diameter* (ESD) et le biovolume (BioV) peuvent être estimés à partir du signal FWS. L'équation 2.3 et l'équation 2.4 permettent alors de convertir ce signal en biovolume, à partir d'une relation empirique établie avec les billes de silice de tailles connues. Les coefficients β_0 et β_1 de la régression log-log correspondent respectivement à l'ordonnée à l'origine et à la pente et sont variables d'un cytomètre à l'autre.

Une fois le contenu moyen en carbone estimé pour chaque cellule, la biomasse de chaque PFT $[mmolC\ m^{-3}]$ est obtenue en multipliant ce contenu par l'abondance mesurée $[cell\ m^{-3}]$, selon l'équation 2.5.

$$Q_c = \alpha_0 \times BioV^{\alpha_1} \quad (2.2)$$

$$ESD = FWS^{\beta_1} \times \exp(\beta_0) \quad (2.3)$$

$$BioV = \frac{\pi}{6} \times ESD^3 \quad (2.4)$$

$$BioM = Ab \times Q_c \quad (2.5)$$

Afin de générer un fichier de données complet à partir des fichiers bruts produits par le

TABLEAU 2.2. – Coefficients de la relation allométrique entre le contenu en carbone et le biovolume (MENDEN-DEUER et LESSARD, 2000)

	PICO (<2 μm)	NANO (2 <& <20 μm)	MICRO (20 μm <)
α_0	0,210	0,261	0,116
α_1	0,939	0,860	0,811

logiciel Cyto-USB — qui ne contiennent ni la position géographique ni la date — une boîte à outils MATLAB/Python a été développée (disponible ici : [git@github.com:OmsLaurina/toolbox_cyto.git](https://github.com/OmsLaurina/toolbox_cyto.git)). Ces codes permettent de :

- charger les données brutes de cytométrie,
- synchroniser la position GPS du navire,
- associer les mesures de température et de salinité correspondantes,
- convertir les concentrations cellulaires en biovolumes.

2.1.4. Une campagne dans le sud de la zone des Baléares : PROTEVSMED-SWOT

La campagne PROTEVSMED-SWOT (DUMAS, 2018) a été menée à bord du RV Beautemps-Beaupré au printemps de l'année 2018 (30 avril - 18 mai) au sud des îles Baléares (figure 2.3a). Cette campagne a servi de précurseur expérimental et exploratoire aux campagnes mises en place après le lancement de la mission SWOT en 2022. Durant la campagne, la LAMS a permis d'identifier et d'échantillonner un SBF (front éphémère) particulièrement marqué par des contrastes bimodaux nord-sud de la concentration en chlorophylle de surface, avec une région plus productive au nord du front et moins productive au sud du front (figure 2.3a).

Les deux régions séparées par ce front ont été échantillonnées séquentiellement le long des transects *cross-frontaux* (*cross-frontal transects*, CFT) d'une route stratégique désignée par la LAMS, du 11 (minuit) au 13 mai (minuit). De manière à suivre le cycle diurne, chacune des deux régions a été visitée le long des CFT pour un total individuel de 24 heures (figure 2.3b), à une vitesse de 8 nœuds. Cette stratégie permet de capturer de manière similaire le cycle diurne dans les différentes régions. Les différences de concentration et de biomasse reflètent alors des variations indépendantes du cycle cellulaire, rendant les échantillons indépendants et identiquement distribués.

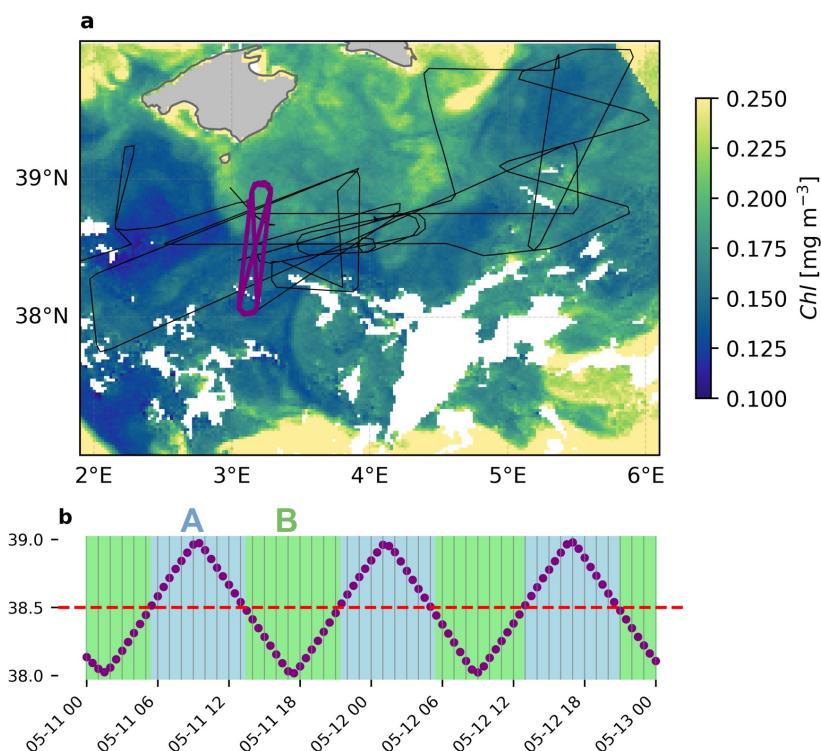


FIGURE 2.3. – Campagne PROTEVSMED-SWOT. **a** Concentration en chlorophylle-a de surface estimée par satellite pour le 10 mai 2018 (données CLS, 5 jours, [tableau 2.1](#)) à laquelle est superposée la trajectoire du navire. Le segment violet indique la période d'échantillonnage du 11 au 13 mai 2018 correspondant aux CFT. **b** Position latitudinale des échantillons de cytométrie au cours du temps le long des CFT. La ligne horizontale rouge représente la position du front. Les transects réalisés dans la masse d'eau A, au nord du front, sont représentés sur fond bleu, tandis que ceux effectués dans la masse d'eau B, au sud du front, sont représentés sur fond vert. La détermination de la position du front et des masses d'eau A et B est détaillée dans TZORTZIS et al. (2021).

Afin de caractériser les conditions physiques de la région frontale, le navire était équipé d'un *SeaSoar*, capable de réaliser des profils verticaux jusqu'à 400 m de profondeur. Il était équipé de deux capteurs *SeaBird* SBE-9 (SBE-3 pour la température et SBE-4 pour la conductivité), permettant la mesure simultanée de la température, de la conductivité et de la pression. Les communautés phytoplanctoniques ont été échantillonnées à l'aide d'un *CytoSense*, programmé pour réaliser une analyse toutes les 30 minutes. Deux protocoles ont été utilisés : FLR6 pour le picophytoplancton et FLR25 pour le nano- et microphytoplancton, permettant l'acquisition de 102 échantillons le long de la trajectoire des CFT.

TZORTZIS et al. (2021) ont identifié à partir des données du *SeaSoar* deux masses d'eau associées aux deux régions visitées et séparées par le front à la latitude 38,5°N. Les caractéristiques physiques de surface observées des deux masses d'eau témoignent de la nature typique des

SBF comme des fronts de densité créés par la rencontre entre l'eau plus froide et plus salée au nord et l'eau plus chaude et plus douce au sud (figure 2.4).

À partir de maintenant, et tout au long du manuscrit, les masses d'eau plus dense et moins dense de part et d'autre d'un front sont respectivement dénommées « A » et « B ». Le front est dénommé « F » (figure 2.5).

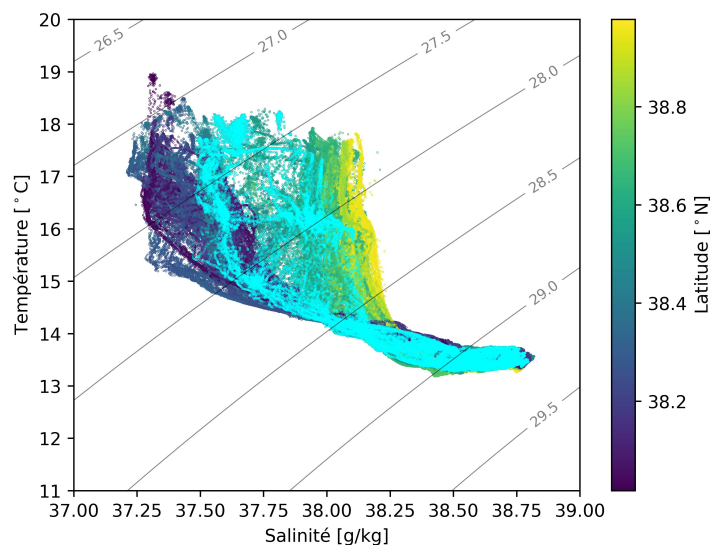


FIGURE 2.4. – Diagramme température-salinité des données collectées le long des CFT. La barre de couleur représente la latitude, les points cyan correspondent à la latitude du front (38,5°N).

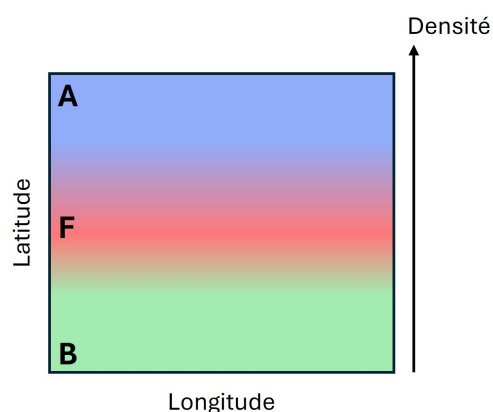


FIGURE 2.5. – Représentation schématique d'un front (F) et de ses masses d'eau adjacentes (A et B). Cette représentation est utilisée tout au long du manuscrit : A en bleu, F en rouge et B en vert.

Les travaux de TZORTZIS et al. (2021) ont également permis d'identifier à partir des analyses du cytomètre en flux automatisé une distribution bimodale en surface de la concentration de 9 PFT dans les régions A et B, F étant le point de transition de cette répartition (figure 2.6).

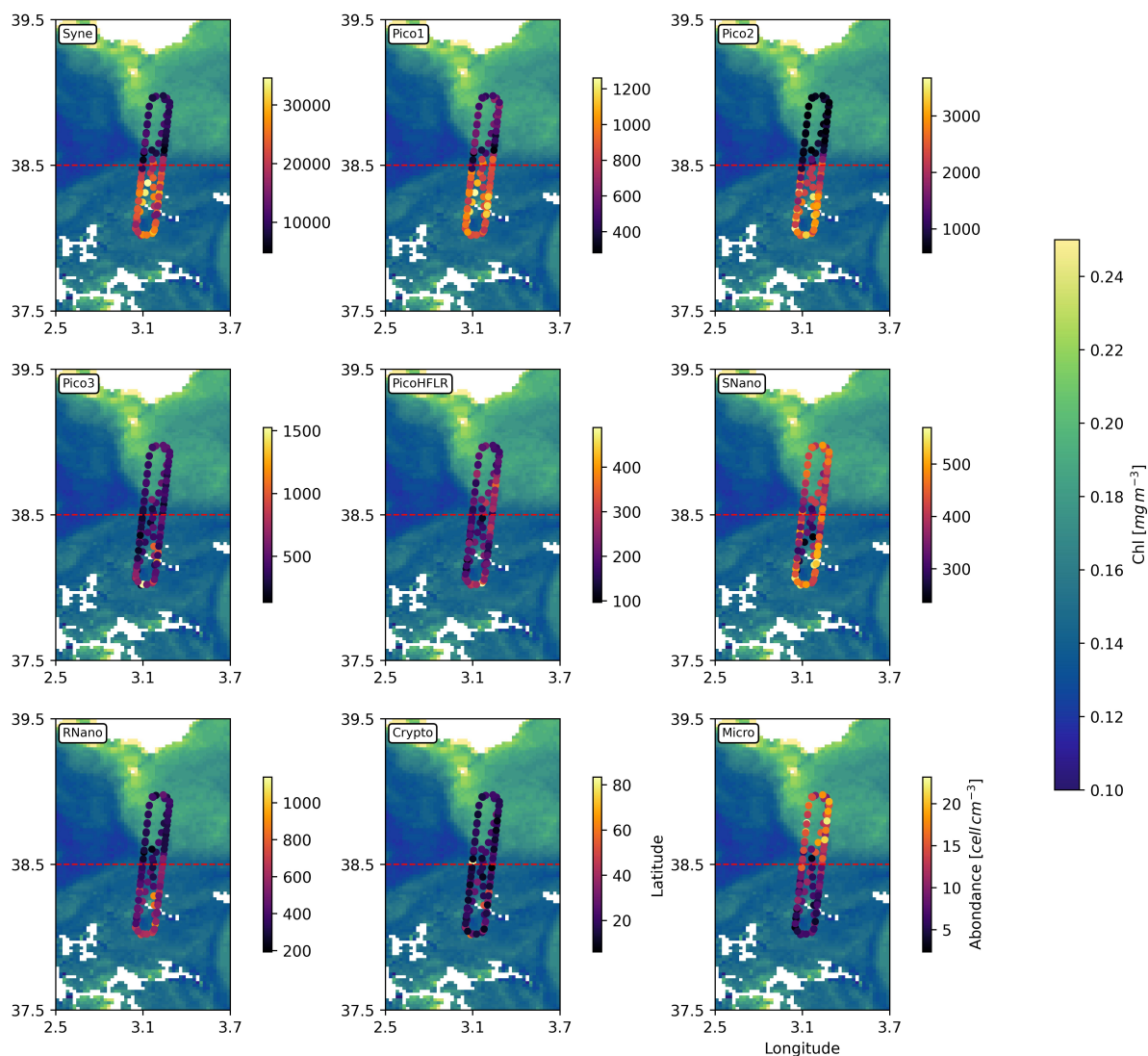


FIGURE 2.6. – Cartes de l’abondance des 9 PFT identifiés par cytométrie en flux automatisée le long des CFT superposées à la carte de chlorophylle (données CLS, 5 jours, [tableau 2.1](#)). La ligne pointillée rouge indique la position du front. Les PFT Syne (*Synechococcus*), Pico1, Pico2, Pico3 et RNano sont plus concentrés au sud du front, tandis que le Micro sont plus concentrés au nord du front.

Les données et observations *in situ* de PROTEVSMED-SWOT ont été décrites en détails dans la thèse de Roxane Tzortzis (TZORTZIS, 2022). La partie de ma thèse concernée par cette campagne porte sur l’interprétation mécaniste des observations en construisant à partir de ces connaissances *in situ* un modèle numérique simple.

2.1.5. Une campagne dans le Nord de la zone des Baléares : BioSWOT-Med

La campagne BioSWOT-Med (DOGLIOLI et GREGORI, 2023) a été menée à bord du RV l'Atalante au printemps de l'année 2023 (20 avril - 15 mai) au nord des îles Baléares (figure 2.7). Faisant partie du consortium SWOT AdAC, le calendrier, l'emplacement et la stratégie de cette campagne ont été soigneusement conçus pour exploiter les cartes journalières de SWOT pendant la phase Cal/Val du satellite qui a suivi son lancement.

Durant BioSWOT-Med la LAMS améliorée par l'expérience de PROTEVSMED-SWOT et le grand progrès en mesure altimétrique de SWOT ont permis de cibler un front éphémère issu de la variabilité fine-échelle de la région du front Nord-Baléareun et de réaliser un échantillonnage de haute-résolution des masses d'eau nord et sud et du front lui-même. Comme pour le SBF de PROTEVSMED-SWOT, le NBF marque une frontière entre une masse d'eau plus productive et une masse d'eau moins productive, qui se reflète également à fine-échelle (figure 2.7a). Dans la suite, le terme de « front » désigne le front de fine-échelle, considéré comme une manifestation de la variabilité du NBF, ce dernier étant un front persistant à plus grande échelle. L'ensemble des instruments déployés ainsi que la stratégie d'échantillonnage sont détaillés dans le rapport de mission (<https://doi.org/10.13155/105690>). Seuls les instruments dont les données ont servi dans ma thèse sont présentés ici.

Une grande différence avec la campagne précédente réside dans la perception expérimentale du front comme un régime à part entière plutôt que comme un point de transition entre deux régimes. Deux approches distinctes et complémentaires de l'utilisation de la LAMS durant la campagne BioSWOT-Med ont permis d'explorer la singularité de ce régime frontal dans son contexte dynamique de fine-échelle (figure 2.8). La première, similaire à PROTEVSMED-SWOT, est la réalisation de CFT (figure 2.8a). Les CFT réalisés du 29 avril (minuit) au 1 mai (minuit) constituent une version améliorée de ceux de PROTEVSMED-SWOT : les six transects, orientés selon des angles successifs distincts, permettent de suivre le déplacement du courant frontal de fine-échelle, pour une vitesse typique de 6 noeuds. La seconde, est la réalisation durant 24 heures dans la masse d'eau « A » (nord du front), le front de fine-échelle « F » et la masse d'eau « B » (sud du front) de stations dérivantes, appelées stations Lagrangiennes (*Lagrangian stations*, LS (figure 2.8b). Deux LS par région ont été réalisées, la première série comporte A1 (25 avril), F1 (26 avril) et B1 (27 avril) et la deuxième A2 (7 mai), F2 (6 mai) et B2 (5 mai). La complémentarité de ces deux approches réside dans les termes « Lagrangien » et « Adaptative » de la LAMS. Les CFT ont donné une cartographie dynamique du front en le traversant activement, et ont ainsi permis de déterminer précisément la position de la

deuxième série de LS, tandis que ces LS ont permis d'obtenir des séries temporelles journalières des régions A, E, B en suivant passivement les courants pendant 24 heures. La deuxième série de LS ayant été réalisée après les CFT, est présentée dans ce manuscrit. Comme pour PROTEVSMED-SWOT, l'échantillonnage sur 24 heures dans chacune des régions permet de capturer de manière similaire le cycle diurne, rendant les échantillons indépendants et identiquement distribués.

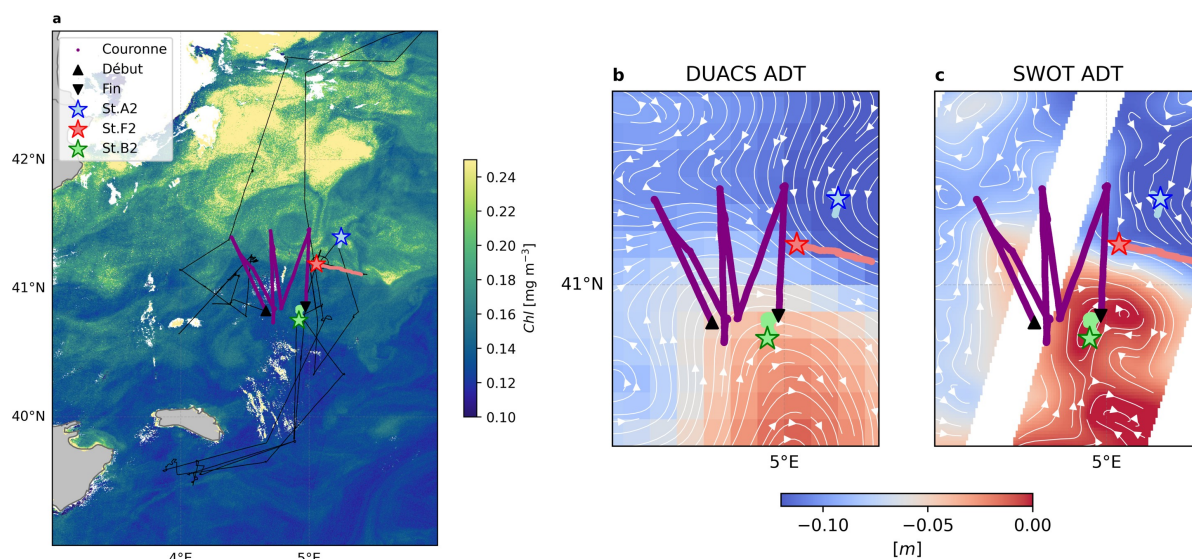


FIGURE 2.7. – Campagne BioSWOT-Med. **a** Concentration en chlorophylle-a de surface le 5 mai 2023 (données Sentinel-3, [tableau 2.1](#)) à laquelle est superposée la trajectoire du navire. Le segment violet indique la période d'échantillonnage du 29 au 30 avril 2018 correspondant aux CFT. Les trois LS sont représentées par les points bleus (St. A2, 7 mai), rouge (St. F2, 6 mai) et vert (St. B2, 5 mai), les étoiles indiquent le premier point de chaque station. En particulier, la station F2 est marquée par une forte dérive vers l'est, créée par l'intensification du courant frontal. Les panneaux **b** et **c** montrent respectivement l'ADT de DUACS DT-2021 et SWOT L3, au 5 mai ([tableau 2.1](#)). Les lignes de courant sont représentées en blanc. L'image SWOT contrairement à celle de DUACS permet de visualiser un front d'une dizaine de km de largeur.

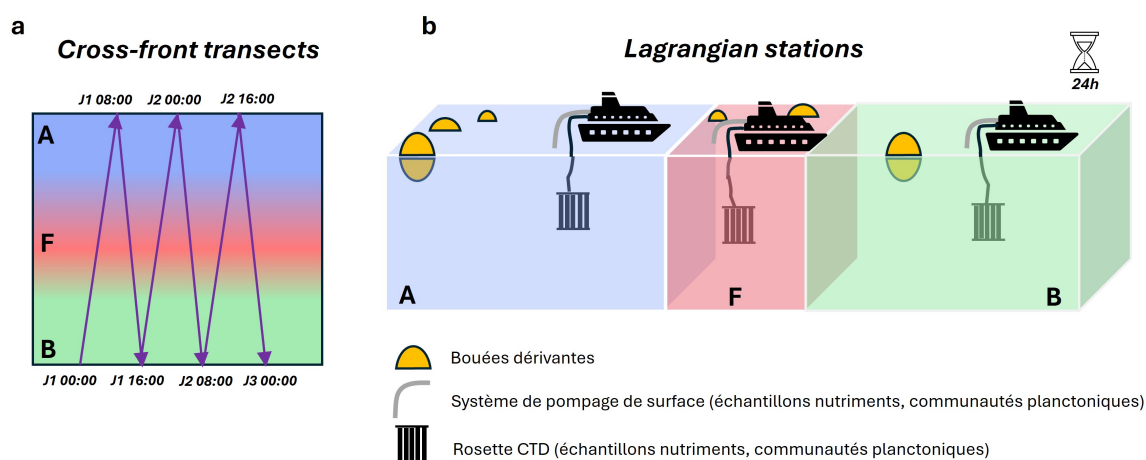


FIGURE 2.8. – Illustration de la stratégie de campagne. **a** CFT réalisés sur deux jours complets et consécutifs (J1 et J2). **b** LS de 24 heures menées dans chacune des régions A, F et B. Plusieurs instruments sont déployés lors de ces stations, notamment des bouées dérivantes, des rosettes CTD et un système de pompage en continu pour l'échantillonnage de l'eau de surface. Les instruments à haute-résolution, tels que le cytomètre en flux automatisé et le TSG, le PAR et l'ADCP, fonctionnent également en continu durant les LS.

Plusieurs instruments mesuraient en continu différentes variables environnementales le long de la trajectoire du navire :

- le **PAR** (Photosynthetically Available Radiation) était mesuré chaque minute à l'aide d'un capteur automatique (QCR-S/N 10637, Biospherical Instruments Inc.) disposé sur le pont avant du navire,
- la **courantologie** était obtenue à partir de deux ADCP (*Acoustic Doppler Current Profiler*) de coque (RDI *Ocean Surveyor*), opérant à des fréquences différentes. L'ADCP fonctionnant à 150 kHz permettait d'estimer les vitesses horizontales des masses d'eau entre environ 10 et 300 m de profondeur, tandis que celui à 38 kHz couvrait une plage allant de 40 jusqu'à près de 1000 m,
- Les **profils verticaux de température, salinité et fluorescence** étaient acquis à l'aide du MVP (MVP200), déployé le long des CFT. Ce dispositif plonge jusqu'à 350 m de profondeur et est équipé d'un capteur MSFFF I (*MultiSensor Free Fall Fish type I*) contenant en particulier une micro-CTD (Conductivity-Temperature-Depth), un fluorimètre, un capteur d'oxygène dissous et un capteur de turbidité,
- les **mesures de surface de température, salinité** étaient réalisées par le TSG, fournissant une mesure toutes les 6 secondes, soit tous les 3 mètres à la vitesse nominale du navire (6 nœuds). Le système repose sur des capteurs *SeaBird SBE21* installés dans un réservoir alimenté par une pompe centrifuge prélevant de l'eau de mer propre à

4,23 m sous la ligne de flottaison. Un capteur de température secondaire (SBE38) est installé à la proue, à 4,10 m de profondeur, afin de corriger les éventuelles erreurs liées au réchauffement de l'eau dans les conduites (figure 2.9).

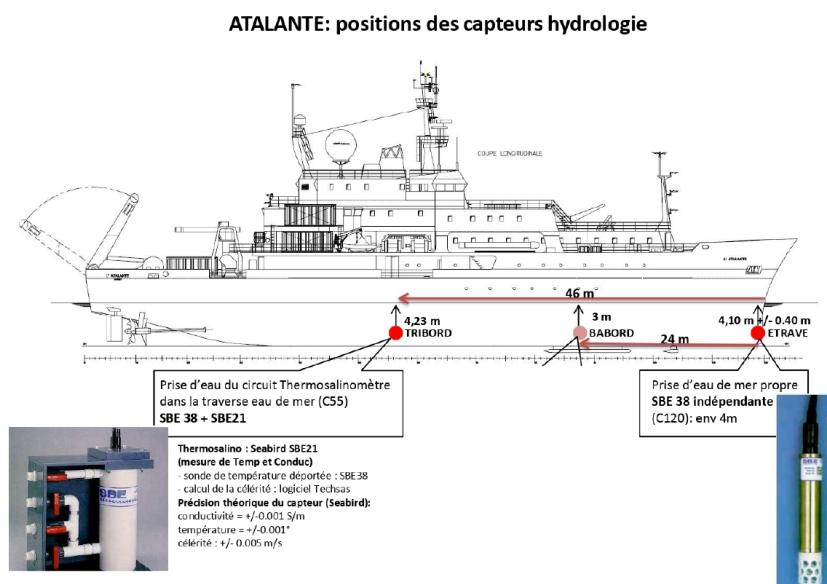


FIGURE 2.9. – Installation des capteurs du TSG.

Le CytoSense était branché sur le même circuit d'eau du TSG et programmé pour analyser toutes les 15 minutes (soit une distance de 460 m entre chaque mesure) le pico et nanophytoplancton (figure 2.10). Le réglage du cytomètre a constitué un enjeu central au cours de la campagne, afin d'optimiser la résolution des données tout en respectant les contraintes de temps d'analyse. Avant de réaliser les CFT, l'instrument était configuré pour exécuter trois protocoles distincts : le premier était dédié à l'analyse des petites cellules (pico- et petits nanophytoplancton), le deuxième était dédié à l'analyse des cellules plus volumineuses (microphytoplancton), et le troisième exploitait la caméra intégrée du cytomètre pour capturer des images des plus grandes cellules (gros nano- et microphytoplancton). Cette configuration initiale, bien qu'exhaustive en termes de gamme de tailles et intégrant l'imagerie, ne permettait pas d'atteindre une résolution temporelle suffisante pour des mesures toutes les 15 minutes.

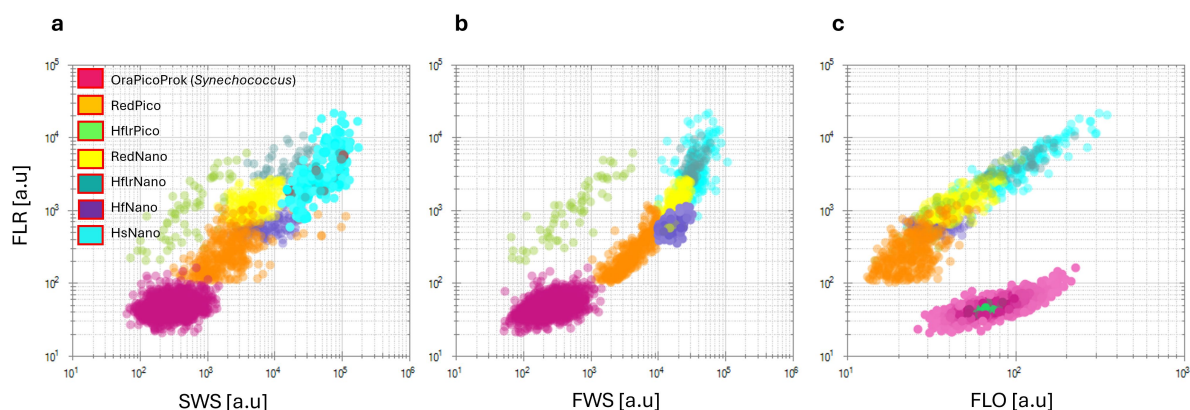


FIGURE 2.10. – Cytogrammes des sept groupes de phytoplancton identifiés par cytométrie en flux durant la campagne BioSWOT-Med. Ces groupes ont été distingués grâce à l’analyse de différents cytogrammes combinant quatre signaux clés : la fluorescence (rouge et orange) et la diffusion (vers l’avant et latérale) [unités arbitraires, a.u.]. Trois exemples de cytogrammes sont présentés ici. Dans les trois cas, l’axe des ordonnées représente le signal total de fluorescence rouge (FLR) enregistré pour chaque cellule. L’axe des abscisses du panneau **a** correspond au signal de diffusion latérale (SWS), tandis que celui du panneau **b** correspond au signal de diffusion vers l’avant (FWS) et celui du panneau **c** correspond au signal de fluorescence orange (FLO). Les signaux présentant des valeurs de FWS supérieur à 10^4 sont attribués au nanophytoplancton.

Par ailleurs, les données issues du cytomètre ont rapidement montré que la communauté phytoplanctonique rencontrée en surface était largement dominée par des petites cellules, une caractéristique attendue dans les eaux oligotrophes de la Mer Méditerranée. De plus, la cytométrie en flux présente une limitation intrinsèque lorsqu’il s’agit de détecter avec précision des cellules de grande taille très peu abondantes : le volume analysé (de l’ordre du demi-millilitre à quelques millilitres) n’est pas suffisant pour détecter ces cellules et encore moins les dénombrer précisément (CUNNINGHAM et BUONNACORSI, 1992; PEPPERZAK et al., 2018). Ces constats nous ont conduits à adopter un second réglage, plus adapté à ces conditions. Ce nouveau protocole repose sur l’exécution séquentielle de deux protocoles FLR8 et d’un seul protocole FLR25. Durant ma thèse, j’ai choisi de me concentrer uniquement sur les données issues des deux protocoles FLR8 car le protocole FLR25 n’a pas fourni de données complémentaires significatives en raison de la trop faible abondance des plus grosses cellules.

Durant les LS, plusieurs instruments ont été déployés :

- **rosettes CTD** : elles ont été utilisées pour effectuer des prélèvements à l’aide de bouteilles Niskin, à 16 profondeurs réparties entre 0 et 500 m, 4 fois par jour. Ces échantillons ont permis de réaliser des analyses de la concentration en nutriments inorga-

niques dissous (nitrites, nitrates, phosphates et silicates), de diversité taxonomique et de microscopie en particulier pour les cellules de microphytoplancton et les organismes zooplanctoniques. Ces mêmes échantillons ont également été utilisés pour des analyses par cytométrie en flux conventionnelle (non automatisée),

- **filets à plancton** : en complément des mesures de cytométrie automatisée — qui ne permettaient pas d'échantillonner efficacement le microphytoplancton — des prélèvements de microphytoplancton ont été réalisés à l'aide de filets PhytoNet (maille de 20 μm) tractés entre 0 et 150 m de profondeur.

Pour chaque LS, les concentrations de phosphate et de nitrate ont été mesurées à bord avec un auto-analyseur à flux continu segmenté (limite de quantification 0,02 μM). Pour les échantillons entre 0 et 150 m, une méthode plus sensible a été utilisée pour le phosphate, combinant une cuve longue (1 m) et l'auto-analyseur, permettant de détecter des concentrations jusqu'à 2 nM . L'analyse des concentrations mesurées à bord et l'application de la méthode plus sensible ont été réalisées dans le cadre des travaux de stage de Léa Buniak (BUNIAK, 2024).

L'analyse des données de cytométrie en flux conventionnelle issues des prélèvements Niskin, ainsi que l'identification des PFT, a été réalisée à terre par Ludivine Grand à l'aide du logiciel Cytoclus, selon la même procédure que pour l'analyse des données de cytométrie automatisée présentées ici (GRAND, 2025).

L'identification des groupes taxonomique de microphytoplancton et leur comptage ont été réalisés à bord par microscopie optique et à terre par microscopie électronique et à l'aide du Planktoscope (<https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/prj/9624>). Ces analyses ont été réalisées par Véronique Cornet, Blandine Courtois et Karine Leblanc.

Enfin, dans le prolongement de l'approche SPASSO (cf. [sous-section 2.1.1](#)), des bouées dérivantes Lagrangiennes (CODE, CARTHE, SVP, DAVIS, 1985; NOVELLI et al., 2017, [figure 2.11](#)) ont été déployées depuis le navire. Conçues pour flotter à une profondeur fixe (à 1 m pour CODE et CARTHE et à 15 m pour SVP), ces bouées transmettent en continu leur position GPS et permettent de suivre le transport passif des masses d'eau. En tant que traceurs *in situ* advectés par les courants, elles ont également servi à ajuster dynamiquement la stratégie de campagne.

Le déploiement des bouées a été structuré en deux phases expérimentales :

1. **Phase 1 (23–26 avril)** : 4 bouées ont été relâchées dans la partie ouest du domaine, dans différentes masses d'eau situées de part et d'autre du front. Leur suivi a permis

de visualiser la dynamique frontale et de caractériser les trajectoires d'advection à plus grande échelle.

- Phase 2 (29 avril – 7 mai)** : 24 bouées supplémentaires ont été déployées lors des CFT (29–30 avril), ainsi que pendant les stations B2 (5 mai), F2 (6 mai) et A2 (7 mai). Ces déploiements visaient à suivre de manière précise l'évolution des masses d'eau échantillonnées et à ajuster en temps réel la position du navire, afin de maximiser la coïncidence spatiale entre les mesures *in situ* et les observations satellitaires.

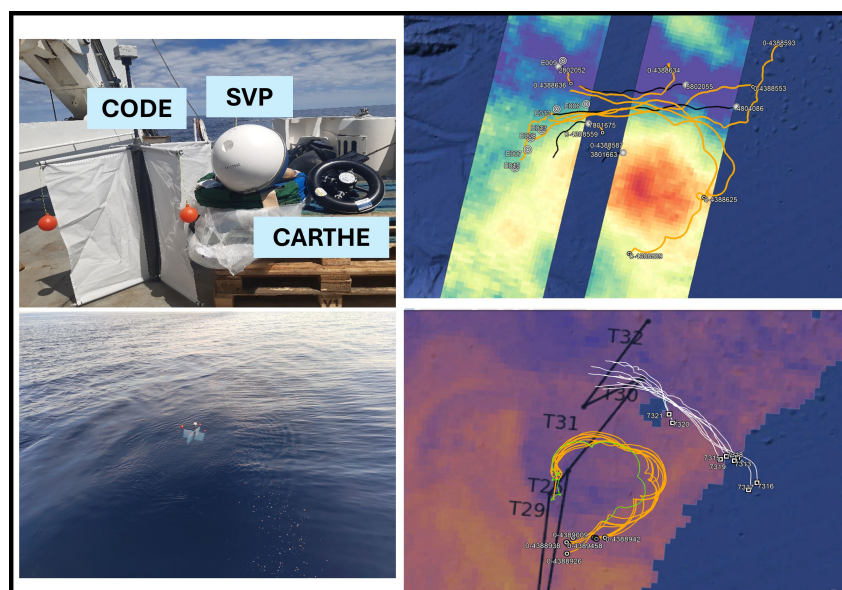


FIGURE 2.11. – Photographies des bouées et illustration de trajectoire. La carte en haut à droite montre les trajectoires des bouées déployées lors de la phase 1, superposées aux fauchées du satellite SWOT. La carte en bas à droite présente les trajectoires des bouées de la phase 2, superposées à la température de surface (SST). Ces images proviennent du rapport de campagne (<https://doi.org/10.13155/105690>).

Les bouées permettent également de calculer la vorticité du fluide et sa déformation en utilisant les vitesses horizontales mesurées à 1 m et 15 m de profondeur (MOLINARI et KIRWAN JR, 1975; JOËL, 2024).

Pendant la campagne un certain nombre d'informations comme les mesures TSG et cytométriques de surface, et la trajectoire des bouées dérivantes, étaient accessibles en temps quasi-réel, ce qui a permis d'ajuster précisément les objectifs. Notamment, le long des CFT, le TSG a révélé en temps réel un gradient de salinité entre la masse d'eau A plus salée et la masse d'eau B plus douce de 0,2 à 0,4 g/kg (figure 2.12 et figure 2.13) sur une dizaine de kilomètres correspondant au front. Les bouées dérivantes déployées en surface le long du front ont révélé un courant frontal convergent vers l'est, et une circulation anticyclonique au sud du front (figure 2.11).

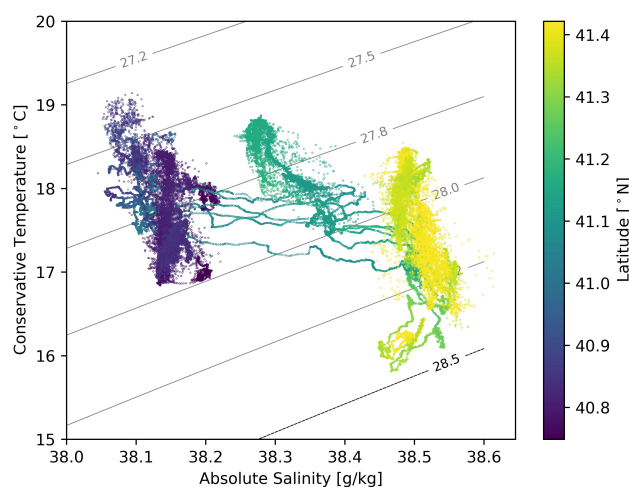


FIGURE 2.12. – Diagramme Température-Salinité des données collectées le long des CFT et des LS. La barre de couleur représente la latitude.

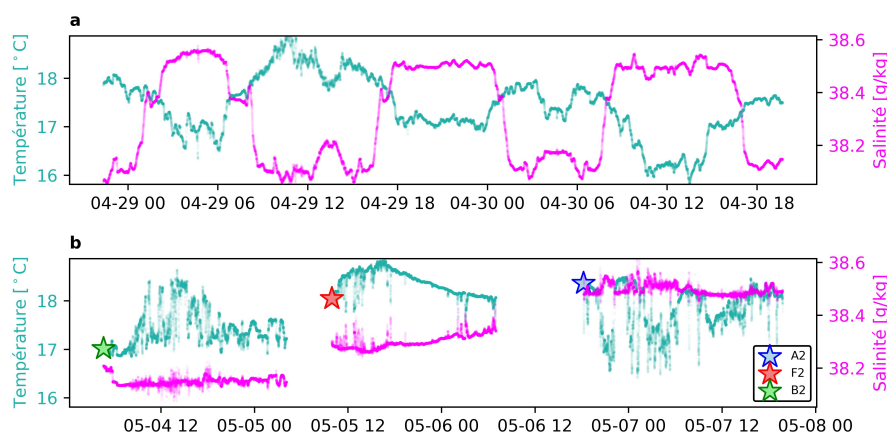


FIGURE 2.13. – Séries temporelles de la salinité absolue et de la température conservative mesurées par le TSG durant BioSWOT-Med. **a** CFT. **b** LS. Les transitions entre la masse d'eau A (plus salée) et la masse d'eau B (plus douce) sont marquées par des gradients nets de salinité. Par ailleurs, la salinité montre une plus grande stabilité temporelle, étant moins influencée par la variabilité météorologique que la température.

Sur les CFT et durant les LS j'ai identifié en temps quasi-réel 7 PFT par cytométrie, nommés selon la nomenclature cytométrique standardisée (THYSSEN et al., 2022, figure 2.10), à l'exception de ceux notés par « * » : HsNano (environ $10^2 \text{ cell cm}^{-3}$) sur l'ensemble de la campagne), *HfNano ($10^2 \text{ cell cm}^{-3}$), RedNano ($10^3 \text{ cell cm}^{-3}$), *HflrNano ($10^2 \text{ cell cm}^{-3}$), RedPico ($10^3 \text{ cell cm}^{-3}$), *HflrPico ($10^2 \text{ cell cm}^{-3}$), OraPicoProk (*Synechococcus*) ($> 10^4 \text{ cell cm}^{-3}$). Ces PFT ont présenté une distribution taxon-dépendante contrastée relativement au front

(figure 2.14).

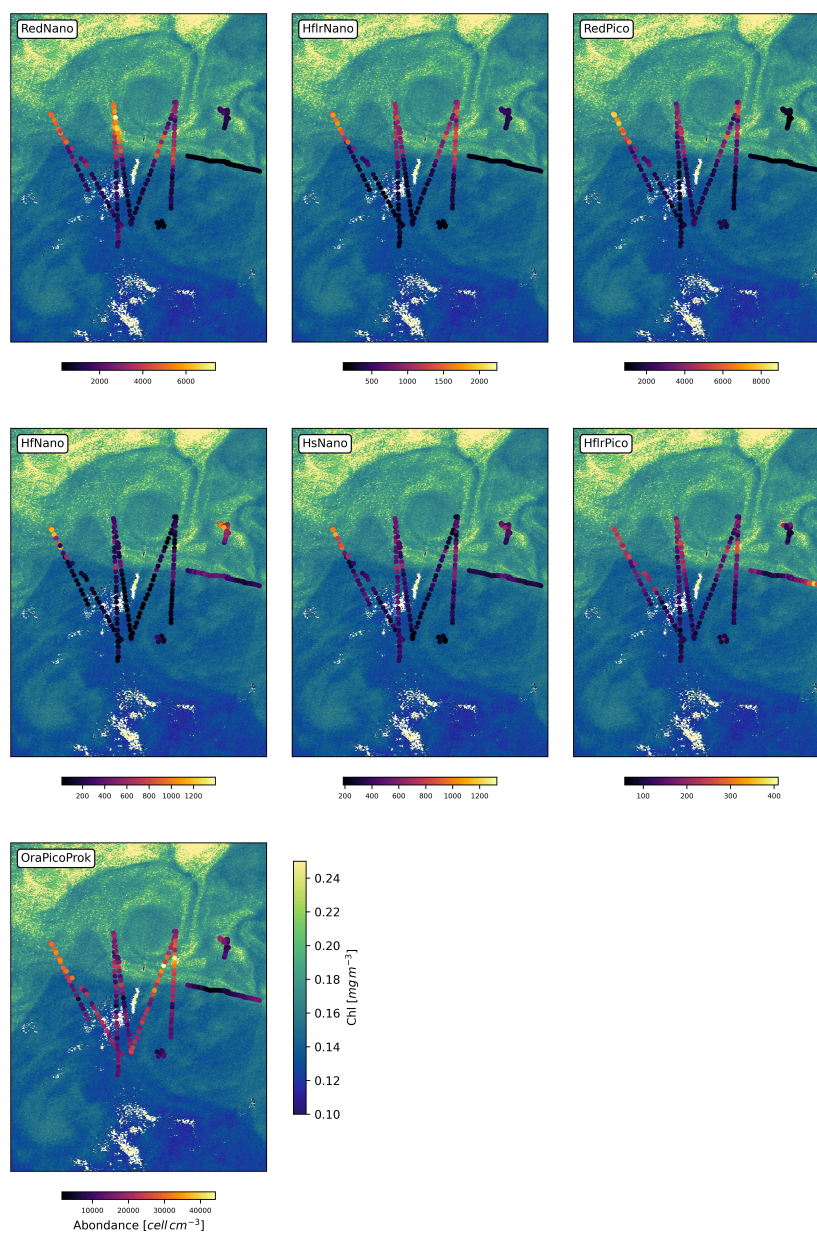


FIGURE 2.14. – Cartes de l’abondance des 7 PFT identifiés par cytométrie en flux automatisée le long des CFT et des LS superposées à la carte de chlorophylle du 5 mai (données Sentinel-3, [tableau 2.1](#)).

Grâce à l’utilisation améliorée de la LAMS et d’un plus grand nombre d’instruments, le jeu de données de BioSWOT-Med est bien plus exhaustif que celui de PROTEVSMED-SWOT. Avec au total 451 échantillons (CFT : 171, LS : 282) issus du CytoSense. Les observations *in situ* de BioSWOT-Med sur les communautés phytoplanctoniques représentent le cœur de ma thèse et sont décrites et analysées dans le [chapitre 4](#). L’interprétation mécaniste de ces observations

TABLEAU 2.3. – Taille des jeux de données issus du TSG et du CytoSense pour les CFT et les trois stations A2, F2 et B2, utilisées ici pour caractériser le front et les communautés phytoplanctoniques.

	TSG	CytoSense
CFT	26229	171
St. A2	15329	103
St. F2	12640	85
St. B2	14099	94
Total	42068	451

à l'aide d'un modèle numérique sont décrites dans le [chapitre 5](#).

2.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques servent à transformer un jeu de données brutes en information. Dans le cadre de ma thèse, l'information recherchée est l'existence et la singularité d'une communauté phytoplanctonique frontale en surface. Le jeu de données BioSWOT-Med combine des échantillons de haute-résolution issus des CFT et des LS, couvrant à la fois la dynamique spatiale et temporelle de la région frontale. Grâce à la grande quantité de données ([tableau 2.3](#)) et à leur répartition exhaustive dans l'espace et le temps, ce jeu de données est robuste et représentatif des caractéristiques globales du système étudié.

Ces conditions permettent d'appliquer des analyses statistiques classiques, incluant des méthodes descriptives, telles que l'analyse en composantes principales, ainsi que des méthodes inférentielles, comme les régressions ou les tests d'hypothèses, qui reposent sur les hypothèses d'indépendance et de représentativité des observations. Par ailleurs, les données de cytométrie de la campagne PROTEVSMED-SWOT moins nombreuses ont été traitées selon une analyse statistique adaptée ([annexe D](#)).

Le choix des outils statistiques s'articule autour de trois questions clés :

- ★ **Question 1** : De quelle région A, F, B provient chaque point de mesure ?
- ★ **Question 2** : Existe-t-il des communautés phytoplanctoniques distinctes entre A, F et B ?
- ★ **Question 3** : Si oui, quelles sont les PFT qui contribuent aux différences entre les communautés ?

Tout au long de la campagne les 7 PFT par point d'échantillonnage sont restés les mêmes. Cependant des différences de plusieurs ordres de grandeur dans la concentration cellulaire

sont observées entre eux (figure 2.14).

Une communauté est définie ici comme un assemblage spécifique de ces PFT. Ici, un changement de communauté est défini par une différence significative des proportions relatives de chaque PFT sans forcément atteindre l'apparition/disparition d'un groupe ou un enrichissement/appauvrissement dans la biomasse. Pour identifier ce changement de communauté, les analyses statistiques sont alors réalisées sur les proportions relatives plutôt que sur la biomasse.

Les données TSG collectées en surface ont révélé de forts gradients horizontaux de salinité entre les parties nord (A) et sud (B) du front (figure 2.13). Afin d'identifier de manière objective les régions A, F, B et donc répondre à la question 1 (« de quelle région A, F, B provient chaque point de mesure? »), un modèle de mélange gaussien (*Gaussian Mixture Model*, GMM) est appliqué sur les données de salinité des CFT (ex. JONES et al., 2019; THOMAS et al., 2021).

Gaussian Mixture Model (GMM)

Le GMM est une approche probabiliste permettant de décrire et de classer les données en les modélisant comme une combinaison linéaire de distributions gaussiennes, dont les moyennes et les écarts-types sont inconnus (REYNOLDS, 2015).

Soit X le tableau de n échantillons, et $p(X)$ la fonction de densité de probabilité (PDF) représentant l'ensemble des données. Le GMM exprime la PDF comme une somme pondérée de K classes gaussiennes, indexées par k :

$$p(X) = \sum_{k=1}^K \lambda_k \mathcal{N}(X; \mu_k, \Sigma_k) \quad (2.6)$$

où $\mathcal{N}(X; \mu_k, \Sigma_k)$ est la PDF gaussienne multidimensionnelle de moyenne vectorielle μ_k et de matrice de covariance Σ_k , λ_k est la probabilité (poids) associée à la classe k .

L'algorithme Expectation-Maximization (EM) est utilisé pour estimer les moyennes et les écarts-types inconnus des distributions gaussiennes. Lors de l'étape E, l'algorithme calcule la probabilité que chaque point de donnée appartienne à chaque composante gaussienne. Lors de l'étape M, il maximise la fonction de vraisemblance en ajustant les paramètres des gaussiennes. Ces étapes sont répétées jusqu'à convergence de la solution.

Ici, $n = 26229$ (nombre de données TSG sur les CFT, tableau 2.3) et $k = 2$ (pour les masses d'eau A et B). Il est attendu à ce que F recouvre, à basse fréquence (distribution non gaussienne), une plage de salinité intermédiaire entre les gaussiennes de A et B, en raison du passage actif à travers le front pendant les CFT. Les limites du front sont définies comme les positions des isohalines associées aux valeurs de salinité des bornes inférieure et supérieure des intervalles de confiance à 1σ des gaussiennes A et B, respectivement. Cette étape permet à la fois de reconstruire le paysage physique pendant les CFT en attribuant une région à chaque point de mesure, et de vérifier que les LS sont situées dans les mêmes régions physiques que celles des CFT, grâce au critère de salinité propre à A, F et B.

Pour répondre à la question 2 (« existe-il des communautés phytoplanctoniques distinctes entre A, F et B? ») une première approche est de regarder le jeu de données biologiques

sans le contraindre par la physique. En d'autres termes, cette approche permet d'observer la variabilité biologique sans pour autant avoir au préalable catégorisé les données biologiques dans A, F ou B. Une seconde approche complémentaire est de regarder la variabilité biologiques au sein des catégories physiques A, F, B. La distribution de la concentration cellulaire des différents PFT sur les CFT et les LS (figure 2.14) révèle des contrastes variables entre certains groupes, suggérant des relations entre eux et une structuration en communautés. Pour explorer ces relations, j'utilise l'analyse en composantes principales (*Principal Component Analysis*, PCA), permettant ici de calculer les tendances principales partagées entre les PFT et de visualiser de façon simplifiée les structures sous-jacentes de l'assemblage phytoplanctonique.

Principal Component Analysis (PCA)

La PCA est une méthode statistique de réduction de dimension utilisée pour explorer et visualiser des ensembles de données multivariées. Elle permet de résumer l'information contenue dans un grand nombre de variables corrélées, à l'aide d'un nombre plus restreint de nouvelles variables, appelées composantes principales, qui sont non corrélées entre elles et qui conservent au maximum la variance initiale.

La PCA revient à effectuer une décomposition en valeurs propres de la matrice de covariance (ou de corrélation) du jeu de données. Elle projette les données depuis un espace initial de dimension p (nombre de variables) vers un nouvel espace orthogonal de dimension $q < p$.

Les axes de ce nouvel espace sont les vecteurs propres de la matrice de covariance, et correspondent aux composantes principales.

Les valeurs propres associées indiquent la proportion de la variance totale expliquée par chaque composante :

- la première composante principale correspond à la direction dans laquelle la variance des données est maximale,
- la seconde composante, orthogonale à la première, capture la plus grande part de la variance restante,
- les composantes suivantes expliquent chacune une part décroissante de la variance restante.

La PCA permet à la fois de projeter les variables du jeu de données sur le plan des composantes principales (visualisées sous forme de vecteurs dans un cercle de corrélation), et de projeter les observations (échantillons) dans ce même espace, pour analyser la structure des données et identifier des regroupements.

Des variables explicatives supplémentaires, qui ne sont pas incluses dans le calcul de la matrice de covariance, peuvent ensuite être projetées a posteriori sur le plan factoriel afin d'interpréter la structuration des données révélées par la PCA.

Ici, les variables du jeu de données sont les 7 PFT identifiés sur les CFT et les LS. Les variables environnementales, comme la salinité et le PAR, sont utilisées comme variables explicatives pour visualiser la relation entre la structure du jeu de données biologiques avec les caractéristiques physiques.

Il est aussi intéressant d'étudier la composition des communautés dans les régions physiques A, F et B identifiées en réponse à la question 1. Pour savoir si les assemblages de PFT dans A, F, B sont différents les uns des autres et donc forment des communautés distinctes, j'utilise une méthode appelée analyse des similitudes (ANOSIM). Cette méthode compare la ressemblance des échantillons entre A, F, B et la ressemblance des échantillons au sein même de A, F et B. Des communautés distinctes existent si la ressemblance au sein des régions A, F, et B est supérieure à la ressemblance entre elles.

Analyse des Similitudes (ANOSIM)

L'ANOSIM est une méthode non paramétrique robuste, adaptée aux données écologiques ne présentant pas de distribution normale (CLARKE et GREEN, 1988; CLARKE, 1993). Elle utilise des matrices de distances pour comparer la similitude entre chaque paire d'échantillons, sans hypothèses strictes sur les données brutes. Cette approche flexible permet de gérer un grand nombre de variables. Une matrice de distance est une table symétrique où chaque élément représente la distance (ou dissimilarité) entre deux échantillons. La distance euclidienne est l'une des plus courantes : elle correspond à la racine carrée de la somme des carrés des différences entre les variables des deux échantillons, donnant une mesure directe de leur éloignement dans l'espace multidimensionnel. Cette métrique est adoptée lorsque les données ne comportent pas de valeurs nulles ni trop faibles. Les distances sont d'abord ordonnées de la plus petite à la plus grande, le rang désignant la position de chaque distance dans cet ordre. L'ANOSIM calcule ensuite un indicateur statistique R qui compare les rangs moyens des distances au sein et entre différentes classes de données. Ici, il y a trois classes de données correspondant aux régions A, F et B et l'ANOSIM est réalisée pour chaque paire de classes. Formellement :

$$R = \frac{\bar{r}_B - \bar{r}_W}{M/2} \quad (2.7)$$

Où $M = \frac{N(N-1)}{2}$ avec N le nombre total d'échantillons, r_B est le rang moyen des distances entre classes, r_W le rang moyen des distances au sein des classes.

La statistique R varie entre 0 et 1. Une valeur proche de zéro indique que les distances entre classes ne sont pas significativement plus grandes que celles au sein des classes. Autrement dit, 0 signifie aucune différence entre catégories, tandis que 1 indique une séparation parfaite.

La significativité de la statistique R est testée avec un test de permutation consistant à mélanger aléatoirement les étiquettes des catégories plusieurs milliers de fois, à recalculer R à chaque permutation, puis à comparer la valeur observée à la distribution ainsi obtenue ; si R est supérieur à 95% des valeurs permutoées, la différence entre les classes est considérée comme statistiquement significative.

En complément de l'ANOSIM, j'utilise le test de Mann-Whitney (ex MACFARLAND et YATES, 2016), une méthode statistique non paramétrique permettant de déterminer si deux échantillons indépendants présentent des différences significatives de médianes. Cela complète l'ANOSIM en permettant de vérifier si la proportion de chaque PFT est significativement différente entre deux régions. Ce test évalue la probabilité qu'une valeur aléatoire issue d'un échantillon (X) soit supérieure/inférieure à une valeur tirée de l'autre échantillon (Y). Ici, X et Y correspondent aux proportions de biomasse relative d'un PFT donné mesurées dans deux régions distinctes.

Si la réponse à la question 2 est oui, alors quels PFT contribuent à la distinction globale des communautés A, F et B (question 3) ? Pour répondre à cette question, j'utilise l'analyse des pourcentages de similitude (SIMPER), permettant de quantifier la contribution des PFT aux différences entre A, F et B.

Analyse des Pourcentages de Similitude (SIMPER)

SIMPER permet d'identifier les espèces contribuant le plus à la dissimilarité moyenne entre deux classes d'échantillons en décomposant la distance entre ces derniers (CLARKE et GREEN, 1988; CLARKE et WARWICK, 2001). Pour chaque paire d'échantillons j et k , la contribution $\delta_{jk}(i)$ en pourcentage du PFT i à la dissimilarité est calculée, dans le cas où la distance est euclidienne, comme :

$$\delta_{jk}(i) = \frac{100 |y_{ij} - y_{ik}|^2}{\sum_i (y_{ij} - y_{ik})^2} \quad (2.8)$$

Où y_{ij} et y_{ik} représentent la proportion du PFT i dans les échantillons j et k , respectivement. Cette contribution est ensuite moyennée sur l'ensemble des paires d'échantillons inter-classes, permettant ainsi de hiérarchiser les PFT selon leur importance relative dans la différenciation entre classes.

Les analyses ANOSIM et SIMPER sont réalisées à partir du logiciel PRIMER 8 (<https://www.primer-e.com/software>). Les résultats de ces analyses statistiques sont présentés et interprétés dans le [chapitre 4](#).

2.3. La modélisation numérique comme outil pour explorer les observations

L'approche par modélisation numérique choisie durant ma thèse s'applique dans un cadre heuristique, c'est-à-dire que l'on cherche à étudier les mécanismes (complexes et impossible à expérimenter directement) sous-jacents aux observations *in situ*. Cette approche permet d'étudier la question suivante :

- ★ À fine-échelle, quels sont les forçages qui expliquent la distribution contrastée du phytoplancton observée durant les deux campagnes océanographiques : PROTEVSMED-SWOT et BioSWOT-Med?

Je m'appuis ici sur les trois processus proposés par LÉVY et al. (2018) pour décrire l'effet des fronts sur le phytoplancton : (1) apport de nutriment dans la couche de surface, « actif », (2) intensification des interactions biotiques (ex. prédation), « réactif » et (3) transport « passif » par les courants.

L'approche heuristique mécaniste adoptée fait intervenir des modèles numériques simplifiés dont l'objectif est d'avoir un résultat qualitatif plutôt que quantitatif représentatif des phénomènes *in situ*. Les modèles simplifiés présentent l'intérêt d'avoir un nombre de variables et de paramètres limités, où sous certaines conditions les équations peuvent être résolues analytiquement, permettant de comprendre en profondeur les relations entre variables d'états.

2.3.1. Un modèle de croissance de type NPZ

Les modèles NPZ (Nutriment, Phytoplancton, Zooplancton) sont un outil commun en écologie pour leur capacité à avoir des formulations simples, peu de variables et de paramètres et des applications variées (FRANKS, 2002). En raison de leur faible coût computationnel, les modèles NPZ 0D permettent de tester rapidement un panel de scénarios hypothétiques, ce qui les rend particulièrement pertinents pour explorer différentes conditions environnementales. Leur efficacité en fait un complément précieux aux données d'observation, en fournissant des éléments d'interprétation souvent inaccessibles par les mesures *in situ*. Notamment, en permettant de décrire les interactions de base de la chaîne trophique planctonique, ils permettent de tester les processus dits actif (*bottom-up*) et réactif (*top-down*).

Les travaux de TZORTZIS et al. (2021) ont mis en évidence des contrastes bimodaux des concentrations phytoplanctoniques de part et d'autre d'un front situé au sud des Baléares,

observé durant la campagne PROTEVSMED-SWOT : les pico et nanophytoplancton était plus abondants au nord du front à l'inverse des microphytoplancton, plus abondants au sud (cf. [sous-section 2.1.4](#)).

Une première approche, fondée sur la modélisation des taux de croissance et de perte (TZORTZIS et al., 2023), suggère que ces transitions de communauté phytoplanctonique (*phytoplankton community transitions*, PCT) proviennent d'une variabilité de ces taux au sein d'un même PFT, selon la position relative au front. Il en découle l'hypothèse que le front structure deux niches écologiques distinctes, caractérisées par des apports en nutriments et des pressions de prédation contrastés, contrôlant respectivement les taux de croissance et de perte. Ici, le développement d'un modèle NPZ a pour objectif de répondre à la question suivante :

- ★ Quel mécanisme explique les transitions de communautés phytoplanctoniques observées durant la campagne PROTEVSMED-SWOT?

Ce modèle aux formulations simples teste le contrôle *bottom-up* avec un seul nutriment (N), l'effet *top-down* avec un zooplancton (Z) et observe les PCT schématisés par deux phytoplanctons, un grand (P_1) et un petit (P_2).

Le diagramme schématique donne une vue picturale des liens trophiques entre les variables d'état (N, P_1, P_2, Z) et les échanges avec l'environnement externe ([figure 2.15](#)).

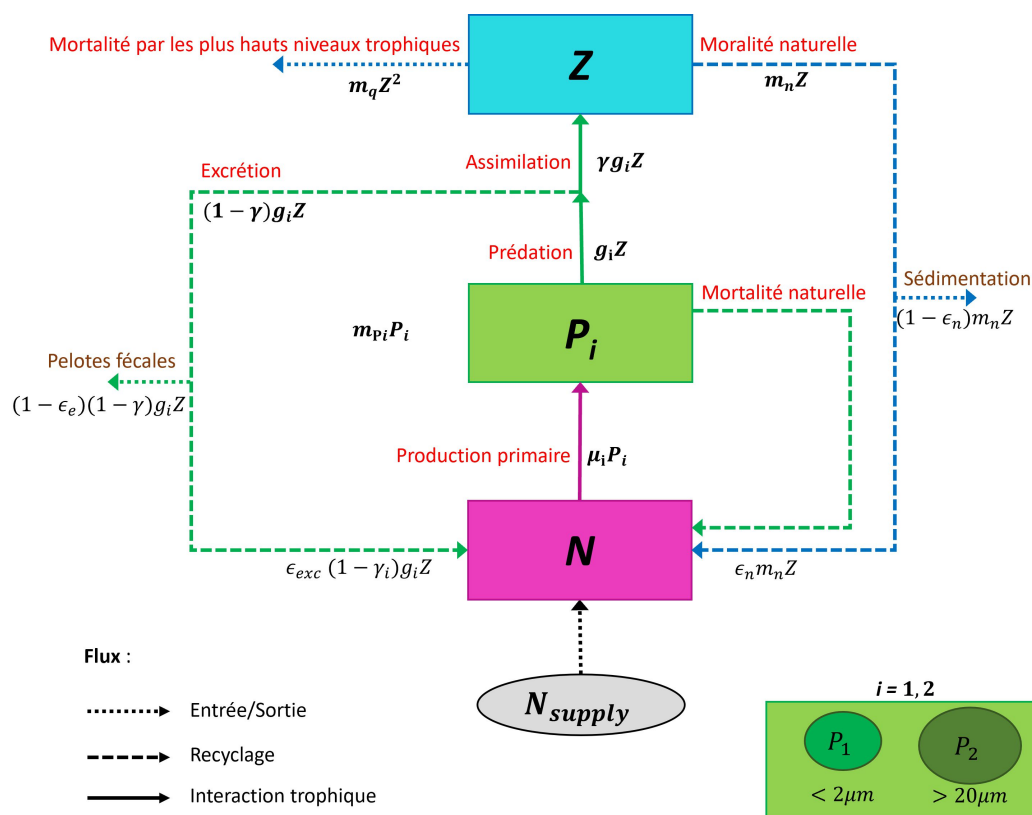


FIGURE 2.15. – Schéma du modèle. Les variables d'état du modèle sont représentées par des boîtes, les processus biochimiques par des flèches, et le forçage externe par une ellipse. Toutes les variables d'état sont des masses exprimées en $mmolC m^{-3}$. À noter que le code couleur : magenta pour N , vert clair pour P_1 , vert foncé pour P_2 et cyan pour Z , est conservé dans la suite du manuscrit.

Les hypothèses principales du modèle sont les suivantes :

- le phosphate est le principal nutriment limitant en Mer Méditerranée (MOUTIN et RAIMBAULT, 2002),
- la dynamique de la matière organique est rapide en Mer Méditerranée (MOUTIN et RAIMBAULT, 2002) : les cellules mortes sont directement recyclées en nutriments dissous, sans passer par un compartiment détritique ni par un stockage intracellulaire. L'absorption suit une fonction de MONOD (1942), mais ce recyclage immédiat rend les nutriments rapidement disponibles, ce qui rapproche le fonctionnement du modèle de celui de DROOP (1983), où la croissance dépend de la disponibilité interne en nutriments,
- la dynamique du phytoplancton est contrôlée par deux facteurs principaux : la croissance est limitée par un seul nutriment (contrôle *bottom-up*) et la mortalité par prédation est contrôlée par un seul zooplancton, ayant des taux de broutage différentiels sur chaque groupe de phytoplancton (contrôle *top-down*).

Le choix d'un seul nutriment et d'un seul groupe de zooplancton a été fait pour éviter les effets de colimitation par les nutriments (POGGIALE et al., 2010) et par souci de simplicité pour l'interprétation des résultats. La limitation lumineuse est négligée, car l'étude porte sur des populations de surface au printemps en Méditerranée. Par ailleurs, la stratégie Lagrangienne a permis de revisiter sur un cycle complet de 24 heures les mêmes masses d'eau ce qui limite l'influence des variations jour/nuit sur les observations (cf. sous-section 2.1.4).

Le modèle est défini par un système d'équations différentielles ordinaires de premier ordre impliquant comme seule variable indépendante le temps (t). Chaque équation traduit au cours du temps le bilan *sources – puits* de la façon suivante :

$$\frac{dN}{dt} = N_{supply} + \epsilon_e(1 - \gamma)Z \sum g_i + \sum m_{P,i}P_i + \epsilon_n m_n Z - \sum \mu_i P_i \quad (2.9a)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = \mu_i P_i - g_i Z - m_{P,i} P_i \quad (2.9b)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z\gamma \sum g_i - m_q Z^2 - m_n Z \quad (2.9c)$$

Où $\frac{dN}{dt}$ décrit la variation temporelle du nutriment, $\frac{dP_i}{dt}$ décrit celle du phytoplancton de classe i , et $\frac{dZ}{dt}$ décrit celle du zooplancton.

Toutes les variables d'état sont des masses exprimées en $mmolC m^{-3}$, en supposant un rapport molaire $C : P$ de 130 :1 typique des conditions appauvries en phosphate de Méditerranée (PULIDO-VILLENA et al., 2021). Les équations sont résolues numériquement par un schéma numérique explicite d'Euler pour un pas de temps de 0,1 jour.

Le taux de croissance de la classe i de phytoplancton ($\mu_i [d^{-1}]$) est calculé à partir d'une fonction de Monod :

$$\mu_i = \frac{N}{N + K_{P,i}} \mu_{max,i} \quad (2.10)$$

Le taux de broutage du zooplancton sur la classe i de phytoplancton ($g_i [d^{-1}]$) est calculé selon la réponse de Holling de type II :

$$g_i = \frac{P_i}{P_1 + P_2 + K_{Z,i}} g_{max,i} \quad (2.11)$$

Sur la base des observations *in situ* de PROTEVSMED-SWOT et de la littérature, les paramètres de P_1 et P_2 ont été choisis pour représenter les deux classes de tailles picophytoplancton et microphytoplancton responsables des PCT (TZORTZIS et al., 2021).

Les espèces de petite taille ont un rapport surface/volume plus élevé. Cela leur permet d'absorber plus efficacement les nutriments en augmentant la surface d'échange relative pour la diffusion membranaire et en concentrant davantage de protéines de transport par unité de biomasse (ex. RAVEN, 1998; LINDEMANN et al., 2016). De plus, elles ont des besoins cellulaires plus faibles pour se maintenir que les plus grandes espèces. Ces caractéristiques leur confèrent une plus grande affinité pour les nutriments à faible concentration et donc un avantage dans les régions oligotrophes.

Dans le modèle ce phénomène est traduit par des constantes de demi-saturation différentielles entre P_1 et P_2 : $K_{P_1} < K_{P_2}$, autrement dit le petit phytoplancton (P_1) atteint la saturation pour une concentration plus faible en nutriment que le gros phytoplancton (P_2). Cependant, malgré cette affinité moindre, P_2 peut se maintenir en milieu oligotrophe par le biais d'adaptations physiologiques (ex. LITCHMAN et KLAUSMEIER, 2008), qui ici est traduit par un taux de croissance maximal de P_2 plus élevé ($\mu_{max,1} < \mu_{max,2}$).

En revanche, les *blooms* de petits phytoplanctons sont efficacement contrôlés par leurs petits prédateurs qui réagissent également rapidement (ex. LANDRY et HASSETT, 1982; CALBET et LANDRY, 2004; STROM et al., 2007; SCHMOKER et al., 2013; STELMAKH et al., 2013; BEHRENFELD et al., 2021). Les espèces de phytoplancton de plus grande taille sont prédatées par des espèces de zooplancton également de plus grande taille dont leur temps de réaction aux *blooms* est plus long que celui de leurs proies (MARAÑÓN et al., 2012; BEHRENFELD et al., 2021). Par conséquent, les *blooms* de grands phytoplancton sont moins facilement contrôlés par leur prédateur, ce qui leur confère un avantage lors d'un apport spontanée de nutriments ou dans les régions moins oligotrophes. Cela se traduit dans le modèle par des taux de broutage maximal différentiels sur P_1 et P_2 : $g_{max,1} > g_{max,2}$.

Le flux de nutriments (N_{supply}) est le seul forçage externe de ce modèle (figure 2.15), et le seul témoin d'un changement d'environnement. Un apport moyen de phosphate dans le sud-ouest de la mer Méditerranée de $2 \times 10^{-4} \text{ mmolPm}^{-3} \text{ j}^{-1}$, a été estimé lors de la campagne PEACETIME en 2017 PULIDO-VILLENA et al., 2021, correspondant à $0,03 \text{ mmolCm}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Compte tenu de la disponibilité limitée d'autres mesures *in situ* en Méditerranée Occidentale, j'utilise ici pour décrire différentes conditions environnementales une plage de N_{supply} entre $0,01$ et $0,10 \text{ mmolCm}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Les autres paramètres des équations permettent de modéliser une dynamique trophique plus réaliste que si l'on se limitait aux seuls paramètres clés définis

TABLEAU 2.4. – Paramètres du modèle avec unités, valeurs associées et références

Symbole	Définition	Unité	Valeur	Référence
$\mu_{max,1}$	Taux de croissance maximal de P_1	j^{-1}	1.9872	BAKLOUTI et al., 2021
$\mu_{max,2}$	Taux de croissance maximal de P_2	j^{-1}	2.7648	BAKLOUTI et al., 2021
$g_{max,1}$	Taux maximal de broutage de Z sur P_1	j^{-1}	3.89	AUGER et al., 2011
$g_{max,2}$	Taux maximal de broutage de Z sur P_2	j^{-1}	0.43	AUGER et al., 2011
K_{p1}	Constante de demi-saturation pour P_1	$mmolCm^{-3}$	1	Cet article
$K_{p1,litt}$	Constantes de demi-saturation pour <i>Synecho.</i> et petits phytoplanctons	$mmolCm^{-3}$	1.82, 6.5	TIMMERMANS et al., 2005, MUNKES et al., 2021
K_{p2}	Constante de demi-saturation pour P_2	$mmolCm^{-3}$	3	Cet article
$K_{p2,litt}$	Constantes de demi-saturation pour <i>A. formosa</i> et diatomées	$mmolCm^{-3}$	2.6, 13	GRANT, 2014, MUNKES et al., 2021
$K_{Z,1}$	Constante de demi-saturation de Z pour P_1	$mmolCm^{-3}$	5	AUGER et al., 2011
$K_{Z,2}$	Constante de demi-saturation de Z pour P_2	$mmolCm^{-3}$	20	AUGER et al., 2011
m_{p1}	Taux de mortalité de P_1	j^{-1}	0.10	Cet article
$m_{p1,litt}$	Taux de mortalité de P_1 dans la littérature	j^{-1}	0.07, 0.16	BAKLOUTI et al., 2021, AUGER et al., 2011
m_{p2}	Taux de mortalité de P_2	j^{-1}	0.20	Cet article
$m_{p2,litt}$	Taux de mortalité de P_2 dans la littérature	j^{-1}	0.10, 0.10	BAKLOUTI et al., 2021, AUGER et al., 2011
m_n	Taux de mortalité naturelle de Z	j^{-1}	0.10	AUGER et al., 2011
m_q	Taux de mortalité quadratique de Z	$m^3(mmolCd)^{-1}$	0.061	AUGER et al., 2011
γ	Coefficient de conversion de P vers Z	-	0.6	AUGER et al., 2011
ϵ_n	Coefficient de recyclage de la mortalité naturelle de Z	-	0.3	Cet article
ϵ_e	Coefficient de recyclage de l'excrétion de Z	-	0.7	BAKLOUTI et al., 2021
N_{supply}	Flux de nutriment	$mmolCm^{-3}j^{-1}$	/	/

ci-dessus. La définition détaillée et les références bibliographiques de chacun des paramètres intervenant dans les équations sont fournies dans le [tableau 2.4](#).

Le [chapitre 3](#) présente l'étude du comportement du modèle, la sensibilité des solutions aux paramètres, ainsi que la mise en place et l'analyse des simulations visant à identifier le mécanisme responsable des PCT observées lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT.

2.3.2. Un modèle de croissance-advection

Lors de la campagne BioSWOT-Med, des distributions phytoplanctoniques particulières au niveau d'un front ont été observées (cf. [sous-section 2.1.5](#)). Cela soulève les questions suivantes :

- ★ Quel mécanisme explique la structuration spatiale des communautés phytoplanctoniques du régime frontal durant BioSWOT-Med?
- ★ Quelle est la contribution relative des processus passifs (transport), actifs (comportement biologique) et réactifs (croissance, prédation) dans ce mécanisme?

Le modèle NPZ permet de tester l'effet des processus actif et réactif dans un cadre théorique adimensionnel. La méthode dite de croissance-advection, développée par MESSIÉ et CHAVEZ (2017) et MESSIÉ et al. (2020, 2022), consiste à faire évoluer un modèle NPZ au sein d'un environnement physique bidimensionnel tracé par un modèle à particules Lagrangiennes. Cette approche permet ainsi de simuler l'effet du transport passif par les courants sur la distribution des communautés planctoniques.

La méthode croissance-advection trouve ses racines au début des années 2000 dans les

premiers modèles de « tapis roulant de la couche mélangée » (*mixed-layer conveyor*), couplés à des modèles NPZ pour étudier l'effet du vent sur la production biologique des grands systèmes d'upwelling côtiers (BOTSFORD et al., 2003). Le terme « tapis roulant » renvoie à l'idée d'un transport continu imposé par un flux physique. Ces modèles visent à représenter de manière idéalisée le transport horizontal de parcelles d'eau dans la couche mélangée, en suivant leur déplacement perpendiculairement à la côte au cours du temps (dû au transport d'Ekman), tout en simulant simultanément les processus biologiques affectant la croissance du phytoplancton.

La méthode croissance-advection développée par MESSIÉ et CHAVEZ (2017) constitue une extension plus réaliste de ces modèles, en prenant en compte le transport en deux dimensions via des trajectoires Lagrangiennes, calculées à partir de champs de courants de surface issus de l'altimétrie satellitaire ou de modèles numériques. L'intégration des trajectoires des parcelles d'eau advectées sur une période donnée est effectuée à l'aide du code Lagrangien « Ariane » (BLANKE et RAYNAUD, 1997).

ARIANE

Ariane est un outil de diagnostic Lagrangien développé pour calculer les trajectoires de particules numériques dans un champ de vitesses tridimensionnel stationnaire. Il permet de simuler le transport passif de parcelles d'eau dans l'océan. Ariane utilise une grille de type Arakawa C pour interpoler précisément les composantes du courant (u, v, w) et garantir un calcul fidèle des lignes de courant (streamlines), maille par maille, dans l'espace 3D.

Définition du maillage de particules

L'utilisateur définit une zone d'initialisation dans laquelle un ensemble de particules est placé avec une certaine densité spatiale. Chaque particule constitue l'objet numérique employé pour représenter une parcelle d'eau d'un volume donné.

Interpolation des vitesses

Pour chaque particule, les composantes du champ de vitesse (u, v, w) sont interpolées à sa position à partir des sorties du modèle. Cette interpolation tient compte de la disposition particulière des vitesses sur la grille C d'Arakawa :

- u est défini sur les faces est-ouest des mailles,
- v sur les faces nord-sud,
- w sur les faces supérieure et inférieure.

Cette structure permet de connaître les vitesses sur les six faces de chaque maille de grille, ce qui est fondamental pour le calcul analytique des trajectoires.

Calcul analytique des trajectoires

Sous l'hypothèse d'un champ de courant stationnaire, les trajectoires des particules sont calculées comme des lignes de courant exactes en trois dimensions, c'est-à-dire des trajectoires obtenues analytiquement à partir du champ de vitesse, sans schéma numérique d'intégration en temps.

Dans chaque maille, les composantes de la vitesse sont supposées varier linéairement entre les faces opposées. Cela permet d'établir une relation explicite entre le temps et la position d'une particule à l'intérieur de la cellule, en résolvant analytiquement les équations de trajectoire.

Grâce à la connaissance des vitesses sur les six faces et à la non-divergence du champ de vitesse (imposée par le modèle), la trajectoire à l'intérieur de chaque maille est continue. Pour chaque direction (x, y, z), on calcule le temps nécessaire pour que la particule atteigne la face opposée. La première face atteinte (c'est-à-dire celle correspondant au temps minimal de traversée) détermine la sortie de la maille, et la particule est ensuite transportée dans la maille voisine, où le processus est répété.

Ici et comme dans MESSIÉ et al. (2020, 2022), j'utilise une version d'Ariane simplifiée, calculant les trajectoires Lagrangiennes en 2D (plutôt qu'en 3D). Les champs de vitesses bidi-

mensionnels dérivés des données altimétriques de SWOT constituent les entrées du modèle Lagrangien. Cela permet de définir le contexte physique à fine-échelle, de manière analogue à l'approche *in situ* utilisée lors de BioSWOT-Med.

Le [chapitre 5](#) présente les différentes simulations et détaille l'implémentation des conditions initiales et des paramètres caractérisant les planctons. La seconde partie décrit et interprète les simulations mises en place pour identifier le mécanisme responsable de la distribution phytoplanctonique observée durant BioSWOT-Med.

3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

L'immense diversité du phytoplancton marin, façonnée par la dynamique complexe des masses d'eau, reste mal comprise dans les régions oligotrophes de l'océan. Les observations in situ de la campagne PROTEVSMED-SWOT révèlent que la dynamique de fine-échelle influence la distribution du phytoplancton, entraînant des variations abruptes et différentielles des abondances et de la biomasse des PFT, désignées ici sous le terme de « transitions de communautés phytoplanctoniques » (phytoplankton community transitions, PCT). À l'aide d'un modèle numérique simple nutriment-phytoplancton-zooplancton (NPZ), ce chapitre propose un cadre théorique 0D pour expliquer les PCT observées lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT. L'étude considère successivement un environnement homogène et un environnement variable, correspondant respectivement aux masses d'eau situées de part et d'autre du front, ainsi qu'à la zone frontale elle-même. Ce cadre théorique permet également de comprendre et d'interpréter des observations de fine-échelle faites dans une région oligotrophe quelques années avant l'ère du satellite SWOT. De façon générale, la question adressée dans ce chapitre est : comment la structuration et la dynamique physique de fine-échelle expliquent-elles les PCT?

La première partie de ce chapitre présente une synthèse de certains travaux antérieurs ayant exploré l'effet des fronts sur les communautés planctoniques, à travers des approches de modélisation numérique. La deuxième partie présente l'analyse des données mesurées *in situ* et les hypothèses guidant l'analyse par le modèle. La troisième partie est consacrée à l'étude du comportement du modèle, en insistant particulièrement sur sa sensibilité au paramètre clé : l'apport de nutriments (N_{supply}). La quatrième partie porte sur l'élaboration de différents scénarios théoriques visant, d'une part, à comprendre les mécanismes se produisant dans les

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

masses d'eau A et B échantillonnées de part et d'autre d'un front et d'autre part à analyser les mécanismes internes du front lui-même, même en l'absence de données *in situ*. Dans la cinquième partie, une discussion sur l'implication de ces résultats est proposée. Enfin, la sixième et dernière partie conclut ce chapitre.

Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié en 2024 dans *Journal of Marine Systems* intitulé : *Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean : A Mediterranean Sea case study* (OMS et al., 2024). La *toolbox* Python développée pour cette étude est disponible ici : https://github.com/OmsLaurina/toolbox_growthmodel.git.

Sommaire

3.1	Approches par modélisation numériques	82
3.2	Données <i>in situ</i>	83
3.3	Comportement du modèle	87
3.3.1	Calcul des points d'équilibre	89
3.3.2	Calcul de la matrice Jacobienne et diagramme de bifurcation	92
3.4	Le rôle de N_{supply} sur les PCT	94
3.4.1	Des PCT dans un environnement homogène	95
3.4.2	Sensibilité du modèle aux paramètres	103
3.4.3	Des PCT dans un environnement variable	105
3.5	Étudier le couplage biophysique de fine-échelle à travers la modélisation numérique simplifié	109
3.5.1	Un cadre théorique aux observations <i>in situ</i>	109
3.5.2	Précautions d'interprétation du modèle	113
3.6	Conclusions et perspectives	114

3.1. Approches par modélisation numériques

La compréhension des processus gouvernant la dynamique des communautés phytoplanctoniques à fine-échelle reste limitée en raison des difficultés d'observation *in situ*. Pour pallier ce manque, les modèles numériques constituent des outils essentiels permettant d'explorer les mécanismes sous-jacents aux observations.

L'étude des dynamiques de communautés phytoplanctoniques par modélisation numérique a progressivement révélé l'existence de transitions marquées entre communautés, en réponse à des forçages environnementaux. Les premiers travaux théoriques, notamment ceux de TILMAN (1982), LEHMAN (1991) et GROVER (1990), ont mis en évidence que des changements dans la composition des communautés se produisent dans des modèles de compétition pour les ressources, en fonction des conditions environnementales (lumière, apport en nutriments). Ces travaux ont posé les bases de la compréhension des mécanismes de coexistence et d'exclusion compétitive dans des systèmes simples.

Avec le développement des modèles couplés biogéochimie-physique, l'attention s'est portée sur le rôle structurant des processus physiques de fine-échelle (ex. PRAIRIE et al., 2012; LÉVY et al., 2012; MAHADEVAN, 2016; MCGILLICUDDY JR, 2016; LÉVY et al., 2018). Des travaux comme ceux de MAHADEVAN (2016) ou LÉVY et al. (2018) ont montré que ces structures modulent la disponibilité des ressources (ex. via la subduction verticale ou la convergence frontale), ce qui crée des gradients environnementaux intenses et éphémères. Les espèces phytoplanctoniques répondent alors dynamiquement à la structuration physique. À l'aide d'un modèle physique couplé à un modèle écosystémique (DARWIN), MANGOLTE et al. (2022) ont montré que les fronts peuvent mener à un basculement de la composition des communautés. Cette conclusion est appuyée par CHENILLAT et al. (2021) qui ont suggéré, à partir d'un modèle NPZD, que des fronts dynamiques peuvent structurer la succession écologique à l'échelle de quelques jours, en modifiant localement les niches disponibles.

Les modèles NPZ simplifiés ont été largement utilisés pour isoler les effets des dynamiques physiques de fine-échelle sur les interactions trophiques. LEHMAN (2002) et WARD et al. (2012, 2014) ont par exemple exploré, dans des modèles idéalisés, comment les instabilités physiques imposent des variations rapides du ratio nutriment/phytoplancton/zooplancton, conduisant à des régimes successifs de dominance. ZHENG et al. (2022) ont montré que le broutage sélectif, couplé à une structuration physique transitoire, amplifie ces transitions en favorisant l'expansion ou l'effondrement d'espèces particulières. Les simulations de THINGSTAD (2005) ont proposé que la réponse conjointe aux apports de nutriments et à la prédation aboutit à des successions écologiques sensibles à la dynamique physique.

L'ensemble de ces études suggère que les structures physiques de fine-échelle ne se contentent pas seulement de redistribuer la biomasse dans l'océan : elles créent des environnements dynamiques et sélectifs qui modifient l'équilibre entre compétition et prédation, forçant ainsi des transitions écologiques rapides entre communautés phytoplanctoniques, en dehors des transitions saisonnières.

Dans ce contexte, j'utilise ici une approche de modélisation, non pas dans une visée purement théorique, comme cela a déjà été largement fait, mais comme outil d'interprétation des observations *in situ*. Le modèle NPZ développé ici a donc pour but de servir d'outil pour mieux comprendre les transitions de communautés phytoplanctoniques observées dans des environnements oligotrophes caractérisés par une dynamique physique de fine-échelle, en particulier durant la campagne PROTEVSMED-SWOT. Cette démarche s'inscrit dans une approche mécaniste, guidée par les données.

3.2. Données *in situ*

Ici un changement de communauté se définit par un changement dans la proportion relative de la biomasse des PFT. Les données de la campagne PROTEVSMED-SWOT sont donc réanalysées à partir des travaux de TZORTZIS et al. (2021) afin d'estimer la biomasse phytoplanctonique.

La biomasse est estimée à partir de la méthode décrites dans la [sous-section 2.1.3 \(équation 2.4\)](#). Les coefficient de conversion β_0 et β_1 ont été estimé à partir du volume de bille de silice de taille connu ([tableau 3.1](#)). Le signal de FWS est donc directement converti en biovolume (Tzortzis2023).

TABLEAU 3.1. – Coefficients de la relation allométrique entre le volume des billes de sicile et le biovolume pour la campagne PROTEVSMED-SWOT (TZORTZIS et al., 2023).

Coefficient	Valeur
β_0	-5,8702
β_1	0,9228

La [figure 3.1](#) illustre la distribution de l'abondance et de la biomasse entre les PFT et les masses d'eau A et B. Des contrastes d'abondance et de biomasse, pour un même PFT suggèrent des forçages environnementaux différents dans chacune des masses d'eau.

Les 9 PFT définis par cytométrie en flux à partir de leur taille et de leur fluorescence peuvent être groupés en trois classes de taille de référence ([figure 1.5](#)) :

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

1. Picophytoplancton, PICO ($< 2\mu m$)
2. Nanophytoplancton, NANO (> 2 and $< 20\mu m$)
3. Microphytoplancton, MICRO ($> 20\mu m$)

Les variations d'abondance et de biomasse pour certain PFT (MICRO, NANOred, PICO1, PICO2, SYNE) de part et d'autre du front suggèrent que, bien que les différents PFT coexistent dans ce système oligotrophe, leur dynamique individuelle est modulée par la présence du front. Ces variations seraient liées à l'origine distincte des deux masses d'eau (TZORTZIS et al., 2021) : la masse d'eau A, provenant du nord du bassin, est influencée par la circulation de Méditerranée occidentale, enrichissant les eaux de surface en nutriments par apport continental, tandis que la masse d'eau B, au sud, résulte d'une pénétration plus récente des eaux atlantiques, plus pauvres en nutriments. Ce contraste dans l'enrichissement nutritif et la présence du front pourrait expliquer la structuration spatiale observée des communautés phytoplanctoniques. Dans ce contexte, le flux de nutriments, et en particulier de phosphate (N_{supply}) est choisi comme un paramètre clé influençant les PCT.

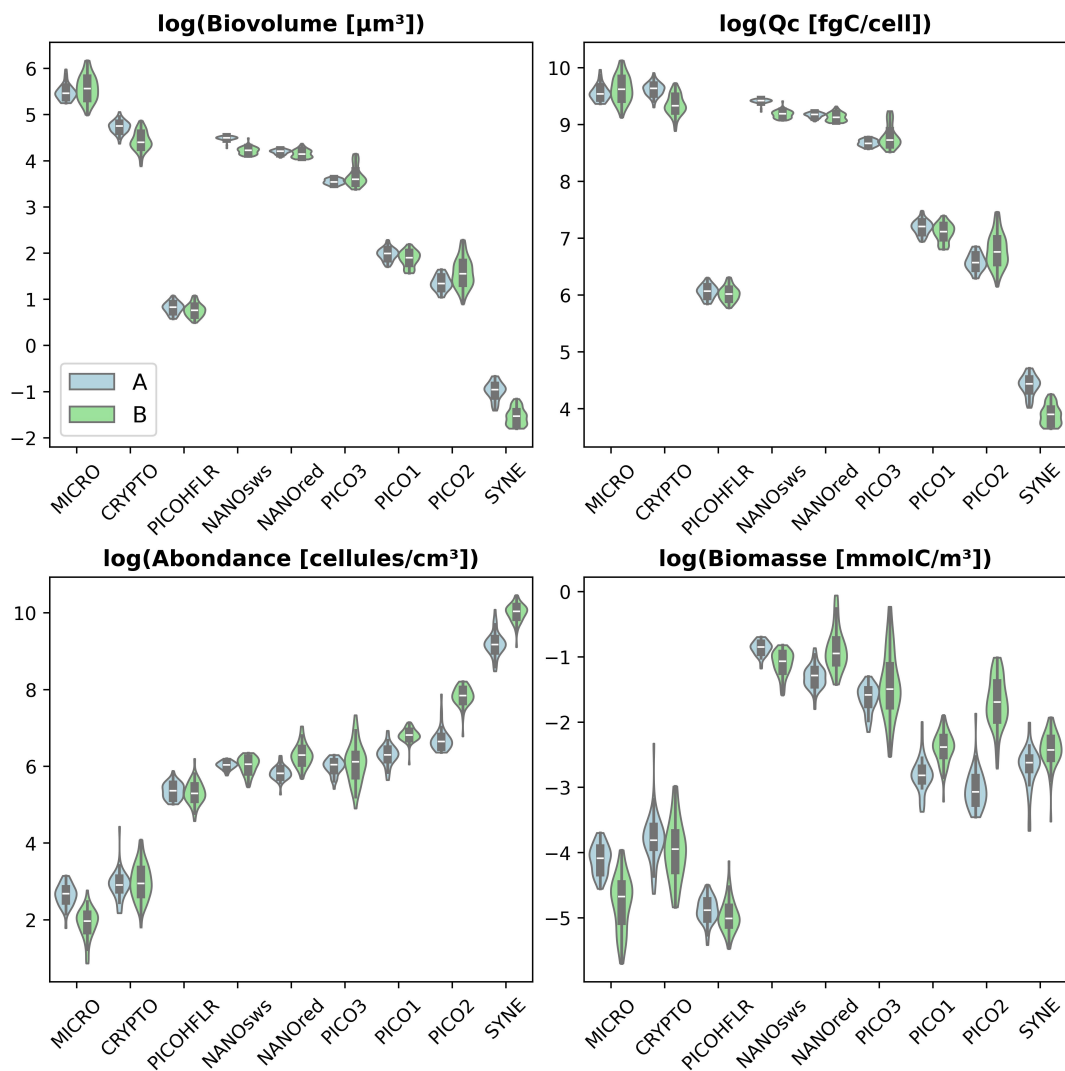


FIGURE 3.1. – Diagramme en violon du biovolume, du Qc, de l'abondance et de la biomasse pour chacun des 9 PFT lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT. Chacune des variables est représentée ici en unité logarithmique en raison des grandes différences d'ordre de grandeur entre les PFT. Les violons bleus représentent la masse d'eau A, tandis que les violons verts représentent la masse d'eau B. Pour rappel, cette distinction entre A et B est déterminée par la position du front à $38,5^\circ\text{N}$ basée sur l'analyse des données hydrologiques (TZORTZIS et al., 2021).

Le contraste de biomasse de part et d'autre du front est quantifié pour chaque classe de taille de phytoplancton en calculant le rapport entre la biomasse moyenne au sud ($BioM_{S,j}$ [mmolC m^{-3}]) et au nord ($BioM_{N,j}$ [mmolC m^{-3}]) du front (équation 3.1) :

$$f_{BioM,j} = \frac{\overline{BioM_{S,j}}}{\overline{BioM_{N,j}}} \quad (3.1)$$

où $j = PICO, NANO, MICRO$.

Un rapport supérieur à 1 indique une biomasse plus élevée au Sud qu'au Nord.

La [figure 3.2](#) présente la biomasse relative des trois classes de taille sur les CFT et des deux sous-classes de NANO. Les PICO et RedNano ont une biomasse relative plus élevée au sud du front à l'opposé des MICRO et SNano. La biomasse brute [$mmolC m^{-3}$] de PICO est deux fois plus élevée dans les eaux du sud ($f_{biom} = 2.1$), tandis que la biomasse brute de MICRO est deux fois plus élevée dans les eaux du nord ($f_{biom} = 0.5$). Les tendances de biomasse sont distinctes entre les deux sous-groupes composant le NANO : le RedNano présente une biomasse relative similaire de part et d'autre du front mais une biomasse brute plus élevée au sud du front ($f_{biom} = 1.6$), tandis que le SNano, montre une biomasse relative plus élevée au nord du front mais une biomasse brute similaire de part et d'autre du front ($f_{biom} = 1$). Cette absence de contraste net en biomasse brute pour le groupe NANO à travers le front justifie le choix de paramétriser le modèle en se basant sur les groupes PICO et MICRO, mais l'on peut considérer que RedNano, plus petit (TZORTZIS et al., 2023) se comporte dans la communauté comme du PICO, en revanche SNano, plus gros (TZORTZIS et al., 2023), se comporte comme du MICRO.

L'ensemble de ces observations témoigne d'une transition de communauté reliée à la présence du front, qui se traduit par une composition différente des communautés de A et B. Dans le modèle, on considère donc que $P_1 \sim PICO$ et RedNano et $P_2 = MICRO$ et SNano.

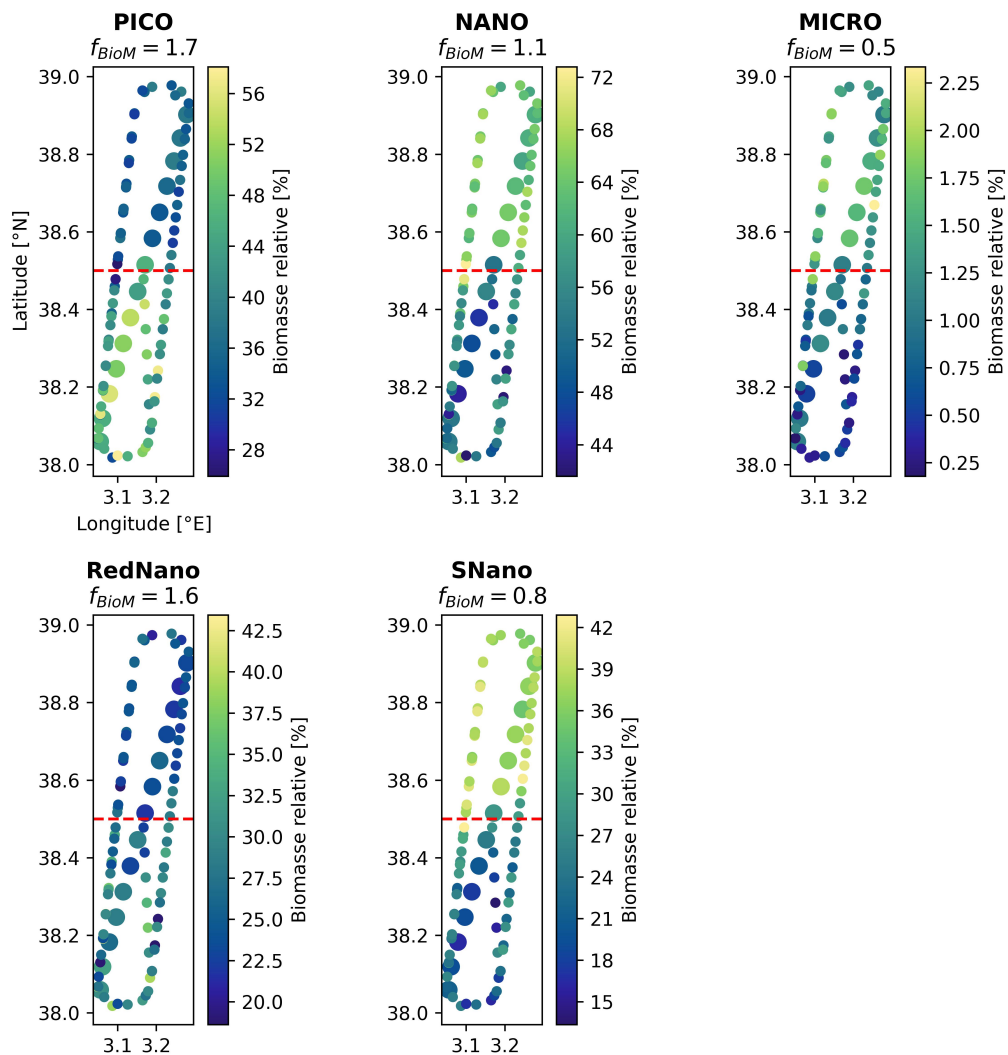


FIGURE 3.2. – Transitions de communautés phytoplanctoniques. Carte de la biomasse relative des 9 PFT le long des CFT, le trait rouge marque la position du front. La valeur de f_{biom} indique l'augmentation de biomasse dans le sud du front (calculé à partir de la biomasse et non de la biomasse relative, [équation 3.1](#)). Les points du transect présentés dans les travaux de TZORTZIS et al. (2021), sont affichés avec une taille plus large.

3.3. Comportement du modèle

L'étude du comportement du modèle est indispensable pour comprendre la nature des solutions et l'effet des paramètres clés comme ici le N_{supply} .

Étude du comportement d'un modèle

Visuellement, les trajectoires temporelles de chacune des variables d'état servent à étudier la dynamique du modèle, à repérer les valeurs d'équilibre (valeurs pour lesquelles la variation temporelle est nulle) et le temps au bout duquel elles sont atteintes. Le portrait de phase permet d'étudier la dynamique des variables d'état entre elles, et de repérer le point d'équilibre du système dans l'espace à n dimension (où n correspond au nombre de variables d'état).

Les valeurs d'équilibre peuvent être calculées analytiquement en résolvant l'équation $dY/dt = 0$ où Y représente une variable d'état. Dans le cas où le calcul n'est pas possible analytiquement la valeur d'équilibre est définie à partir des séries temporelles ou du portrait de phase. Un équilibre stable signifie que si le système est légèrement perturbé, il reviendra vers cet état. Un équilibre instable, au contraire, indique que la moindre perturbation éloigne le système de cet état. L'étude de la stabilité permet d'identifier les points de bascule (de bifurcation) où l'équilibre devient instable.

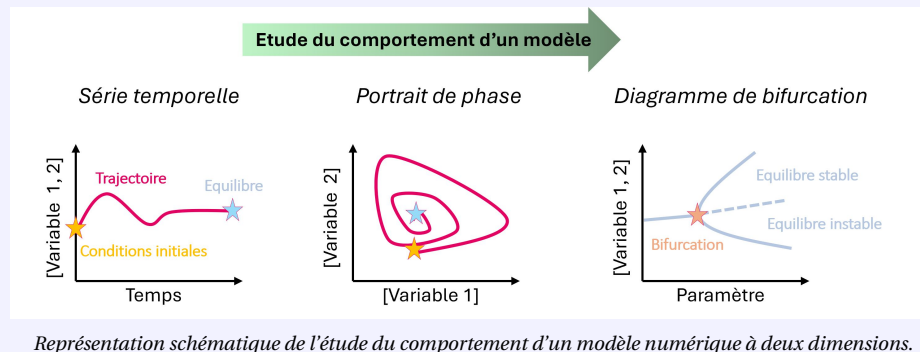
La matrice jacobienne (J) d'un système est la matrice des dérivées partielles des équations (f_N, P_i, Z) du système par rapport aux variables d'état, ici elle s'exprime de la façon suivante :

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_N}{\partial N} & \frac{\partial f_N}{\partial P_1} & \frac{\partial f_N}{\partial P_2} & \frac{\partial f_N}{\partial Z} \\ \frac{\partial f_{P_1}}{\partial N} & \frac{\partial f_{P_1}}{\partial P_1} & \frac{\partial f_{P_1}}{\partial P_2} & \frac{\partial f_{P_1}}{\partial Z} \\ \frac{\partial f_{P_2}}{\partial N} & \frac{\partial f_{P_2}}{\partial P_1} & \frac{\partial f_{P_2}}{\partial P_2} & \frac{\partial f_{P_2}}{\partial Z} \\ \frac{\partial f_Z}{\partial N} & \frac{\partial f_Z}{\partial P_1} & \frac{\partial f_Z}{\partial P_2} & \frac{\partial f_Z}{\partial Z} \end{bmatrix}$$

J décrit comment chaque équation réagit aux variations de chaque variable d'état, ce qui permet de prédire le comportement local du système autour d'un équilibre. L'évolution des perturbations autour de l'équilibre est gouvernée par les valeurs propres de cette matrice évaluée en ce point :

- si toutes les valeurs propres ont une partie réelle négative, l'équilibre est localement stable (les perturbations décroissent) ;
- si au moins une valeur propre a une partie réelle positive, l'équilibre est instable (les perturbations croissent).

Le diagramme de bifurcation permet de visualiser comment la structure du système change en fonction d'un paramètre donné.



Cette partie s'organise alors en deux étapes complémentaires :

1. Calcul des points d'équilibre :

Les équilibres du système sont obtenus en annulant les dérivées temporelles des variables d'état. Cette étape permet d'identifier les états stationnaires possibles du système et d'identifier des régimes distincts en étudiant la dépendance des points d'équilibre aux paramètres clés (par exemple : dominance d'un phytoplancton, coexistence, extinction) ;

2. Calcul de la matrice Jacobienne et diagramme de bifurcation

Pour chaque équilibre, la stabilité est étudiée à l'aide de la matrice Jacobienne. Le calcul des valeurs propres permet de déterminer la nature des équilibres (stables, instables). En combinant ces résultats sur l'ensemble des valeurs du paramètre clé, un diagramme de bifurcation est construit, représentant l'organisation des états d'équilibre du système en fonction du paramètre.

Ici, afin de mieux comprendre le comportement qualitatif du modèle, je travaille également sur une version simplifiée où les concentrations de nutriments et la biomasse de phytoplancton sont supposées faibles par rapport à leur constante de demi-saturation. Cela n'est pas irréaliste lorsque l'on considère un milieu oligotrophe. Le dénominateur variable dans l'équation 2.10 et l'équation 2.11 est alors négligé, rendant les équations résolubles analytiquement.

L'équation équation 2.10 devient :

$$\mu_i = \frac{N}{K_{P,i}} \mu_{max,i} \quad (3.2)$$

L'équation équation 2.11 devient :

$$g_i = \frac{P_i}{K_{Z,i}} g_{max,i} \quad (3.3)$$

Dans la suite je ferai référence à cette version simplifiée sous le terme « modèle simplifié » et à la version non simplifiée sous le terme « modèle complet ». Le détail des calculs est présenté en annexe (annexemodeleNPZ).

3.3.1. Calcul des points d'équilibre

Le calcul des points d'équilibre revient à résoudre :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN}{dt} = 0 \\ \frac{dP_1}{dt} = 0 \\ \frac{dP_2}{dt} = 0 \\ \frac{dZ}{dt} = 0 \end{array} \right.$$

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

Pour le modèle simplifié, il y a deux équilibres possibles non-triviaux appelés \bar{X}_1 et \bar{X}_2 . \bar{X}_1 est atteint lorsque P_2 est nul, tandis que \bar{X}_2 est atteint lorsque P_1 est nul.

$$\bar{X}_1 = \begin{pmatrix} N^* \\ P_1^* \\ P_2^* = 0 \\ Z^* \end{pmatrix}$$

$$\bar{X}_2 = \begin{pmatrix} N^* \\ P_1^* = 0 \\ P_2^* \\ Z^* \end{pmatrix}$$

Pour le modèle complet, il y a trois équilibres possibles non-triviaux appelés \bar{Y}_1 , \bar{Y}_2 et \bar{Y}_3 . \bar{Y}_1 est atteint lorsque P_2 est nul, \bar{Y}_2 est atteint lorsque P_1 est nul et \bar{Y}_3 est atteint lorsque P_1 et P_2 coexistent.

$$\bar{Y}_1 = \begin{pmatrix} N^* \\ P_1^* \\ P_2^* = 0 \\ Z^* \end{pmatrix}$$

$$\bar{Y}_2 = \begin{pmatrix} N^* \\ P_1^* = 0 \\ P_2^* \\ Z^* \end{pmatrix}$$

$$\bar{Y}_3 = \begin{pmatrix} N^* > 0 \\ P_1^* > 0 \\ P_2^* > 0 \\ Z^* > 0 \end{pmatrix}$$

Numériquement, les équilibres sont obtenus en discrétisant le modèle à l'aide de la méthode d'Euler explicite, avec un pas de temps de 0,1 jour. Les conditions initiales, c'est-à-dire la concentration en nutriments N et la biomasse de P_1 , P_2 et Z à $t = 0$ sont fixées à : $N(t = 0) =$

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

$0,5 \text{ mmolC m}^{-3}$, $P_1(t = 0) = 0,6 \text{ mmolC m}^{-3}$, $P_2(t = 0) = 0,1 \text{ mmolC m}^{-3}$ et $Z(t = 0) = 0,6 \text{ mmolC m}^{-3}$.

La durée de la simulation, de 2000 jours, est choisie suffisamment longue pour garantir que l'ensemble des variables atteigne un état stationnaire. La [figure 3.3](#) montre les trajectoires individuelles de N , P_1 , P_2 et Z en fonction du temps, ainsi que la dépendance des points d'équilibre (états finaux) en fonction de la valeur de N_{supply} . La valeur à l'équilibre varie avec N_{supply} : par exemple, pour de très faibles valeurs de ce flux, P_2 s'effondre rapidement, tandis que pour des valeurs plus élevées, P_2 croît fortement. La [figure 3.4](#) synthétise ces résultats en représentant les trajectoires de P_1 , P_2 et Z dans un espace tridimensionnel. La position de l'équilibre dans cet espace d'états dépend de la valeur de N_{supply} .

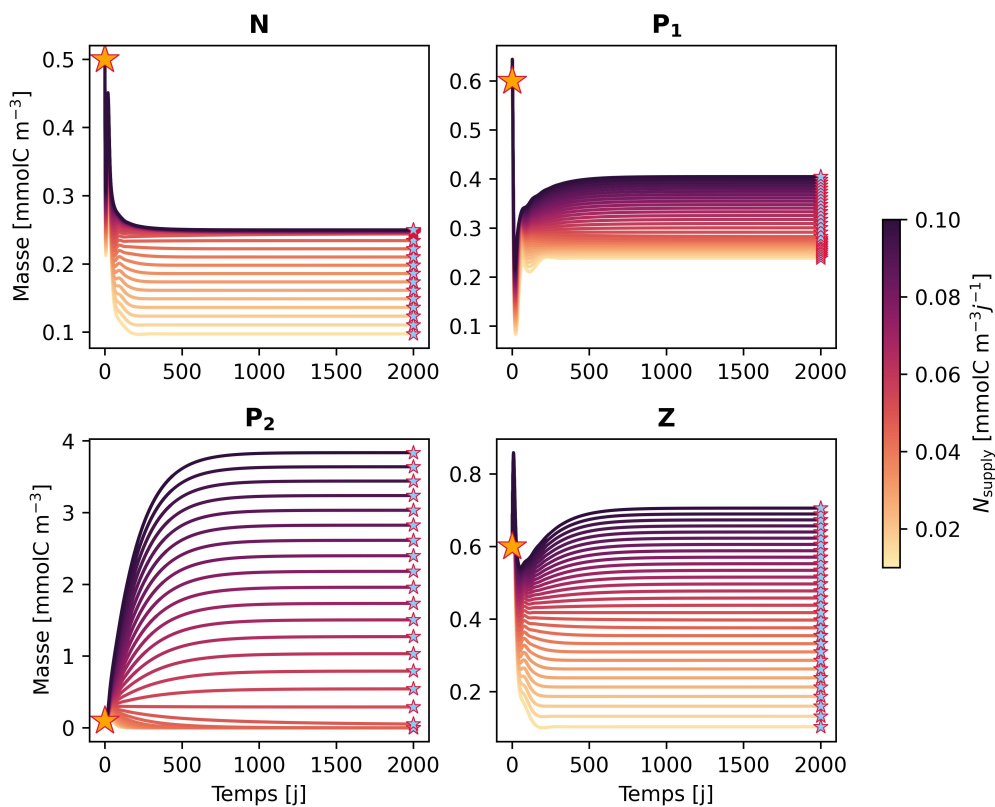


FIGURE 3.3. – Évolution temporelle des quatre variables d'états du système selon la valeur de N_{supply} comprise dans une plage de 30 valeurs allant de $0,01$ à $0,1 \text{ mmolC m}^{-3} \text{j}^{-1}$. L'étoile jaune représente l'état initial et les étoiles bleues les états finaux.

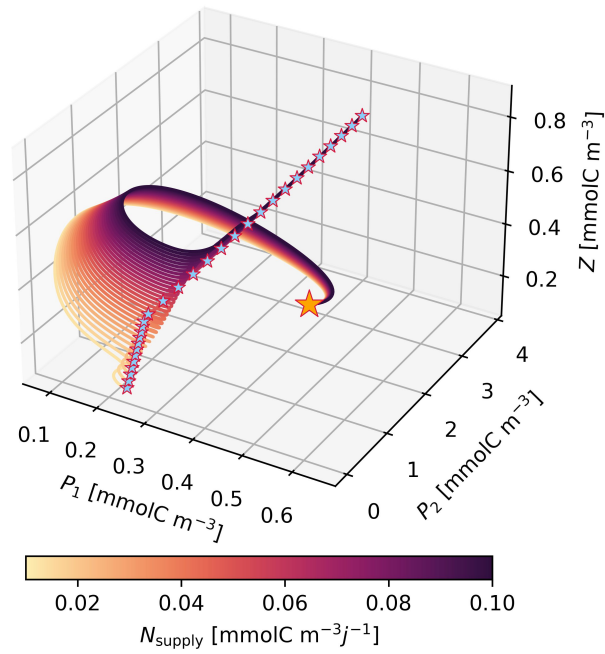


FIGURE 3.4. – Portrait de phase de P_1 , P_2 et Z dans le plan tridimensionnel selon la valeur de N_{supply} comprise dans une plage de 30 valeurs allant de 0,01 à 0,1 $mmolC m^{-3} j^{-1}$. L'étoile jaune représente l'état initial et les étoiles bleues les différents états finaux.

3.3.2. Calcul de la matrice Jacobienne et diagramme de bifurcation

La matrice jacobienne du modèle (J) calculée pour chaque équilibre s'exprime de la façon suivante :

$$J = \begin{bmatrix} j_{11} & j_{12} & j_{13} & j_{14} \\ j_{21} & j_{22} & j_{23} & j_{24} \\ j_{31} & j_{32} & j_{33} & j_{34} \\ j_{41} & j_{42} & j_{43} & j_{44} \end{bmatrix}$$

La [figure 3.5](#) illustre l'évolution, en fonction de N_{supply} , des valeurs propres dominantes (λ_{max}) des matrices jacobienes associées à chaque équilibre.

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

Avec le modèle simplifié, le premier équilibre, noté \bar{X}_1 ($P_2 = 0$), est stable jusqu'à une valeur de N_{supply} de $0,055 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ (point de bifurcation), tandis que le second équilibre, \bar{X}_1 ($P_1 = 0$), est instable jusqu'à cette même valeur de N_{supply} . Cette bifurcation, au cours de laquelle deux points d'équilibre échangent leur stabilité en fonction d'un paramètre, est appelée une bifurcation transcritique.

Avec le modèle complet, le premier équilibre, \bar{Y}_1 ($P_2 = 0$), est stable jusqu'à une valeur de N_{supply} de $0,140 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ (point de bifurcation), tandis que le second, \bar{Y}_2 ($P_1 = 0$), n'est jamais stable. L'équilibre de coexistence \bar{Y}_3 est toujours stable, mais positif seulement lorsque N_{supply} est supérieur à $0,045 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$.

Ces résultats soulignent le rôle structurant du paramètre N_{supply} dans la dynamique du système. Le diagramme de bifurcation révèle l'existence d'un seuil de N_{supply} critique (bifurcation transcritique) au-delà duquel un changement qualitatif du régime écologique se produit, marqué par l'exclusion d'un des deux types de phytoplancton.

La comparaison entre les deux modèles (simplifié et complet) met en évidence l'influence des interactions supplémentaires prises en compte dans le modèle complet, qui permettent l'émergence d'un équilibre de coexistence stable sur une plage plus large de conditions. En particulier, cet équilibre devient biologiquement pertinent avant même le point de bifurcation de l'équilibre d'exclusion, offrant ainsi une solution alternative stable. Cela suggère que la prise en compte de la complexité écologique confère au système une plus grande résilience face aux variations de la ressource, en lui permettant de maintenir un état plus riche écologiquement (coexistence).

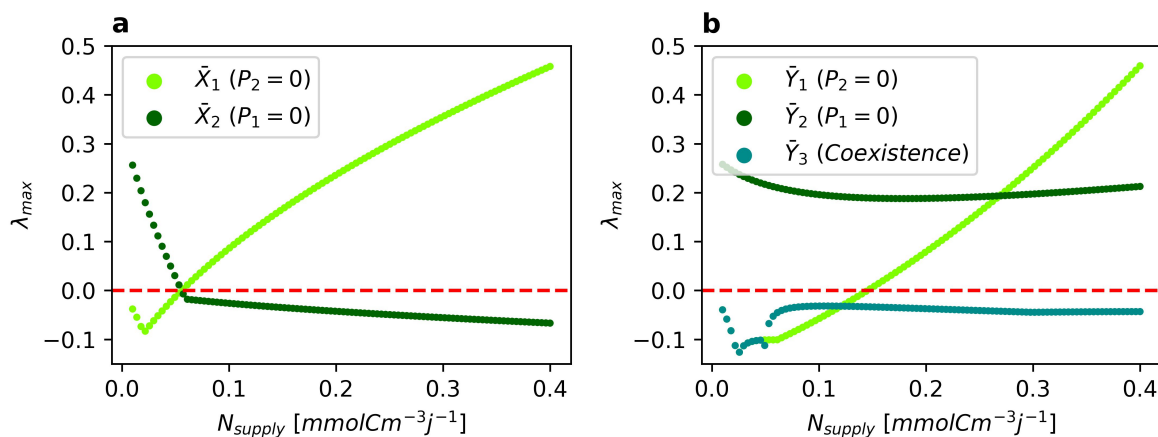


FIGURE 3.5. – Diagrammes de bifurcation représentant la valeur propre dominante (λ_{max}) des matrices Jacobiennes de chacun des équilibres calculées pour N_{supply} variant entre 0,01 et 0,400 $mmolCm^{-3}j^{-1}$. **a** Résultats pour le modèle simplifié : la courbe verte claire correspond au premier équilibre (\bar{X}_1), et celle verte foncée au deuxième équilibre (\bar{X}_2). **b** Résultats pour le modèle complet : la courbe verte claire représente le premier équilibre (\bar{Y}_1), la courbe verte foncée le deuxième équilibre (\bar{Y}_2), et celle en bleu le troisième équilibre (\bar{Y}_3). Les équilibres sont stables lorsque les courbes sont en dessous de la ligne rouge ($\lambda_{max} < 0$), et instables au-dessus ($\lambda_{max} > 0$). Les points de bifurcation correspondent aux intersections entre les courbes et la ligne rouge.

3.4. Le rôle de N_{supply} sur les PCT

Une masse d'eau est définie ici de façon théorique comme un environnement homogène où les propriétés biogéochimiques sont maintenues par des flux constants. Le premier scénario mis en place avec le modèle NPZ est l'apport d'un flux de nutriment constant dans le temps pour explorer les PCT entre les masses d'eau A et B adjacentes au front F.

La question posée ici est : comment durant PROTEVSMED-SWOT la communauté phytoplanctonique transite d'une communauté enrichie en microphytoplancton dans la masse d'eau A à une communauté enrichie en picophytoplancton dans la masse d'eau B sur une échelle spatiale courte (figure 3.2) ?

En revanche, un front est une zone dynamique où les propriétés biogéochimiques sont modulées par des flux soumis à une dynamique physique particulière et instable, incluant notamment des vitesses verticales localement intensifiées et une circulation agéostrophique secondaire (MCWILLIAMS, 2021). Le second scénario mis en place est l'apport d'un flux de nutriment variable pour explorer les PCT dans le front lui-même.

La question alors est : quel est l'effet d'un apport impulsif de nutriments associé à une zone frontale sur les communautés phytoplanctoniques ? Ce second scénario est appliqué dans un cadre purement théorique en raison de l'absence de données mesurées *in situ* dans le front.

La figure 3.6 illustre ces deux scénarios.

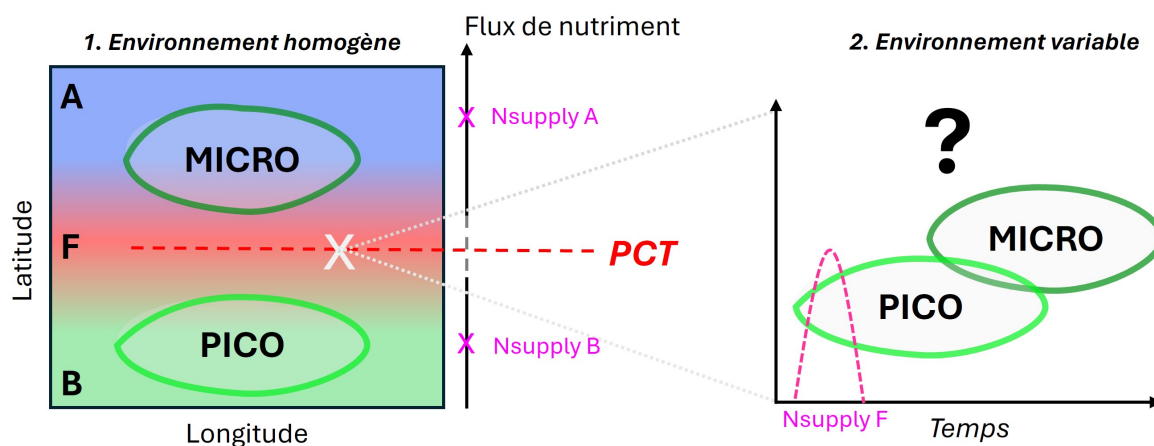


FIGURE 3.6. – Représentation schématique des deux scénarios. 1. Dans le premier scénario, deux communautés phytoplanctoniques distinctes se forment dans deux masses d'eau homogènes, séparées par un front de fine échelle : la masse d'eau A est caractérisée par une proportion relative plus élevée de MICRO ; la masse d'eau B présente une proportion plus élevée de PICO. Ces communautés sont maintenues par des conditions environnementales contrastées, correspondant à un flux de nutriments croissant entre A et B, ici représenté par une valeur constante. Le flux de nutriments dans le front est inconnu. 2. Dans le second scénario, la communauté phytoplanctonique émerge dans une zone frontale dont la dynamique physique est variable, entraînant un apport en nutriments fluctuant dans le temps.

Afin d'évaluer les PCT dans ces deux scénarios, le ratio de biomasse entre P_1 et P_2 est calculé :

$$0 \leq R = \frac{P_1}{P_1 + P_2} \leq 1 \quad (3.4)$$

Par définition, R vaut 1 lorsque P_2 est nul et vaut 0 lorsque P_1 est nul.

3.4.1. Des PCT dans un environnement homogène

L'analyse de stabilité du modèle met en évidence l'existence de plusieurs équilibres stables avec des réponses différenciées de P_1 et P_2 relativement à la valeur de N_{supply} (figure 3.5). Cela suggère que ce dernier a un rôle important dans la création de PCT. Un contrôle *bottom-up* par les variations des flux de nutriments apparaît donc comme une hypothèse logique

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

pour expliquer les transitions de communautés phytoplanctoniques de la masse d'eau A à la masse d'eau B.

Pour rappel, dans le modèle simplifié, cette dynamique se traduit par une bifurcation transcritique marquant un seuil de dominance : en dessous d'un certain flux de nutriment ($0,055 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), seul P_1 peut se maintenir, tandis qu'au-delà de ce seuil, il est remplacé par P_2 . Ce basculement abrupt, sans régime stable de coexistence souligne l'existence d'un effet seuil, selon lequel même une variation minimale de N_{supply} peut entraîner une réorganisation complète de la communauté phytoplanctonique.

Dans le modèle complet, plus réaliste biologiquement (puisque la coexistence est observée *in situ*), l'effet seuil du flux de nutriments est également retrouvé. Pour de très faibles valeurs de N_{supply} , l'équilibre de coexistence est mathématiquement stable mais biologiquement non pertinent, car la biomasse est négative. À partir d'un seuil, dénommé seuil de coexistence $N_{supply} = 0,045 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, un équilibre positif de coexistence émerge. Cependant, il y a un cas particulier où le système est multistable, c'est-à-dire que deux équilibres positifs stables (\bar{Y}_2 et \bar{Y}_3) coïncident sur une plage commune de valeurs de N_{supply} (figure 3.5).

La figure 3.7 illustre l'influence de N_{supply} sur les équilibres du modèle complet. Pour des valeurs très faibles de N_{supply} , P_1 domine largement et le R-ratio tend vers 1 ; à l'inverse, pour des valeurs plus élevées, P_2 devient dominant et le R-ratio tend vers 0 (figure 3.7a). Cette figure permet d'identifier le seuil de dominance, défini comme la valeur de N_{supply} pour laquelle le R-ratio est égal à 0,5. Ce seuil est atteint pour $N_{supply} = 0,050 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. La concentration de nutriments (N) ainsi que les biomasses de P_1 , P_2 et Z augmentent globalement avec N_{supply} (équation 3.4b). En particulier, la biomasse de P_2 croît fortement à partir du seuil de coexistence, et devient dominante au-delà du seuil de dominance.

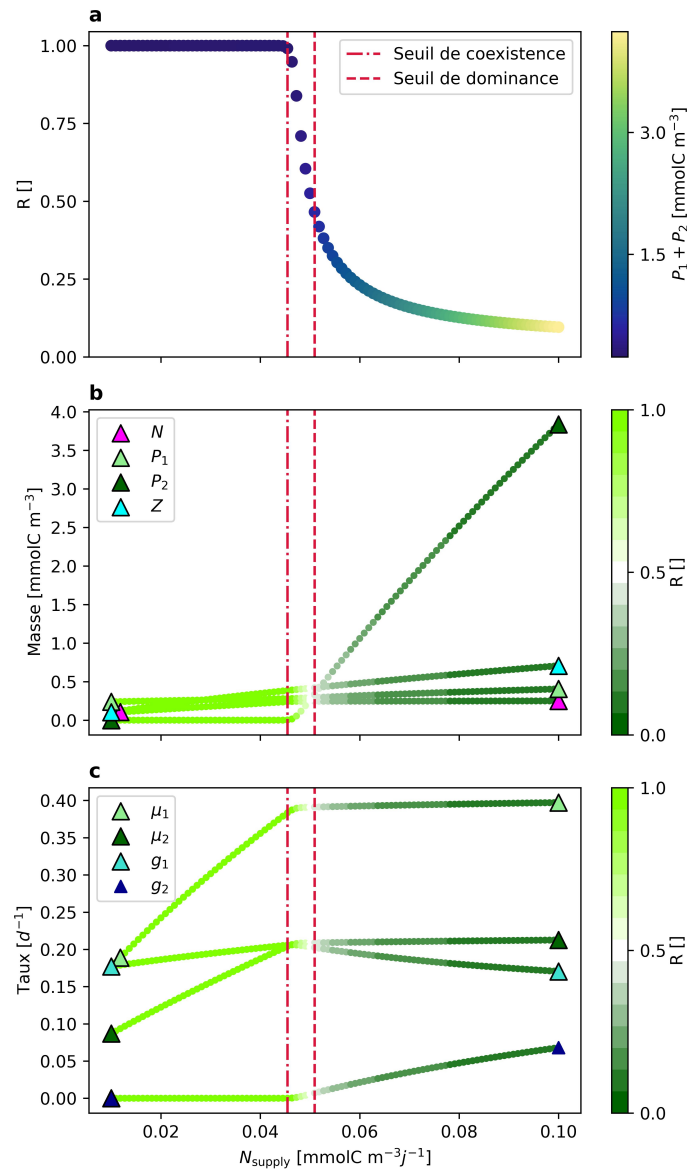


FIGURE 3.7. – Évolution des équilibres en fonction de la valeur de N_{supply} , explorée sur une plage de 100 valeurs comprises entre 0,010 et 0,100 $mmolC\ m^{-3}\ j^{-1}$. **a** R-ratio à l'équilibre en fonction de N_{supply} . La barre de couleur indique la biomasse totale, qui augmente avec N_{supply} . **b** Concentration en nutriment (triangle rose) et biomasses de P_1 (triangle vert clair), P_2 (triangle vert foncé) et Z (triangle bleu clair) en fonction de N_{supply} . La barre de couleur indique la valeur du R-ratio. **c** Taux de croissance de P_1 (triangle vert clair) et P_2 (triangle vert foncé), ainsi que taux de broyage de Z sur P_1 (triangle bleu clair) et sur P_2 (triangle bleu foncé) en fonction de N_{supply} . La barre de couleur indique également la valeur du R-ratio. Les deux lignes verticales représentent le seuil de coexistence (première ligne) et le seuil de dominance (deuxième ligne).

L'ensemble de ces résultats pose une série de questions :

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

- N_{supply} est-il le seul facteur responsable des PCT?
- Quels facteurs déterminent les seuils de dominance et de coexistence?
- Comment est déterminé l'accès à un équilibre plutôt qu'à l'autre dans le cas où le système est multistable?

Une première piste pour répondre à ces questions est d'explorer le contrôle *bottom-up*, c'est-à-dire la réponse différenciée du phytoplancton à la disponibilité en nutriments. La [figure 3.8](#) montre les courbes de Monod représentant la cinétique d'absorption du phosphate pour P_1 et P_2 . Le taux de croissance de P_2 est supérieur à celui de P_1 uniquement lorsque la concentration en PO_4 dépasse $0,03 \text{ mmolP m}^{-3}$. Cela implique que les transitions de type PCT ne se produisent qu'à des concentrations de nutriments irréalistes : non seulement supérieures à celles représentées dans le modèle (zone ombragée), mais également supérieures aux concentrations mesurées *in situ* (ligne rose pointillée). Autrement dit, le contrôle *bottom-up* favorise la croissance de P_1 mais ne permet pas l'émergence de PCT. À noter que les concentrations de nutriments (N) modélisées sont plus faibles que celles observées, probablement en raison de l'absence d'un compartiment détritique dans le modèle (EDWARDS, 2001).

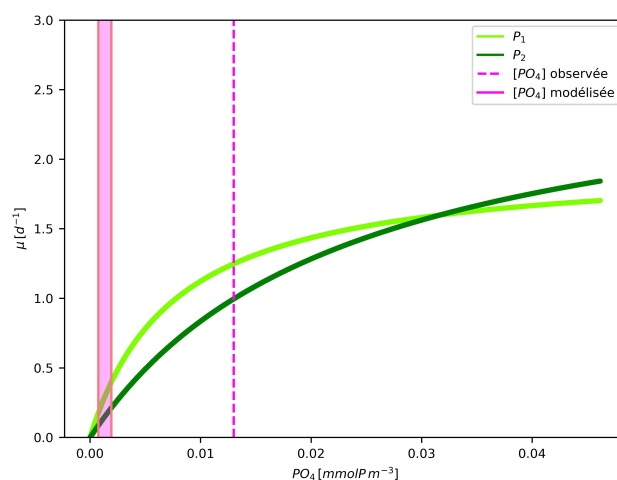


FIGURE 3.8. – Courbes théoriques de Monod représentant les taux de croissance P_1 et P_2 en fonction de la concentration de phosphate. La zone rose ombragée indique la portion des courbes de Monod contrainte par les valeurs prédites par le modèle, pour N_{supply} compris entre $0,010$ et $0,100 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$; les concentrations résultantes de $[PO_4]$ varient alors entre $7 \cdot 10^{-4}$ et $0,002 \text{ mmolP m}^{-3}$. La ligne pointillée rose correspond à la concentration moyenne de $0,013 \text{ mmolP m}^{-3}$ mesurée par PULIDO-VILLENA et al. (2021) dans le sud-ouest de la mer Méditerranée.

Ce résultat indique que le contrôle *bottom-up* seul ne peut pas expliquer les PCT observées durant PROTEVSMED-SWOT. Une seconde piste est alors d'explorer l'effet du contrôle *top-*

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

down, c'est-à-dire la réponse différenciée du phytoplancton selon la pression de prédation à laquelle il est soumis. Deux différentes configurations de la prédation sont implémentées et comparées à la configuration par défaut (broutage différentiel entre P_1 et P_2) :

1. configuration « *no grazing* » où la prédation est nulle ($Z=0$);
2. configuration « *equal grazing* » où la pression de prédation est identique sur les deux phytoplancton ($g_{max,1} = g_{max,2}$).

La simulation « *no grazing* » met en évidence l'importance de la présence du zooplancton pour atteindre un état d'équilibre : en l'absence de prédation par broutage, P_2 s'effondre très rapidement et P_1 croît indéfiniment (figure 3.9). La simulation « *equal grazing* » met en évidence l'importance d'une prédation différentielle entre P_1 et P_2 pour créer des PCT (figure 3.10). Lorsque la pression de broutage est identique sur les deux groupes phytoplanctoniques un équilibre est atteint, mais sans coexistence : P_2 disparaît très rapidement, le R-ratio à l'équilibre vaut donc 1 pour toutes valeurs de N_{supply} .

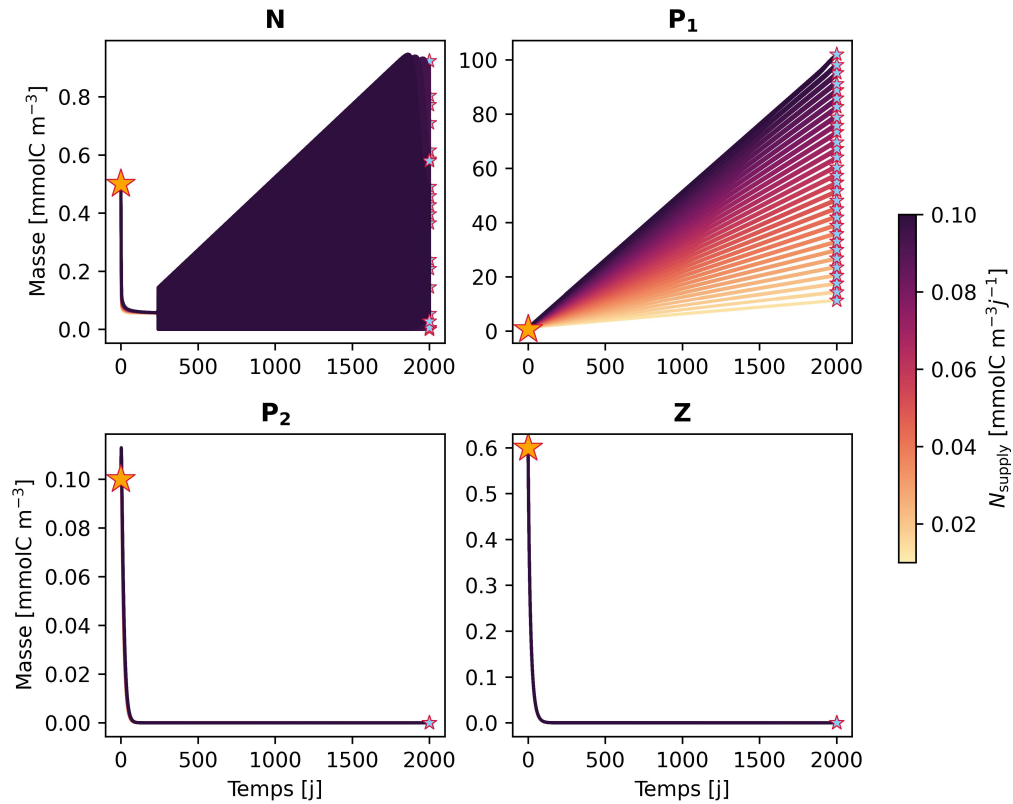


FIGURE 3.9. – Configuration « no grazing ». Évolution temporelle des quatre variables d'états du système selon la valeur de N_{supply} comprise dans une plage de 30 valeurs allant de 0,01 à 0,1 $mmolC m^{-3} j^{-1}$ dans le cas où $Z = 0$. L'étoile jaune représenté l'état initial et les étoiles bleues les états finaux.

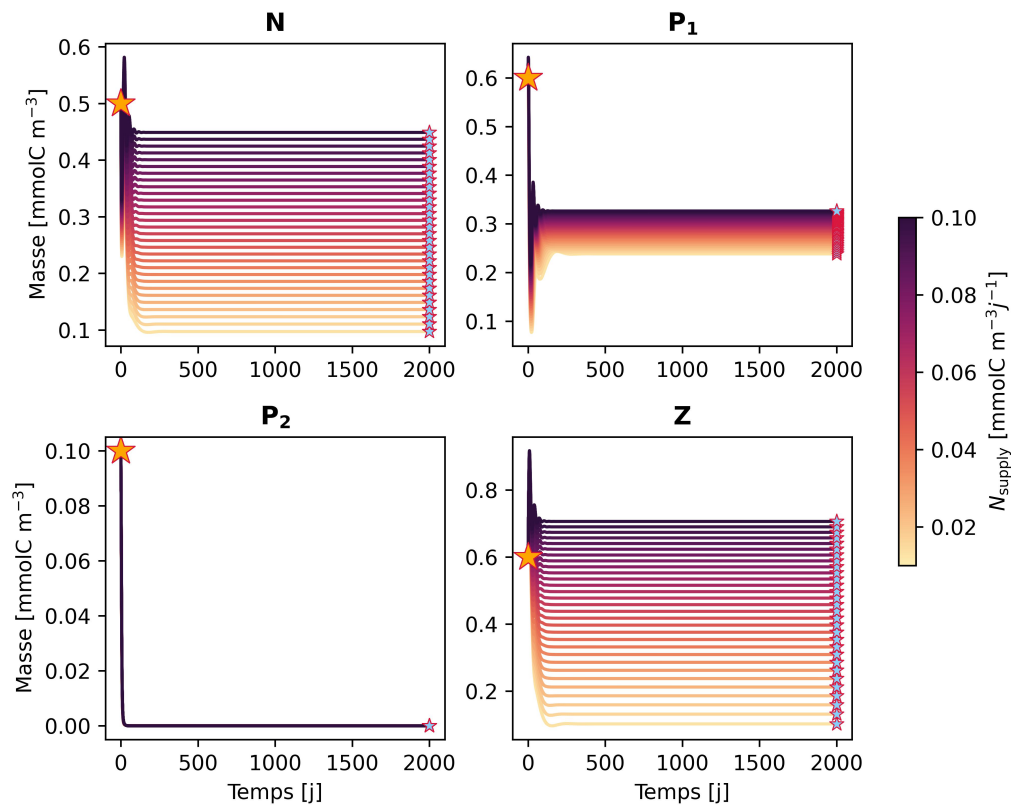


FIGURE 3.10. – Même figure que figure 3.9 mais pour la configuration « equal grazing ».

La dynamique des PCT dans la configuration par défaut (broutage différentiel) s'explique par une pression de prédation systématiquement plus forte sur P_1 que sur P_2 (figure 3.7c). Bien que le taux de croissance de P_1 reste supérieur à celui de P_2 , la pression exercée par les prédateurs ($g_1 > g_2$) empêche P_1 de maintenir son avantage compétitif. P_2 bénéficie alors de conditions favorables à une croissance massive au détriment de P_1 , sans pour autant l'exclure du système. Un broutage différentiel est donc nécessaire pour atteindre des équilibres dans lesquels P_2 peut se maintenir (R-ratio < 1). Cela amène à la conclusion que N_{supply} est un facteur clé pour créer les PCT mais sans broutage différentiel son influence en milieu oligotrophe ne compense pas le grand avantage compétitif du petit phytoplancton.

Cependant, les taux de broutage du zooplancton sont difficiles à mesurer directement *in situ*, ce qui rend les estimations des taux maximaux de broutage (g_{max}) incertaines. La figure 3.11 illustre la sensibilité du R-ratio en fonction de N_{supply} , pour une gamme de valeurs de $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ variant entre la moitié et le double de leur valeur par défaut. Cette analyse met en évidence un déplacement significatif des seuils de coexistence et de dominance en fonction

du paramètre de broutage.

Le seuil de coexistence est atteint pour des valeurs de N_{supply} d'autant plus faibles que $g_{max,1}$ est élevé, indiquant que l'équilibre de coexistence peut être atteint même sous un faible apport en nutriments (figure 3.11 a). Par ailleurs, la pente de la courbe en S du R-ratio devient plus abrupte lorsque $g_{max,1}$ augmente : les seuils de coexistence et de dominance deviennent plus proches. Autrement dit, le système réagit plus rapidement aux variations du flux de nutriments et bascule plus brutalement d'une communauté phytoplanctonique dominée par P_1 à une coexistence avec P_2 quand la pression de prédation sur P_1 est forte. L'atteinte de l'équilibre de coexistence dans un système multistable dépend donc de la valeur de $g_{max,1}$. Cette dépendance résulte de la non-linéarité des interactions entre les quatre variables d'état du système : un léger changement de paramètre peut modifier la trajectoire du système dans l'espace des phases et le faire basculer dynamiquement d'un bassin d'attraction à un autre. En revanche, la valeur de $g_{max,2}$ a peu d'influence sur les seuils de coexistence et de dominance (figure 3.11 b).

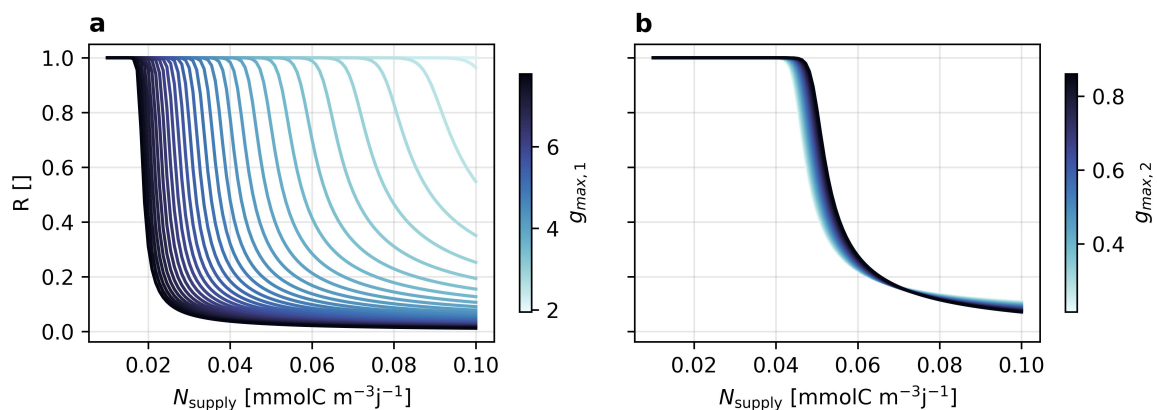


FIGURE 3.11. – Évolution du R-ratio en fonction de N_{supply} pour 30 valeurs de $g_{max,1}$ (a) et $g_{max,2}$ (b) comprises entre la moitié et le double de leur valeur par défaut.

Il existe ainsi une relation étroite entre l'apport en nutriments et la prédation, créant des PCT spatiales entre deux environnements homogènes mais distincts. D'une part l'apport en nutriments influence de manière directe les PCT en contrôlant par effet seuil la dynamique de croissance des deux phytoplancton. D'autre part l'apport en nutriments influence de manière indirecte les PCT par la prédation en déclenchant un effet cascade, marqué par la transmission du signal nutritif à travers les différents maillons de la chaîne trophique. Par exemple, un apport élevé en nutriments (N_{supply}) favorise la croissance du phytoplancton P_1 et du P_2 . Cette production accrue de biomasse bénéficie ensuite au zooplancton, dont

la croissance augmente à son tour, exerçant ainsi une rétroaction sur la dynamique de croissance du phytoplancton.

3.4.2. Sensibilité du modèle aux paramètres

Afin d'évaluer la sensibilité du modèle à ses paramètres écologiques clés, une analyse de sensibilité est conduite pour évaluer l'effet de $\mu_{max,i}$, K_i^P , $g_{max,i}$ et K_i^Z associés aux forçages *bottom-up* et *top-down*, sur les valeurs d'équilibre des variables d'état du modèle.

Pour chacun des paramètres, trois simulations ont été effectuées :

1. en utilisant la valeur par défaut ([tableau 2.4](#));
2. avec la moitié de la valeur par défaut;
3. avec le double de la valeur par défaut.

Le pourcentage de variation correspond à la différence entre les résultats des deuxième et troisième simulations, divisée par le résultat de la première (valeur moyenne des 200 derniers jours d'une simulation de 2000 jours).

Un pourcentage de variation positif signifie que la valeur obtenue dans la deuxième simulation est supérieure à celle de la troisième, tandis qu'un pourcentage négatif indique l'inverse. Plus la valeur absolue du pourcentage de variation est élevée, plus le modèle est sensible au paramètre en question. Cette analyse a été réalisée pour les deux valeurs extrêmes de la plage de N_{supply} choisie : $N_{supply} = 0,010 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ et $N_{supply} = 0,100 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ et pour une valeur intermédiaire de $0,050 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, soit un total de 8 (paramètres) \times 3 (simulations) \times 3 (N_{supply}) = 72 simulations.

La [figure 3.12](#) illustre le pourcentage de variation relative de chaque variable d'état ainsi que de la variable dérivée R-ratio, en réponse aux variations des paramètres, pour trois valeurs différentes de N_{supply} . La variable Z n'est pas représentée, car sa valeur à l'état stationnaire résulte d'un équilibre complexe entre l'apport en nutriments (N_{supply}) et trois mécanismes de perte (production de pelotes fécales, sédimentation et mortalité quadratique), contrôlés par des paramètres dont les effets ne sont pas analysés ici.

Pour la plus faible valeur de N_{supply} ($0,01 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), la variation relative de N est positive pour K_1^P et $g_{max,1}$, et négative pour $\mu_{max,1}$ (le paramètre le plus sensible) ainsi que pour K_1^Z . En revanche, P_1 varie négativement avec $g_{max,1}$ et positivement avec K_1^Z . La variable P_2 reste nulle, car elle ne s'exprime pas à cette valeur basse de N_{supply} .

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

Pour la valeur intermédiaire de N_{supply} ($0,05 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), P_2 montre une forte sensibilité aux paramètres, avec une variation relative fortement positive pour $\mu_{max,2}$, K_1^P et $g_{max,1}$, et fortement négative pour $\mu_{max,1}$, K_2^P et K_1^Z .

Pour la valeur la plus élevée de N_{supply} ($0,1 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), la sensibilité de N et P_1 est globalement plus faible que celle de P_2 . La variation relative de P_2 est principalement négative pour $\mu_{max,1}$, K_2^P . Le R-ratio est sensible à tous les paramètres, sauf à $g_{max,2}$, K_2^Z ; certains paramètres provoquent des variations dépassant 1000%, soit vingt fois la valeur par défaut.

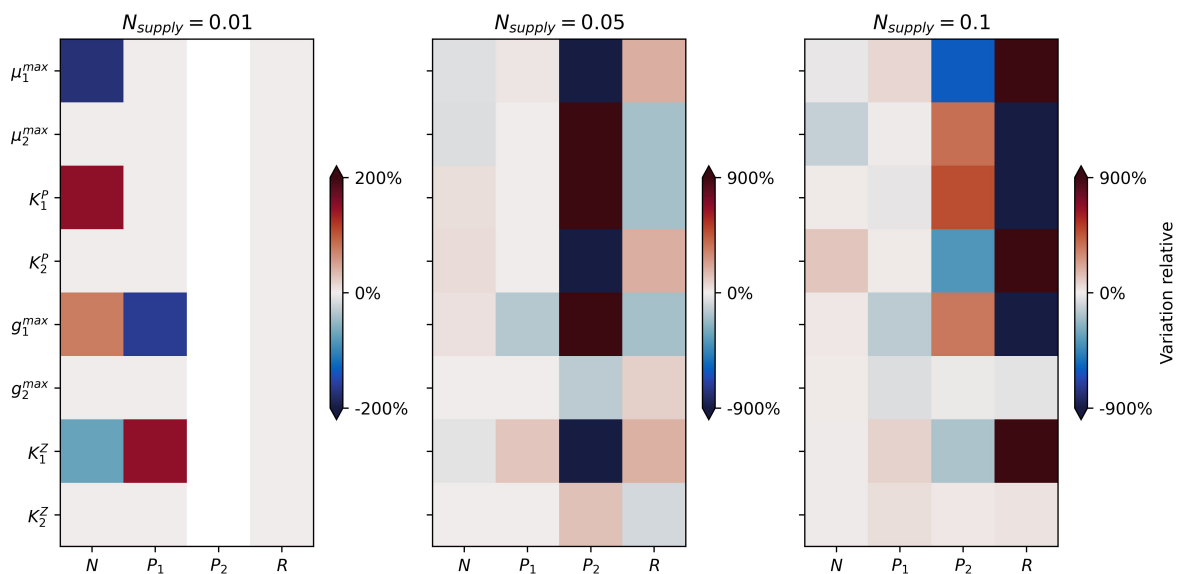


FIGURE 3.12. – Variation relative de N , P_1 , P_2 et R en fonction des paramètres de croissance et de perte par prédation du phytoplancton, pour $N_{supply} = 0,010$; $0,050$ et $0,100 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$.

La [figure 3.13](#) montre l'effet individuel des paramètres sur la forme sigmoïde de la courbe du R-ratio en fonction de N_{supply} . Ces paramètres influencent, d'une part, la position du premier point de courbure de la courbe, qui correspond à la valeur de N_{supply} pour laquelle R devient inférieur à 1, marquant l'apparition de la coexistence; d'autre part, ils modifient la position du point d'inflexion, en décalant la valeur de N_{supply} à laquelle le R-ratio franchit le seuil de 0,5, signalant ainsi la transition vers une dominance de P_2 .

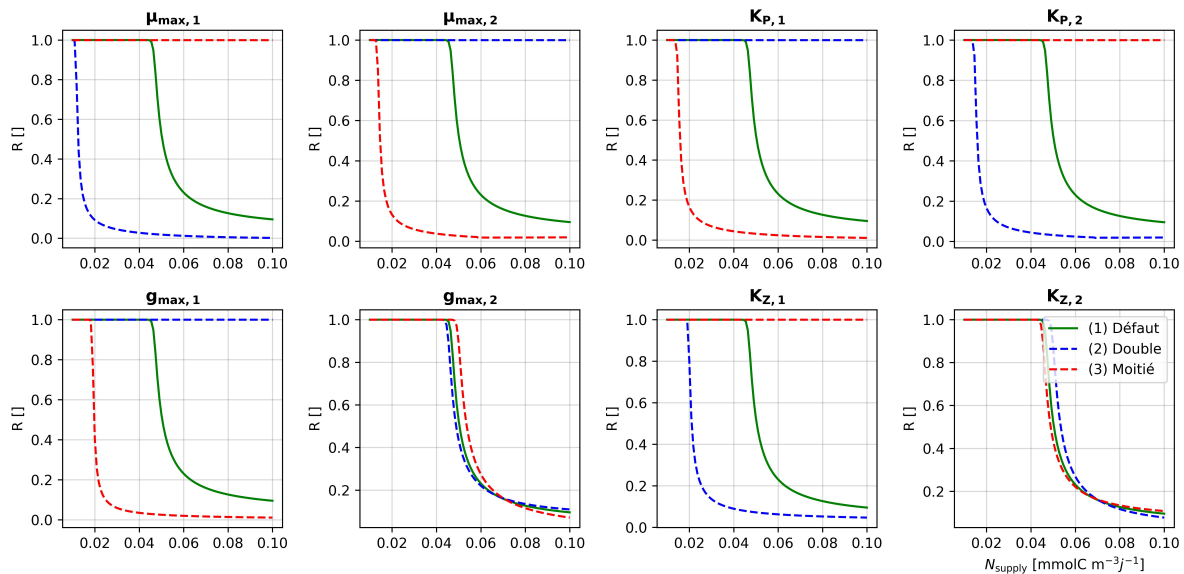


FIGURE 3.13. – Courbe de R-ratio en fonction de N_{supply} pour chaque paramètre du test de sensibilité. La courbe est tracée sur une plage de N_{supply} de 100 valeurs comprise entre 0.010 et 0.100 $mmolC m^{-3} j^{-1}$. La courbe verte correspond à la simulation (1) avec les valeurs de paramètres par défaut (tableau 2.4), la courbe rouge pour la simulation (2) où les paramètres par défaut sont doublés et la courbe bleue pour la simulation (3) où les paramètres par défaut sont divisés par deux.

3.4.3. Des PCT dans un environnement variable

Dans cette seconde analyse, le modèle n'est plus en régime stationnaire. L'état d'équilibre est perturbé par un apport impulsionnel de nutriments. Cela permet d'étudier le mécanisme responsable des PCT dans un environnement variable. Je considère ici des apports ponctuels de phosphate simulant l'hypothèse d'un enrichissement nutritif localisé au niveau des fronts, lié à des vitesses verticales agéostrophiques ascendantes et/ou à un mélange turbulent renforcé par la dynamique frontale (MAHADEVAN et ARCHER, 2000; MCWILLIAMS, 2021).

Les impulsions de N_{supply} sont implémentées selon :

$$N_{supply}(t) = b(U(t - t_1) - U(t - t_2)) + N_{supply,0} \quad (3.5)$$

Où b est l'amplitude de l'impulsion, t_1 et t_2 sont respectivement les instants de début et de fin de l'impulsion, et $N_{supply,0}$ est la valeur de N_{supply} à $t = 0$. $U(x)$ est la fonction en marche d'escalier définie comme :

$$U(x) = \begin{cases} 0, & x < 0 \\ 1, & x \geq 0 \end{cases} \quad (3.6)$$

Ce cadre purement théorique, en raison de l'absence de données mesurées *insitu* spécifiques au front durant la campagne PROTEVSMED-SWOT, a pour but d'explorer différents scénarios frontaux. Chaque front océanique possède en fonction de son origine une dynamique propre, ce qui peut conduire à des impacts biologiques très différents d'un front à l'autre (McWilliams, 2021). Pour intégrer cette diversité et l'incertitude liée à la dynamique interne des fronts, l'approche adoptée ici ne se limite pas à un cas particulier, mais cherche à généraliser simplement l'effet des apports pulsés de nutriments sur la structure des communautés de phytoplancton. Plus précisément, cette étude analyse l'effet combiné de la fréquence et de l'amplitude des impulsions nutritives sur l'évolution temporelle du R-ratio en testant de manière systématique différentes combinaisons de fréquence et d'amplitude des impulsions nutritives.

Pour un traceur passif tel que la salinité, les fronts correspondent généralement bien à un mélange linéaire (loi de Fick), caractérisé par des proportions de mélange de 0,5. En revanche, la biomasse phytoplanctonique n'est pas un traceur passif : elle interagit activement avec son environnement biotique et abiotique. Afin d'isoler et d'évaluer l'effet de cette activité biologique dans un contexte frontal, les simulations sont initialisées avec des conditions proches de la neutralité, représentant un état de coexistence entre les groupes P_1 et P_2 .

Dans ce cadre, un état initial caractérisé par un R-ratio de 0,625 est défini, correspondant au ratio *in situ* entre PICO et RedNANO et la biomasse cytométrique totale aux abords du front (figure 3.15). La valeur de $N_{supply,0}$ retenue est celle pour laquelle R est égale à 0,625, soit $0,049 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. À partir de cette base réaliste, un apport ponctuel de nutriments permet ensuite d'étudier comment les relations trophiques établies dans le modèle modifie la structure communautaire du phytoplancton.

L'analyse en environnement variable se distingue de l'étude en milieu homogène non seulement par la nature des forçages, mais également par le cadre conceptuel adopté. Ici, les PCT ne sont plus abordées dans l'espace, mais dans le temps : on se place à une position fixe dans le front, dont la dynamique varie dans le temps. Les fronts de fine-échelle présentent en général des durées de vie de l'ordre de quelques jours (McWilliams, 2019). En cohérence avec ces échelles temporelles, chaque impulsion de nutriment est modélisée sur une période de 5 jours (entre t_1 et t_2 , équation 3.5). Afin d'explorer différentes dynamiques frontales potentielles, l'influence de 1, 2 et 3 impulsions successives a été testée sur une période de

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

90 jours (3 mois), dans un contexte temporel de fine-échelle inférieur à celui des processus inter-saisonniers. *In situ*, les mesures de flux de nutriments en particulier de phosphate associés aux fronts restent rares en raison des fortes contraintes méthodologiques. Par conséquent, une gamme d'amplitudes a été testée de manière exploratoire, allant de $0,010$ à $0,100 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, afin de représenter un spectre plausible d'apports frontaux de phosphate.

La [figure 3.14a](#) présente les résultats des simulations pour 1, 2 et 3 impulsions de N_{supply} , avec une amplitude (b) fixée à titre d'exemple à $0,080 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Chaque impulsion induit une augmentation immédiate de la concentration en nutriments (N), suivie d'une réponse biologique séquentielle : d'abord une hausse de la biomasse de P_1 , puis de P_2 , et plus progressivement de celle du zooplancton Z . Les PCT sont observées en aval des impulsions, lorsque les valeurs de P_1 et P_2 se croisent. Cette transition est marquée par une augmentation continue de P_2 sur plusieurs dizaines de jours, tandis que P_1 décroît. À la fin de chaque simulation, les deux groupes phytoplanctoniques coexistent encore, mais P_2 est dominant. Ces résultats peuvent ainsi être transposés au contexte des zones frontales de fine échelle, où la prédominance de groupes à croissance rapide comme P_2 est attribuée à l'enrichissement en nutriments (MANGOLTE et al., [2023](#)). Ce comportement semble inhérent aux systèmes phytoplanctoniques aquatiques, car même dans les systèmes dulçaquicoles, des apports ponctuels de nutriments entraînent également des réponses différenciées selon les espèces au sein de la communauté phytoplanctonique (YAMAMOTO et HATTA, [2004](#)).

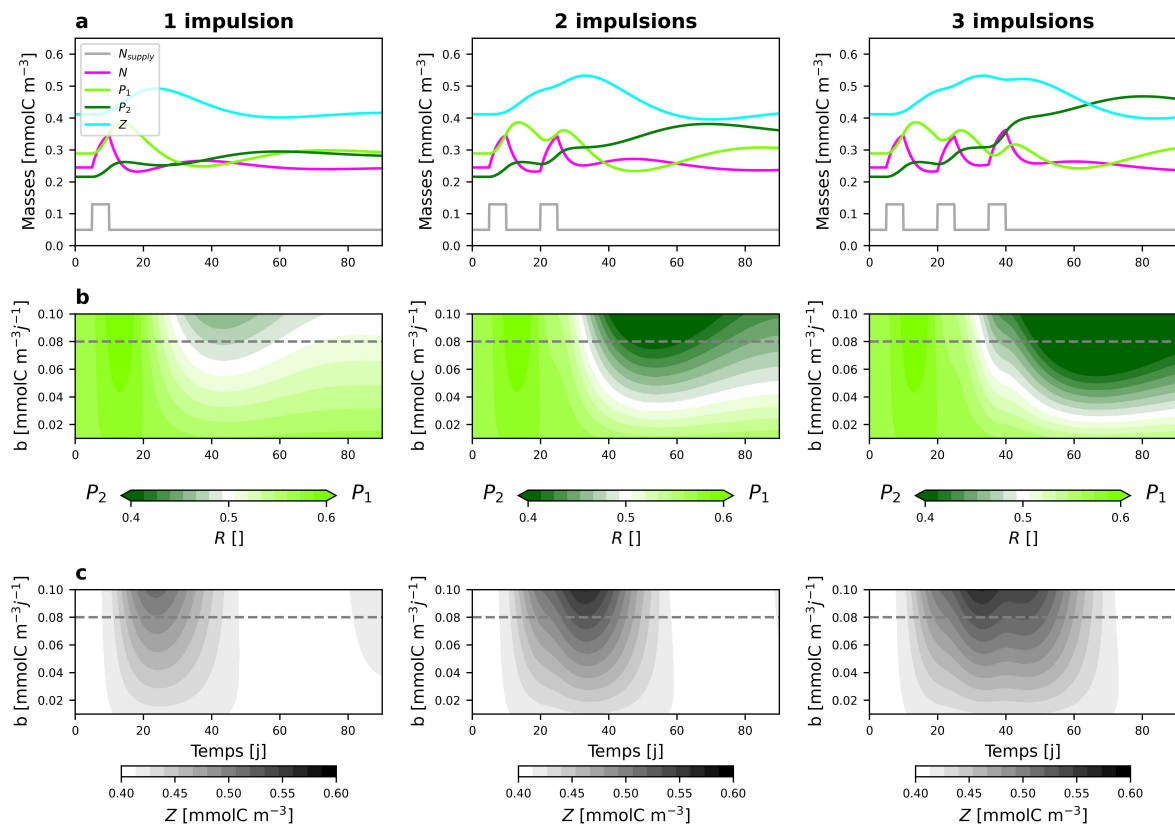


FIGURE 3.14. – Réponse des variables d'état et du R-ratio à un nombre différent d'impulsions et à différentes amplitudes, sur des simulations de 90 jours. Les résultats des simulations avec 1, 2 et 3 impulsions sont présentés dans les colonnes de gauche, du milieu et de droite, respectivement. **a** Évolution temporelle des variables d'état pour une amplitude d'impulsion de $0,08 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. **b** R-ratio en fonction du temps et de l'amplitude de l'impulsion. **c** Même figure que **b**, mais pour la biomasse du prédateur (Z). Les lignes grises pointillées correspondent à la simulation réalisée avec une amplitude d'impulsion de $0,08 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ (cf. **a**).

Cette dynamique taxon-dépendante peut-être interprétée en étudiant les comportements du R-ratio (figure 3.14b) et de Z (figure 3.14c) qui dépendent à la fois de l'amplitude des impulsions et de la durée de la simulation.

Dans le cas d'une impulsion unique, R reste dominant tant que $b < 0,02 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ ($R < 0,5$), ce qui correspond au seuil de coexistence, rappelant ainsi l'effet seuil de N_{supply} dans le cas de masses d'eau homogènes. Dans tous les autres cas, les transitions suivent une chronologie similaire : P_1 domine jusqu'à environ 30 jours ($R < 0,5$), avant un basculement progressif vers une dominance de P_2 entre 30 et 40 jours ($R\text{-ratio} = 0,5$), définissant le seuil temporel de dominance. L'ajout d'impulsions supplémentaires accélère cette transition et renforce la dominance de P_2 en augmentant l'écart de biomasse entre P_1 et P_2 , tandis que P_1

tend à revenir vers sa concentration initiale. La biomasse de zooplancton atteint systématiquement son maximum au niveau du seuil temporel de dominance, traduisant ainsi l'effet cascade induit par N_{supply} . Ce maximum est prolongé lorsque le nombre d'impulsions augmente. Enfin, plus l'amplitude des impulsions est élevée, plus le R-ratio diminue (indiquant une transition vers la dominance de P_2) et plus la biomasse de Z est élevée.

La coïncidence entre le seuil de dominance et le pic de biomasse zooplanctonique suggère que les PCT temporelles, liées à une dynamique taxon-dépendante, sont liées au prédateur commun que partagent les deux phytoplanctons (concept de « shared-predation », HOLT et BONSALL, 2017; MANGOLTE et al., 2022). En effet, l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique induite par l'apport en nutriments entraîne une hausse de la biomasse du prédateur commun, qui exerce alors une pression de broutage plus forte sur P_1 que sur P_2 , favorisant ainsi ce dernier et induisant une transition de communauté à travers le temps. Par ailleurs, aucune exclusion compétitive n'a été observée dans nos simulations : les deux groupes phytoplanctoniques coexistent dans tous les cas testés et voient leur biomasse augmenter au moins sur la période d'impulsion, excepté pour la simulation avec une impulsion unique lorsque l'amplitude de N_{supply} est inférieure au seuil de coexistence. Ce résultat corrobore des observations *in situ* selon lesquelles les fronts augmentent la biomasse de plusieurs groupes phytoplanctoniques, et non uniquement celle des groupes à croissance rapide comme les diatomées (MANGOLTE et al., 2023).

Cette étude met en évidence que, dans un environnement variable, des transitions temporelles de communautés phytoplanctoniques résultent d'une synergie entre les contrôles *bottom-up* et *top-down*, dont la dynamique temporelle dépend également du nombre et de l'amplitude des impulsions de nutriments. Cette dynamique particulière suggère que les fronts, en modifiant le R-ratio, abritent une communauté distincte des masses d'eau adjacentes.

3.5. Étudier le couplage biophysique de fine-échelle à travers la modélisation numérique simplifiée

3.5.1. Un cadre théorique aux observations *in situ*

Le R-ratio *in situ* (figure 3.15) est calculé à partir des données de la campagne PROTEVSMED-SWOT, en divisant la biomasse des groupes cytométriques de plus petite taille (PICO et RedNano, plus abondants au sud du front) par la biomasse totale à chaque point d'échan-

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

tillonnage. Le R-ratio *in situ* est toujours supérieur à 0,5 indiquant que le petit phytoplancton est toujours dominant. Cependant, le R-ratio *in situ* est plus élevé au sud qu'au nord et présente un saut abrupt localisé à la latitude 38,5°N, identifiée comme la position du front (TZORTZIS et al., 2021).

Bien qu'aucune mesure directe de nutriments n'ait été effectuée lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT, le modèle NPZ, qui relie l'apport en nutriments aux dynamiques des PCT, rend compte de manière satisfaisante des observations. La concentration de chlorophylle en surface, estimée à partir des données satellites, est plus élevée au nord du front. Ce constat est cohérent avec les résultats du modèle, qui montrent une biomasse totale plus grande lorsque N_{supply} est plus élevé (figure 3.15), ce qui va dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les eaux situées au nord du front sont plus riches en nutriments. La biomasse totale mesurée par cytométrie en flux n'est pas représentée ici car montre des tendances opposées à celles du modèle et de la chlorophylle-a, en raison des limites intrinsèques de la cytométrie en flux, qui sous-estime l'abondance des grandes cellules trop peu abondantes pour être correctement échantillonnées dans les petits volumes (CUNNINGHAM et BUONNACORSI, 1992; PEPERZAK et al., 2018), et donc celles du MICRO, qui contribue pourtant significativement à la biomasse totale.

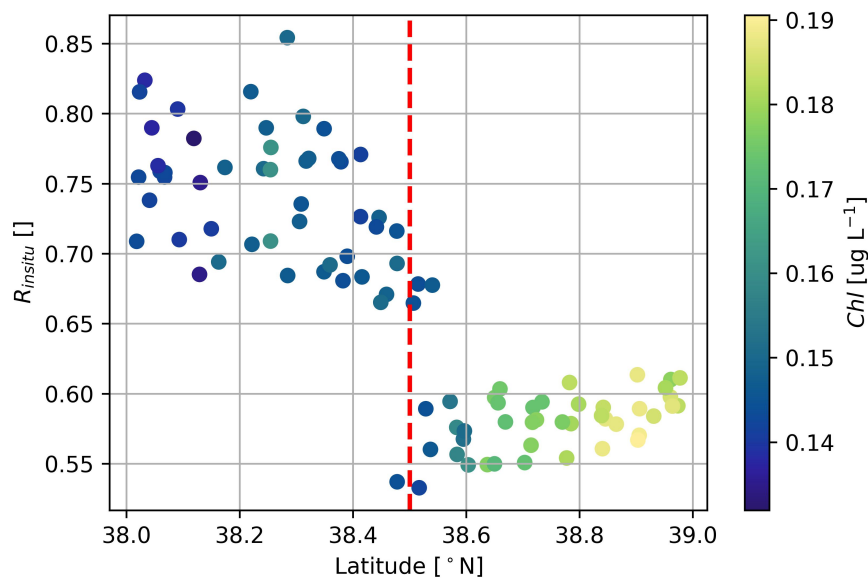
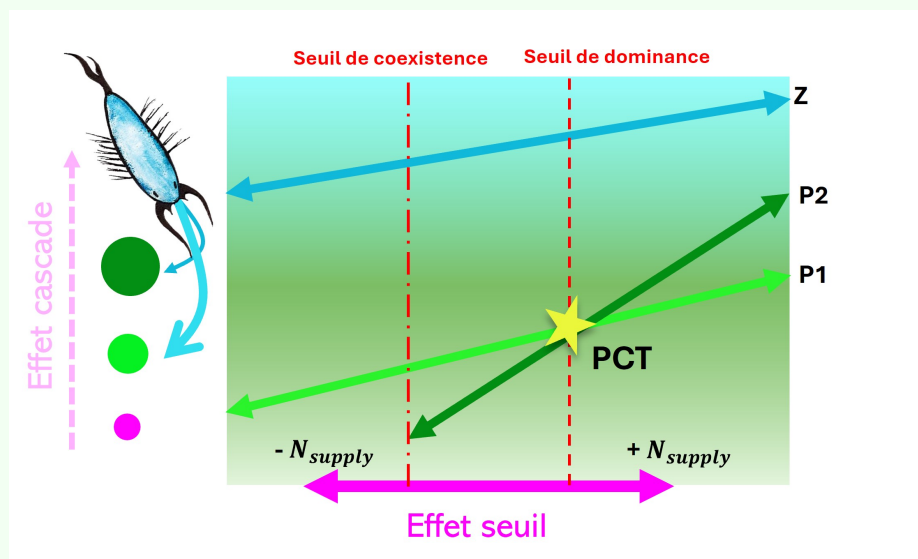


FIGURE 3.15. – R-ratio *in situ*, calculé en divisant la biomasse des groupes PICO et RedNANO par la biomasse cytométrique totale à chaque point de mesure en fonction de la latitude. La couleur indique la concentration en chlorophylle estimée par satellite.

Un mécanisme responsable des PCT

D'après les résultats du modèle, le front observé durant PROTEVSMED-SWOT pourrait créer deux effets : (i) la formation de niches écologiques mobiles et spatialement distinctes (D'OVIDIO et al., 2010), et (ii) des apports pulsés de nutriments qui rompent temporairement la pauvreté des eaux oligotrophes, faisant transiter les communautés. Ces deux effets sont expliqués par le mécanisme seuil-cascade déclenché par la dynamique frontale. Lorsque l'apport en nutriments correspond au seuil de coexistence, il permet l'existence du plus gros phytoplancton (P_2). P_2 est alors en compétition avec P_1 . Cette structure de communauté phytoplanctonique induit une réponse trophique du zooplancton, qui exerce une pression de broutage sur les deux groupes, mais plus forte sur P_1 . Lorsque l'apport en nutriments dépasse le seuil de dominance, l'avantage compétitif de P_1 devient inférieur à celui de P_2 , ce qui modifie la composition de la communauté phytoplanctonique par rapport à celle observée sous un apport en nutriments plus faible. Ce mécanisme illustre comment les dynamiques physiques de fine-échelle peuvent provoquer une réorganisation écologique.



Représentation schématique du mécanisme responsable des PCT.

Le mécanisme proposé éclaire les dynamiques sous-jacentes aux PCT et suggère que dans les régions oligotrophes la diversité communautaire est maintenue par la nature hétérogène et morcelée de l'environnement marin. En Méditerranée, cette hétérogénéité permet aux différentes classes de taille du phytoplancton de se maintenir, malgré des apports faibles en nutriments. De légères variations dans ces apports peuvent induire des changements

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

profonds dans la structure des communautés, en modifiant le rapport entre les différentes classes de tailles. En franchissant des seuils critiques comme ceux de coexistence ou de dominance, ces variations contribuent à maintenir la production de biomasse et à soutenir la diversité. En particulier, l'effet du broutage peut être amplifié par la dynamique physique locale, comme le suggérait déjà RIVIÈRE et PONDAVEN (2006). Ainsi, même de faibles gradients environnementaux sont capables d'induire des changements notables dans les communautés planctoniques. Cette sensibilité est particulièrement manifeste dans la forte pente du R-ratio *in situ* à proximité de la position du front, soulignant que les fronts agissent comme des zones de transition abrupte, marquées par d'intenses gradients biologiques (TAYLOR et al., 2012).

Plusieurs travaux antérieurs soulignent également l'importance de la variabilité spatiale et temporelle des nutriments. Par exemple, l'ajout de phosphate dans le gyre de Chypre (Méditerranée orientale) a entraîné une bascule vers des organismes plus grands et un basculement du réseau trophique vers l'hétérotrophie (effet seuil, FLATEN et al., 2005). Par ailleurs, une étude de modélisation numérique a montré que l'ajout artificiel de phosphate en Méditerranée se répercute rapidement sur les niveaux trophiques supérieurs à travers la réponse des prédateurs (effet cascade, THINGSTAD, 2005). Les résultats de ces travaux ainsi que ceux de TZORTZIS et al. (2023) et de la présente étude suggèrent qu'en réponse à un apport en nutriments pouvant être induit par différentes causes dont la dynamique de fine-échelle, l'état physiologique des producteurs primaires et la composition de la communauté planctonique évoluent, conduisant à des transitions communautaires en milieu oligotrophe.

Les contrastes de fine-échelle observés, tels que la délimitation de niches écologiques, reflètent des dynamiques similaires à celles mises en évidence à plus grande échelle, où les interactions biotiques dans les zones de transition sont également modulées par les gradients de ressources et les réponses des prédateurs. L'étude de DUTKIEWICZ et al. (2024), menée à l'échelle de l'océan Atlantique, propose des conclusions mécanistes en accord avec celles présentées ici. Ce constat met en lumière la nature fractale de la dynamique océanique et souligne l'intérêt stratégique de conduire des campagnes océanographiques à fine-échelle, afin d'enrichir notre compréhension des processus locaux et de faciliter l'extrapolation des résultats aux échelles régionales ou globales.

Durant la campagne PROTEVSMED-SWOT, la résolution spatiale des observations était limitée par des contraintes technologiques, ce qui a conduit à un échantillonnage biologique très restreint dans la zone frontale. En parallèle des travaux de modélisation présentés ici, une analyse statistique spécifique a été développée dans le cadre du projet rODEo, afin de traiter des jeux de données à la fois réduits et fortement variables (annexe D). Cette approche a

permis d'évaluer si le front de PROTEVSMED-SWOT abrite une communauté propre, distincte de celles des masses d'eau adjacentes. Les résultats indiquent que le front est constitué de plusieurs communautés : certaines partagées avec les masses d'eau voisines (A et B), mais également une communauté originale, distincte de A et B, représentant près de 70 % de la communauté totale.

3.5.2. Précautions d'interprétation du modèle

Cette étude des PCT repose volontairement sur un modèle fortement simplifié, qui omet plusieurs aspects clés de l'écologie du phytoplancton nécessaires à une représentation réaliste. Le modèle ne prend pas en compte certaines dynamiques intrinsèques du phytoplancton, telles que la photo-acclimatation ou la variabilité stœchiométrique, pourtant essentielles pour mieux reproduire les observations, notamment en conditions oligotrophes (AYATA, 2013). De plus, ce modèle 0D ne tient pas compte de l'hétérogénéité spatiale : il néglige les gradients environnementaux et les variations locales de facteurs tels que la lumière, les concentrations en nutriments, la température ou les processus de mélange, qui influencent pourtant significativement les taux de croissance et la composition des communautés phytoplanctoniques (MAHADEVAN, 2005). Une autre limite évidente est le faible nombre de variables d'état, là où des modèles plus complexes incluent plusieurs groupes planctoniques et compartiments nutritifs. Des études antérieures ont également développé des modèles intégrant les effets de la température ainsi que les dynamiques de la boucle microbienne (ex. en Méditerranée : AUGER et al., 2011 ; AUMONT et al., 2015 ; BARRAL et al., 2021).

Les simulations forcées en régime stationnaire ou par impulsions présentent aussi leurs propres limites. L'analyse en régime permanent a l'avantage de permettre une compréhension claire du comportement asymptotique du modèle, ce qui facilite son intégration future dans des cadres plus complexes, à résolution spatiale et temporelle. Toutefois, les solutions du modèle dépendent fortement des valeurs paramétriques (figure 3.12), et ces dernières ont des incertitudes importantes en raison des difficultés d'obtention de mesures *in situ* précises. L'analyse par impulsions néglige certains aspects critiques du couplage entre processus physiques et réponses biologiques. Par exemple, la temporalité de la croissance phytoplanctonique dépend fortement des cycles saisonniers, du cycle de vie des organismes, des dynamiques de circulation et de la disponibilité en nutriments. Tandis que représenter la dynamique via une fonction en escalier revient à supposer un environnement biotique et abiotique temporellement régulier, ce qui ne reflète pas la variabilité chaotique de l'océan. Une limite notable est que l'échelle temporelle des PCT de l'ordre de la vingtaine de jour après

l'impulsion de nutriment est supérieure à ce qui est attendu *in situ* qui est davantage de l'ordre de plusieurs jours (FLATEN et al., 2005).

Par conséquent, le modèle ne capture pas pleinement les subtilités de l'influence de la variabilité physique sur la dynamique biologique, en particulier compte tenu du décalage d'échelle entre les processus physiques associés aux fronts et les processus biologiques (FRANKS, 1992). Néanmoins, les modèles simples sont capables de représenter les principales caractéristiques d'un écosystème de manière qualitative, tout en étant plus facilement interprétables (RAICK et al., 2006). En effet, les principes fondamentaux sont les mêmes, et les comportements généraux observés sont souvent similaires entre les modèles simples et complexes (BERLINE et al., 2014). Par ailleurs, les résultats présentés ici sont cohérents avec ceux issus de modèles plus détaillés, en particulier sur le rôle conjoint des contrôles *bottom-up* et *top-down* dans la structuration des communautés (SAILLEY et al., 2013). Et plus récemment, MANGOLTE et al. (2023) ont utilisé un modèle écosystémique intégrant plusieurs groupes fonctionnels et classes de taille de plancton, couplé à un modèle de circulation, pour montrer que la réponse du plancton à un enrichissement en nutriments dans les fronts est bien plus complexe qu'une réponse purement *bottom-up* en raison d'interactions écologiques telles que la prédation partagée, un mécanisme mis en évidence ici aussi.

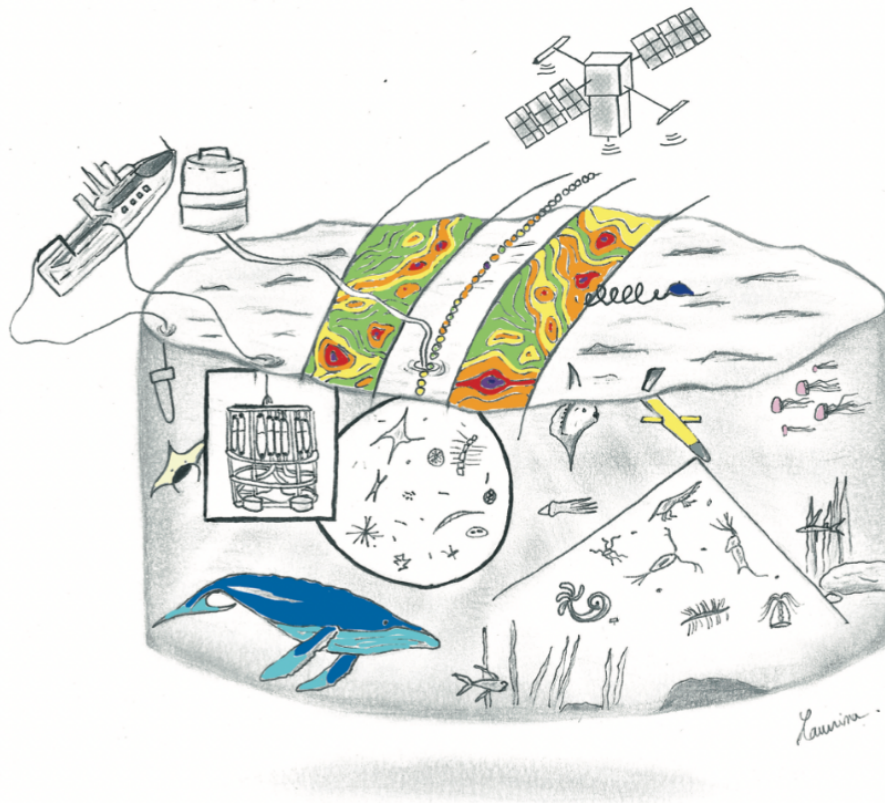
3.6. Conclusions et perspectives

Dans ce cadre théorique, j'ai exploré les transitions de communautés phytoplanctoniques (PCT) observées lors de la campagne PROTEVSMED-SWOT. À la question : « Comment les dynamiques de fine-échelle influencent-elles les PCT? », je propose en réponse que ces dynamiques sculptent le paysage nutritif marin et déclenchent des transitions communautaires par un mécanisme seuil-cascade, lié à la transmission d'un signal nutritif le long de la chaîne trophique planctonique. Ces transitions se manifestent à deux échelles : à celle des masses d'eau, où des conditions d'apport en nutriments constantes induisent des transitions spatiales; et à celle des fronts, où des apports impulsions provoquent des transitions temporelles. Dans ces deux cas de PCT (spatiales et temporelles) il en résulte une communauté spécifique adaptée aux conditions biotiques et abiotiques. La comparaison avec les données *in situ* montre qu'un modèle conceptuel simple peut, malgré sa sobriété, capturer les mécanismes des dynamiques phytoplanctoniques observées, en révélant des comportements qualitatifs éclairant la complexité réelle des populations adaptées aux habitats de fine-échelle. Ce travail a également alimenté la réflexion sur l'interprétation et la valorisation des données de la campagne BioSWOT-Med. Notamment, et en particulier, dans le

Chapitre 3. Les transitions de communauté phytoplanctonique : l'effet « seuil-cascade » du flux de nutriment dans la chaîne trophique

front lui-même ce travail est complété par l'identification taxonomique du zooplancton, par une expérience en mésocosme visant à quantifier le broutage exercé par le zooplancton et des mesures de concentrations et flux en nutriments (cf. Rapport de campagne : <https://doi.org/10.13155/100060>). Le [chapitre 4](#) présente les résultats du compartiment phytoplanctonique de cette campagne en mettant l'accent sur les données au sein même du front. Le [chapitre 5](#) prolonge cette démarche mécaniste en présentant une spatialisation du modèle NPZ, désormais contraint par les données de BioSWOT-Med et couplé aux observations fines du satellite SWOT.

4. Communautés phytoplanctoniques frontales : cas d'étude du front Nord-Baléares



Le chapitre précédent a mis en évidence que l'effet structurant des fronts océaniques en régions oligotrophes résulte de l'action conjointe des contrôles bottom-up et top-down. Il a également montré que ce mécanisme est à l'origine de l'émergence d'une communauté frontale, se traduisant par une modification de la composition relative du phytoplancton au sein du front. Ce dernier résultat, issu de simulations numériques, nécessitent cependant d'être confrontés à des observations in situ ayant une résolution suffisante, afin de confirmer ou d'infirmer l'existence des communautés frontales. Quelques études in situ ont déjà mis en évidence le rôle des fronts sur les changements de communautés phytoplanctoniques. Toutefois, la majorité de ces travaux ont porté sur des régions productives et dynamiques, alors que les conditions oligotrophes et d'énergie modérée, pourtant dominantes à l'échelle globale, ont peu été étudiées. De plus, les limites technologiques précédant l'ère de SWOT ne permettaient pas de cibler et d'échantillonner à haute-résolution au sein même des fronts. Guidée par l'altimétrie innovante de la mission SWOT, la campagne BioSWOT-Med a employé une stratégie Lagrangienne adaptative et multidisciplinaire pour réaliser un échantillonnage à haute-résolution des variables physiques, chimiques et biologiques au sein de la région du front Nord-Baléares (NBF - North Balearic Front) en mer Méditerranée, région oligotrophe. En particulier, un échantillonnage continu de 24 heures sans précédent a été réalisé au sein même d'un front de fine-échelle représentatif de la variabilité du NBF. L'objectif de ce chapitre est d'évaluer, à partir des données de cette campagne, si ce front d'une région oligotrophe agit en surface uniquement comme une simple zone de transition entre deux communautés phytoplanctoniques distinctes, ou s'il constitue un habitat à part entière.

La première partie décrit les caractéristiques la structure frontale de fine-échelle du NBF lors de la campagne BioSWOT-Med. La deuxième partie présente la composition des communautés phytoplanctoniques échantillonnées ainsi que les résultats des analyses statistiques. La troisième partie discute des mécanismes biophysiques sous-jacents susceptibles d'expliquer la structure des communautés observées. Enfin, la quatrième et dernière partie présente la conclusion et les perspectives.

Ce travail fait l'objet d'un article accepté dans *Communication Earth and Environment*, intitulé : *Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities*, (OMS et al., 2024). Le jeu de données correspondant est publié dans la base de données SEANOE : *Flow cytometry dataset from the BioSWOT-Med cruise* (OMS et al., 2026).

Sommaire

4.1	Caractéristique physique et biogéochimique du NBF durant BioSWOT-Med	119
-----	--	-----

Chapitre 4. Communautés phytoplanctoniques frontales : cas d'étude du front Nord-Baléares

4.1.1	Structure horizontale de surface	119
4.1.2	Structure verticale en subsurface	123
4.2	Communautés phytoplanctoniques de la zone frontale	125
4.2.1	Composition et structure des communautés	126
4.2.2	Description des PCT	133
4.3	Analyses statistiques	139
4.3.1	Communautés A2, F2 et B2	139
4.3.2	Analyse en composante principale	143
4.4	Communauté du front Nord-Baléares et mécanismes sous-jacents	148
4.4.1	Les communautés phytoplanctoniques frontales de surface en région oligotrophe <i>vs</i> en région productive	149
4.4.2	Mécanismes sous-jacents à la structuration des communautés de surface dans le NBF	154
4.5	Considérations environnementales et techniques	160
4.5.1	Tempête	160
4.5.2	Cytométrie	161
4.6	Conclusion et perspectives	162

4.1. Caractéristique physique et biogéochimique du NBF durant BioSWOT-Med

4.1.1. Structure horizontale de surface

Dans le cadre de BioSWOT-Med, la stratégie a été mise en place pour étudier à fine-échelle la région du NBF, un front climatologique salin (BARRAL et al., 2021). Il est important de rappeler que le front étudié ici est un front de fine-échelle issu de la variabilité spatio-temporelle du NBF, et a été ciblé grâce à la stratégie adaptée de la campagne. Les données de température et salinité acquises à haute-résolution à partir des mesures du TSG lors des transects cross-frontaux (*cross-frontal transects*, CFT) ont mis en évidence de forts gradients horizontaux de salinité de part et d'autre du front (cf. [figure 2.13](#)). Pour identifier l'affleurement en surface des isohalines caractérisant le front, j'utilise la salinité absolue de surface [g/kg] extraite des données du TSG.

L'application du modèle de mélange gaussien (cf. [section 2.2](#)) à la distribution de salinité de surface permet de replacer dans un contexte Lagrangien les données (cf. Question 1, [section 2.2](#)) en identifiant deux masses d'eau distinctes séparées par le front F ([figure 4.1](#)) :

- masse d'eau A plus salée au nord du front ;
- masse d'eau B plus douce au sud du front.

F est représenté par un nombre limité de mesures le long des CFT, en raison de la traversée du gradient. Les histogrammes superposés des données collectées aux LS (*Lagrangian stations*, LS) montrent que A2, B2 et F2 ont correctement ciblé les masses d'eau A et B et le front F, permettant ainsi un échantillonnage fidèle. En particulier, la station F2, en dérivant au sein du front, a permis de collecter un nombre important de mesures dans F, dont la signature en salinité est clairement distincte de celle des stations A2 et B2. Une signature particulière de salinité sur les CFT avec une valeur de 38,38 g/kg suggère cependant qu'une masse d'eau a pu être advectée horizontalement à l'intérieur du front par convergence.

Les cartes des diagnostics Lagrangiens illustrent clairement les progrès apportés par SWOT dans la détection des structures frontales à fine-échelle, en comparaison aux diagnostics antérieurs fondés sur les produits satellites plus conventionnels comme DUACS 2023 ([figure 4.2c,d](#)).

D'après ces cartes à haute-résolution, les observations *in situ* et les travaux qui ont suivi la campagne, la masse d'eau A représente une région cyclonique hétérogène tandis que la masse d'eau B est définie par un anticyclone plus homogène (ROLLAND et al., 2025). D'un

point de vue biogéochimique, le front joue un rôle structurant majeur dans la distribution de la chlorophylle, séparant les eaux A plus riches en chlorophylle des eaux B plus pauvres (cf. sous-section 2.1.3, figure 2.14). Ainsi, le front ne constitue pas seulement une zone de transition physique, mais également une zone de transition biologique.

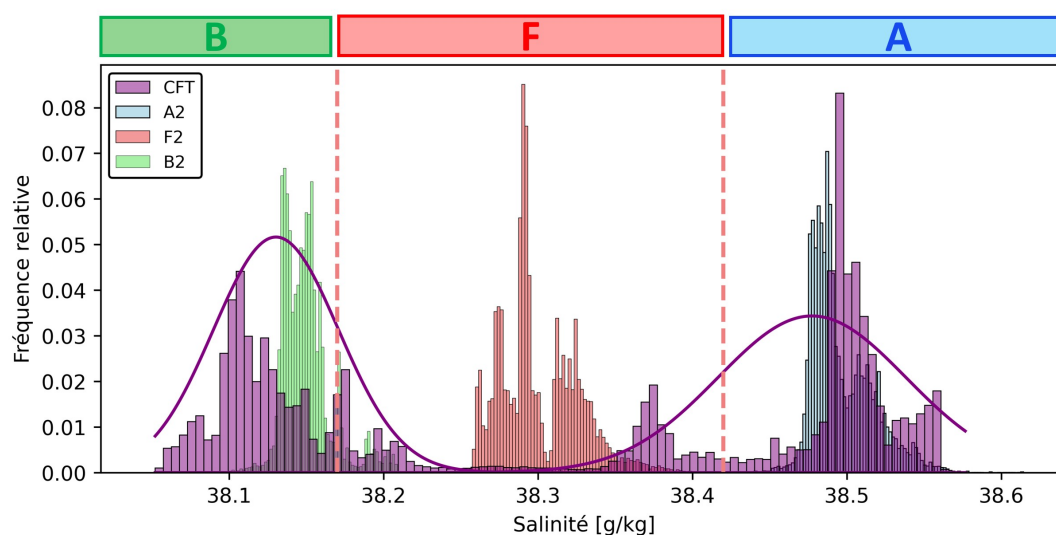


FIGURE 4.1. – Distribution de la salinité absolue *in situ* le long des CFT (barres violettes) et durant les stations A2 (barres bleues), F2 (barres rouges) et B2 (barres vertes). La largeur des barres est ajustée pour refléter le plus grand nombre de données collectées durant les LS. La courbe violette représente la distribution de la salinité ajustée à partir du GMM, le long des CFT. Les lignes verticales pointillées indiquent les valeurs de salinité aux limites du front F, correspondant aux bornes inférieure (38,42 g/kg) et supérieure (38,17 g/kg) de l'intervalle de confiance à 1σ des distributions gaussiennes associées aux masses d'eau A et B.

La distribution spatiale des régions A, F et B est en accord avec les structures hydrodynamiques de fine-échelle révélées par les diagnostics Lagrangiens (FTLE et longitude advectée (figure 4.2), calculés à partir des produits altimétriques intégrant les données SWOT (cf. tableau 2.1). Ces champs montrent notamment un déplacement ouest-est, cohérent avec les trajectoires et vitesses horizontales des bouées dérivantes et les vitesses horizontales mesurées par l'ADCP de coque (figure 4.3). En particulier, les bouées dérivantes révèlent en surface un courant frontal convergent vers l'est caractérisé par une vitesse moyenne de 30 cm s^{-1} et des intensifications locales jusqu'à environ 70 cm s^{-1} .

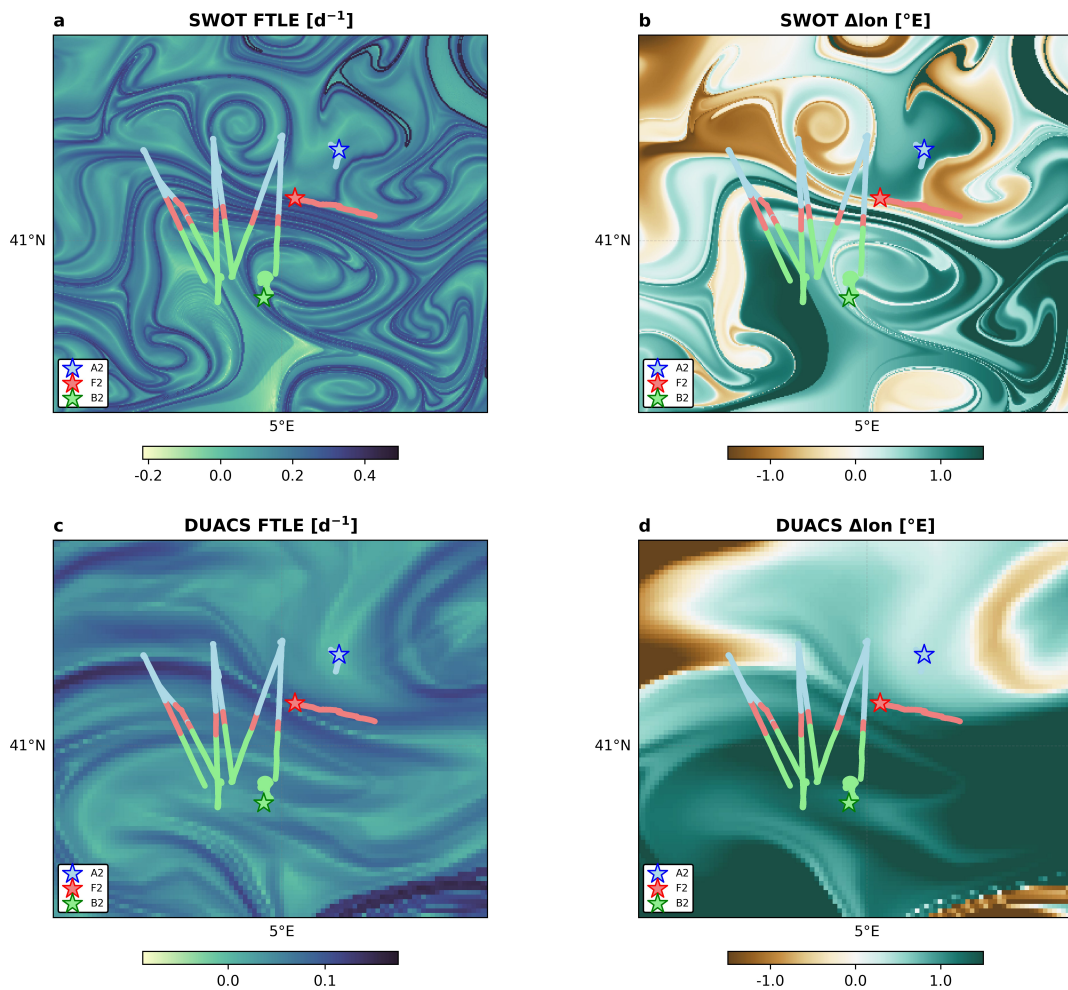


FIGURE 4.2. – Champs Lagrangiens de la région d'étude au 5 mai 2023. **a** et **b** représentent respectivement les cartes des FTLE et de longitude advectée du produit VarDyn dérivée de SWOT (cf. [tableau 2.1](#)). **c** et **d** représentent respectivement les cartes des FTLE et de longitude advectée dérivée du produit DUACS 2023 (avant SWOT, cf. [tableau 2.1](#)). À l'échelle du front identifié pendant BioSWOT-Med ($\sim 10 km$), les produits Lagrangiens issus des données DUACS 2023 ne présentent pas une résolution suffisante pour le détecter avec précision. Les couleurs sur les CFT sont la projection géographique des résultats du GMM ([figure 4.1](#)). Les LS sont également représentées avec une étoile marquant leur point de départ.

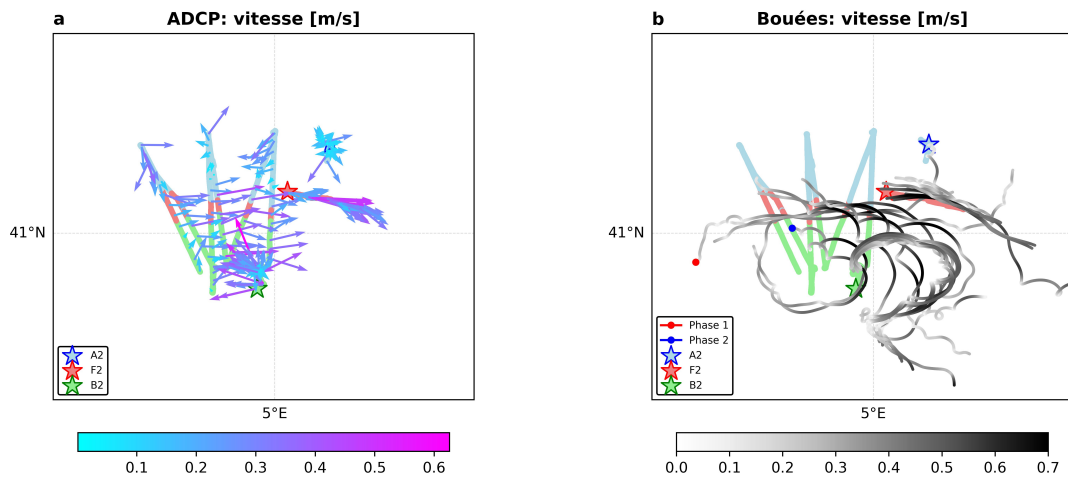


FIGURE 4.3. – Vitesses horizontales de surface. **a** Direction et intensité des courants horizontaux mesurés par l'ADCP de coque (150 kHz) à 15 m de profondeur. **b** Trajectoires des bouées dérivantes lâchées durant la phase 1 (23 - 26 avril) et la phase 2 (29 avril - 7 mai).

À partir des trajectoires des dérivants, la vorticité, qui décrit la tendance rotationnelle des particules fluides, et la déformation, qui caractérise la déformation du fluide par étirement et cisaillement, ont été calculé selon la méthode de MOLINARI et KIRWAN JR (1975) pour les LS F2 et B2. La région F2 est caractérisée par une vorticité positive et une forte déformation horizontale, avec des vitesses horizontales de surface maximales atteignant $0,8 \text{ m/s}$ (figure 4.4). Cela est cohérent avec son identification comme zone frontale et contraste fortement avec les estimations de déformation et de vorticité dans la région B. Dans cette dernière, le tourbillon anticyclonique cohérent (B2) est, comme attendu, caractérisé par une vorticité relative négative et une faible déformation, et présente des vitesses horizontales de surface maximales allant jusqu'à $0,6 \text{ m/s}$.

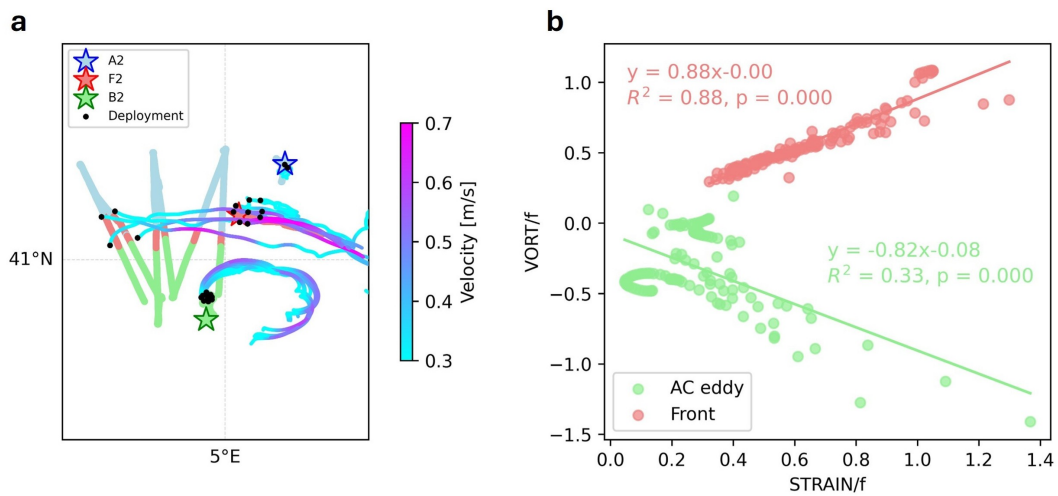


FIGURE 4.4. – **a** Trajectoires des bouées dérivantes déployées le long du front et du tourbillon anticyclonique pour la période du 23 avril au 7 mai 2023. Les points noirs indiquent les positions de déploiement, tandis que la barre de couleur représente la vitesse horizontale. **b** Vorticité et déformation normalisées (relatives au paramètre de Coriolis) dérivées des trajectoires des bouées dérivantes collectées les 5, 6 et 7 mai à l'intérieur du front F et dans la région B.

4.1.2. Structure verticale en subsurface

Les profils MVP de température, salinité et fluorescence montrent que le front influence également la structure verticale de la colonne d'eau (figure 4.5). La fluorescence révèle une variabilité du maximum de chlorophylle en subsurface (*subsurface chlorophyll maximum*, SCM), qui varie entre 20 et 80 m selon la position le long des CFT. Dans la masse d'eau A (plus salée), le DCM est situé plus près de la surface que dans la masse d'eau B. Il est observé, aux alentours de 150 km, 200 km, 300 km et 350 km le long des CFT, des approfondissements localisés du DCM, accompagnés d'une intensification ponctuelle du signal de fluorescence.

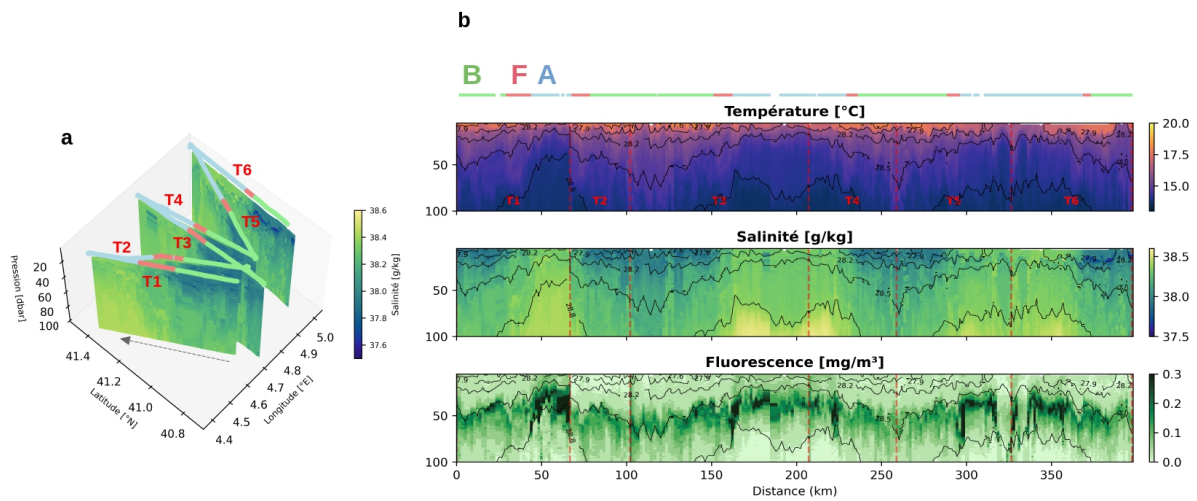


FIGURE 4.5. – Profils verticaux du MVP le long des CFT. **a** Profils verticaux 3D de salinité jusqu'à 100 m de profondeur. **b** Profils verticaux de température, salinité et fluorescence. L'axe des abscisses représente la distance parcourue par le navire entre le début et la fin des CFT. Les barres verticales rouge représente les transect de T1 à T6. La classification des régions A (en bleu), F (en rouge) et B (en vert) est également représentée.

Enfin, les profils verticaux de nutriments (nitrate et phosphate) mesurés lors des LS montrent des conditions très oligotrophes en surface, avec des concentrations en phosphate particulièrement faibles, inférieures à la limite de détection des instruments (figure 4.6). En parallèle, les travaux en cours de Joel et al. montrent des gradients de concentration plus marqués et une nitracline plus superficielle dans la région cyclonique A, et des gradients plus faibles accompagnés d'une nitracline plus profonde dans le tourbillon anticyclonique B. Cela corrobore l'observation d'une productivité plus élevée et des SCM moins profonds dans A, où la production primaire est favorisée par une plus grande disponibilité en nutriments.

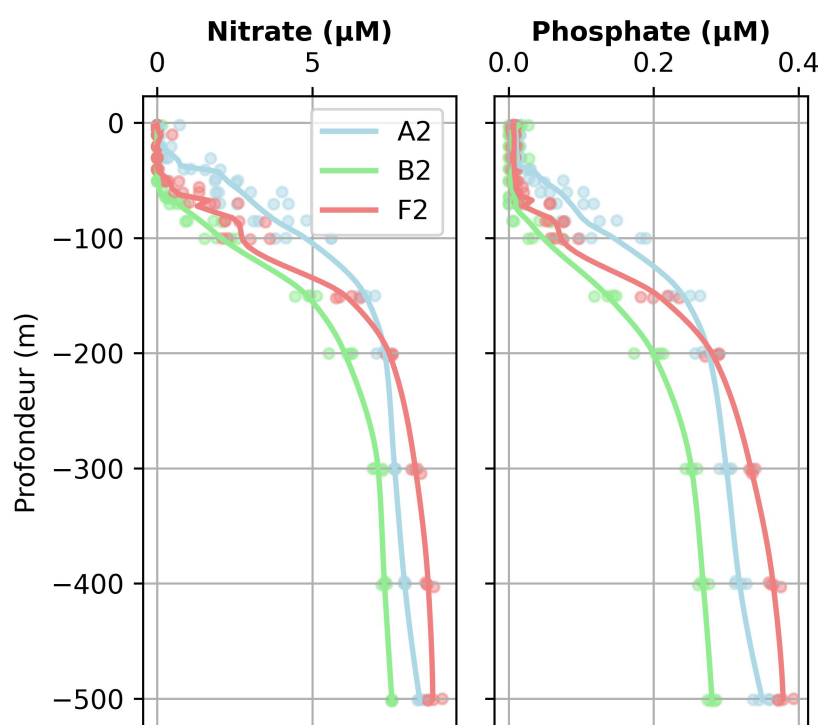


FIGURE 4.6. – Profils verticaux de la concentration de phosphate et de nitrate [μM] pour chaque LS. Un point correspond à un replicat (4 par profondeur), la courbe représente la moyenne lissée et interpolée pour chaque LS. Ces profils intègrent les données de phosphate et de nanophosphate (mesuré par méthode plus sensibles) : si la concentration en phosphate est inférieure à la limite de quantification, la valeur de nanophosphate est utilisée si disponible.

En résumé, F est défini comme un front halin témoignant de la variabilité à fine-échelle du NBE, séparant une région cyclonique plus productive (A) d'une région anticyclonique moins productive (B). Il est donc identifié par un gradient de salinité et de chlorophylle, une circulation orientée vers l'Est avec une intensification locale des vitesses horizontales. Les régions échantillonnées durant les LS correspondent d'un point de vue physique à celles échantillonnées durant les CFT, ce qui permet dans la suite d'utiliser le jeu de données plus conséquent des LS pour étudier les régions A, F et B ciblées.

4.2. Communautés phytoplanctoniques de la zone frontale

Cette section repose principalement sur les données acquises lors de l'échantillonnage Lagrangien des régions A, F et B (pendant les LS), et est complétées par les données issues de

l'échantillonnage Eulérien de ces régions (pendant les CFT).

4.2.1. Composition et structure des communautés

Caractéristiques et distribution des PFT

L'analyse *in situ* en temps quasi réel des données issues de la cytométrie en flux automatisée a permis d'identifier et de suivre à haute-résolution la distribution de surface de 7 types fonctionnels de phytoplancton (cf. [sous-section 2.1.3](#), [figure 2.10](#)).

L'abondance est convertie en biomasse selon la méthode décrite dans la [sous-section 2.1.3](#) ([équation 2.2](#), [équation 2.4](#), [équation 2.5](#)). La relation entre le diamètre des billes et le signal FWS devient plus significative lorsque les billes sont regroupées par classe de taille et que la régression est calculée pour chacune de ces classes (FELIP et al., 2007, [figure 4.7](#)). Cela fournit ainsi deux ensembles de coefficients β_0 et β_1 : pour les petites cellules (OraPicoProk, HflrPico et RedPico) et pour les plus grandes cellules (HfNano et RedNano, HflrNano et HsNano) ([tableau 4.1](#)).

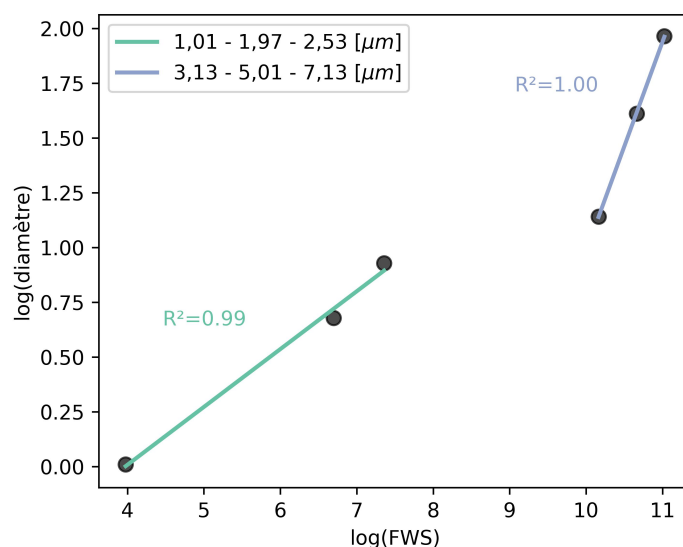


FIGURE 4.7. – Relation log-log entre le signal FWS moyen et le diamètre des billes pour trois classes de taille. Les droites représentent la régression linéaire dans l'espace log-log pour chaque classe, et les valeurs de R^2 sont indiquées au-dessus de chaque droite. A noter que lorsque les petites particules traversent le laser, leur taille est estimée par l'amplitude maximale du signal de diffusion avant (FWS max.) tandis que pour les plus grandes, le signal est étalé dans le temps et la taille est estimée par l'aire sous la courbe du FWS (FWS total).

La figure [figure 4.8](#), la figure [figure 4.9](#) et le [tableau 4.2](#), présentent, pour chaque LS, les

TABLEAU 4.1. – Coefficients de la relation allométrique entre le volume des billes de sicile et le biovolume pour la BioSWOT-Med.

Classe de tailles	β_0	β_1
Petites cellules (OraPicoProk, HflrPico, RedPico)	-1,0484	0,2641
Cellules intermédiaires (HfNano, RedNano)	-2,1678	0,4237
Grandes cellules (HflrNano, HsNano)	-8,5691	0,9553

variables de fluorescence et de diffusion utilisées pour la classification en PFT et celles permettant la conversion de l'abondance en biomasse carbonée.

Globalement, des différences d'au moins un ordre de grandeur sont observées entre les PFT pour l'ensemble des variables mesurées, traduisant une large diversité en termes de forme (SWS), de taille (FWS, ESD, biovolume) et de contenu en pigments photosynthétiques (FLR, FLO). Un déséquilibre marqué de l'abondance est également observé, avec une dominance attendue des *Synechococcus* (OraPicoProk) ($> 10^4 \text{ cell mL}^{-1}$), suivie par les RedPico et RedNano ($\sim 10^3 \text{ cell mL}^{-1}$), puis par les groupes plus rares (HflrPico, HflrNano, HfNano, HsNano) avec des abondances de l'ordre de $10^2 \text{ cell mL}^{-1}$. Dans la suite, les groupes OraPicoProk, RedPico et RedNano sont qualifiés de « majoritaires », tandis que les groupes HflrPico, HflrNano, HfNano et HsNano sont qualifiés de « minoritaires ».

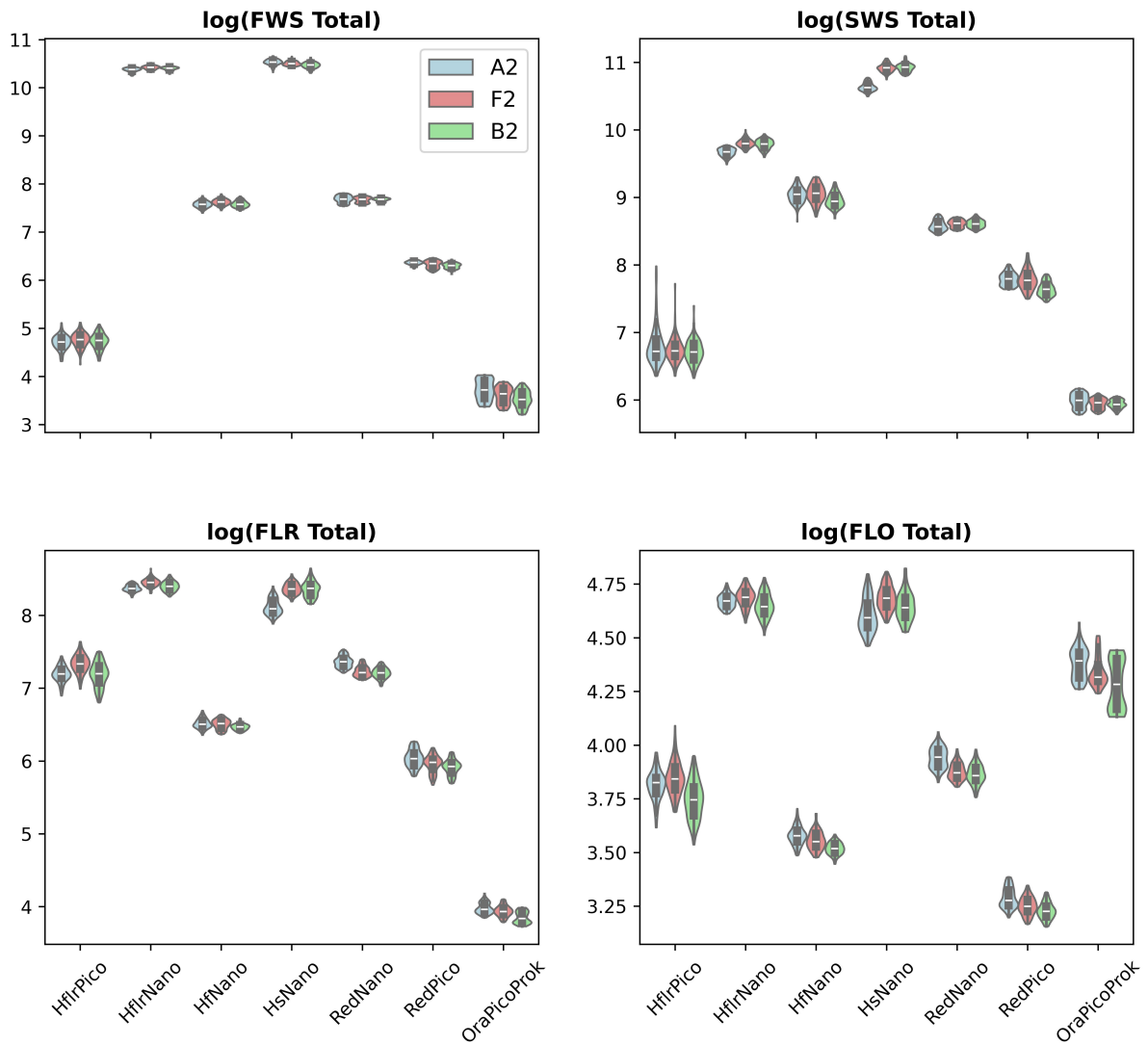


FIGURE 4.8. – Diagrammes en violon des variables optiques mesurées par cytométrie pour les stations A2, F2 et B2. Les PFT sont classées par ordre croissant d'abondance. Les valeurs sont exprimées en log en raison des grandes différences d'ordre de grandeur entre les PFT.

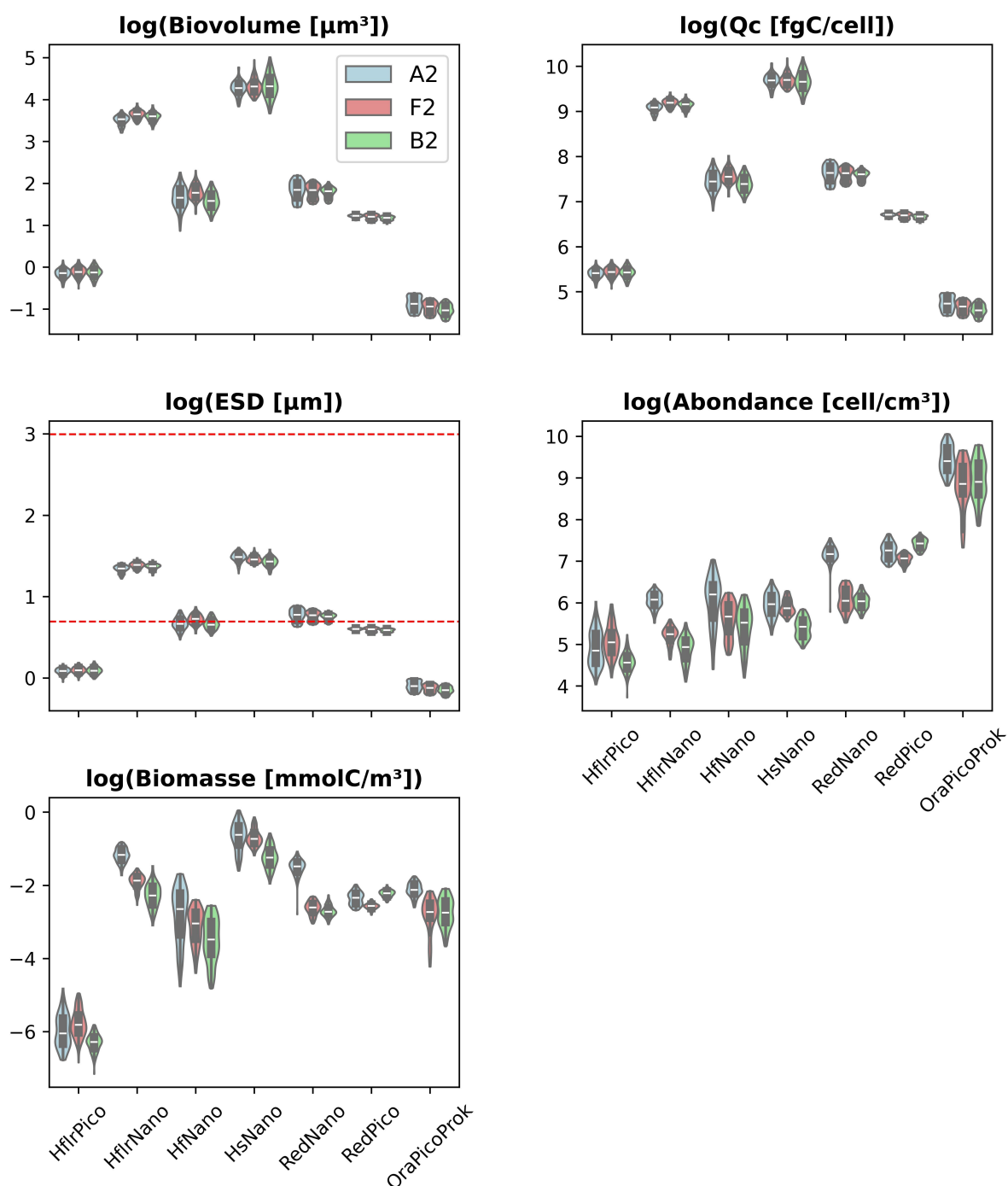


FIGURE 4.9. – Même figure que [figure 4.8](#) mais pour les variables dérivées de la cytométrie. Les traits rouge sur la figure de l'ESD représentent les limites à 2 et 20 μm utilisées pour distinguer les groupes de pico- et nanophytoplancton. Les HfNano se situent à la frontière entre le pico- et le nanophytoplancton. Ils sont classés comme nano-phytoplancton car leur signal FWS dépasse la valeur seuil de 10^4 , définie comme limite entre pico et nano ([figure 2.10](#)).

Chapitre 4. Communautés phytoplanctoniques frontales : cas d'étude du front Nord-Baléares

TABLEAU 4.2. – Moyennes (\pm écart-type) par PFT et par région du biovolume (biov, μm^{-3}), du contenu en carbone (Qc, $fgC\ cell^{-1}$, du diamètre sphérique équivalent (ESD, μm), de l'abondance (ab, $cell\ cm^{-3}$) et de la biomasse (biom, $mmolC\ m^{-3}$). Les valeurs maximales et minimales de chaque variable sont représentées respectivement en rouge et bleu.

PFT	Variable	A2	F2	B2
OraPicoProk	biov	0.424 \pm 0.070	0.386 \pm 0.052	0.363 \pm 0.048
	Qc	115.917 \pm 17.990	106.024 \pm 13.572	99.999 \pm 12.574
	ESD	0.909 \pm 0.053	0.881 \pm 0.041	0.861 \pm 0.039
	ab	13275.612 \pm 4198.940	7877.047 \pm 3680.581	8702.926 \pm 4120.025
	biom	0.123 \pm 0.022	0.066 \pm 0.024	0.069 \pm 0.026
HflrPico	biov	0.864 \pm 0.099	0.901 \pm 0.105	0.884 \pm 0.111
	Qc	222.836 \pm 23.952	231.862 \pm 25.449	227.963 \pm 27.104
	ESD	1.084 \pm 0.043	1.098 \pm 0.044	1.094 \pm 0.049
	ab	149.614 \pm 65.843	171.970 \pm 67.583	98.966 \pm 22.820
	biom	0.003 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.002 \pm 0.000
RedPico	biov	3.391 \pm 0.125	3.308 \pm 0.218	3.232 \pm 0.155
	Qc	816.700 \pm 28.783	797.861 \pm 50.207	781.020 \pm 35.718
	ESD	1.820 \pm 0.028	1.806 \pm 0.047	1.794 \pm 0.034
	ab	1421.580 \pm 285.069	1160.322 \pm 132.035	1671.851 \pm 204.048
	biom	0.096 \pm 0.017	0.077 \pm 0.006	0.108 \pm 0.010
HfNano	biov	5.405 \pm 1.380	6.092 \pm 1.076	4.977 \pm 1.021
	Qc	1751.464 \pm 380.355	1958.245 \pm 301.262	1650.633 \pm 291.010
	ESD	1.954 \pm 0.145	2.058 \pm 0.125	1.941 \pm 0.125
	ab	479.822 \pm 241.640	290.835 \pm 107.916	247.670 \pm 104.425
	biom	0.074 \pm 0.045	0.048 \pm 0.020	0.036 \pm 0.019
RedNano	biov	6.409 \pm 1.332	6.172 \pm 0.988	5.954 \pm 0.731
	Qc	2083.989 \pm 379.680	2016.538 \pm 282.852	1955.129 \pm 207.445
	ESD	2.166 \pm 0.158	2.138 \pm 0.120	2.112 \pm 0.086
	ab	1316.530 \pm 226.197	451.596 \pm 118.243	420.324 \pm 74.496
	biom	0.225 \pm 0.043	0.074 \pm 0.013	0.068 \pm 0.011
HflrNano	biov	33.468 \pm 3.802	38.307 \pm 3.748	36.115 \pm 3.789
	Qc	8731.982 \pm 881.836	9813.169 \pm 844.020	9325.381 \pm 844.587
	ESD	3.808 \pm 0.168	3.985 \pm 0.147	3.910 \pm 0.143
	ab	431.659 \pm 76.939	186.226 \pm 36.043	137.905 \pm 39.432
	biom	0.313 \pm 0.059	0.151 \pm 0.027	0.107 \pm 0.032
HsNano	biov	73.029 \pm 12.990	76.458 \pm 15.218	78.371 \pm 22.813
	Qc	16262.619 \pm 2366.457	16403.348 \pm 2423.612	16191.965 \pm 3551.536
	ESD	4.414 \pm 0.250	4.317 \pm 0.189	4.163 \pm 0.236
	ab	398.300 \pm 109.295	373.098 \pm 70.016	225.186 \pm 52.525
	biom	0.549 \pm 0.192	0.509 \pm 0.118	0.301 \pm 0.088

La [figure 4.10](#) illustre la biomasse totale estimée par cytométrie en flux ainsi que la salinité en fonction du temps, pour les CFT et les LS. Au cours du temps, la biomasse totale est toujours plus élevée et plus variable dans la masse d'eau A, plus salée, que dans le front F et la masse d'eau B, plus douce. La biomasse totale dans la région F est toujours intermédiaire sur les CFT, mais les séries temporelles des LS montrent qu'elle est plus proche de celle de la région B. Enfin, la biomasse totale est plus élevée durant la couronne que durant les LS ([figure 4.10](#)). Cette différence peut-être liée à un épisode de tempête qui s'est produite entre la période des CFT et des LS (ROLLAND et al., 2025). Cette question est traitée dans la partie IV.5.

La station A2 présente en moyenne les valeurs de biomasse les plus élevées, à l'exception des RedPico, plus importants en B2, et des HflrPico, plus importants en F2 ([tableau 4.2](#)). Il est également notable que, dans la zone frontale, les *Synechococcus* (OraPicoProk) et RedPico présentent des valeurs moyennes minimales en abondance et biomasse (valeurs en bleu dans le [tableau 4.2](#)). Par ailleurs, durant BioSWOT-Med, d'après les données de chlorophylle ([figure 4.5](#)) et de cytométrie présentées ici, le front n'est pas associé en surface à une production de biomasse intensifiée comme il est souvent attendu.

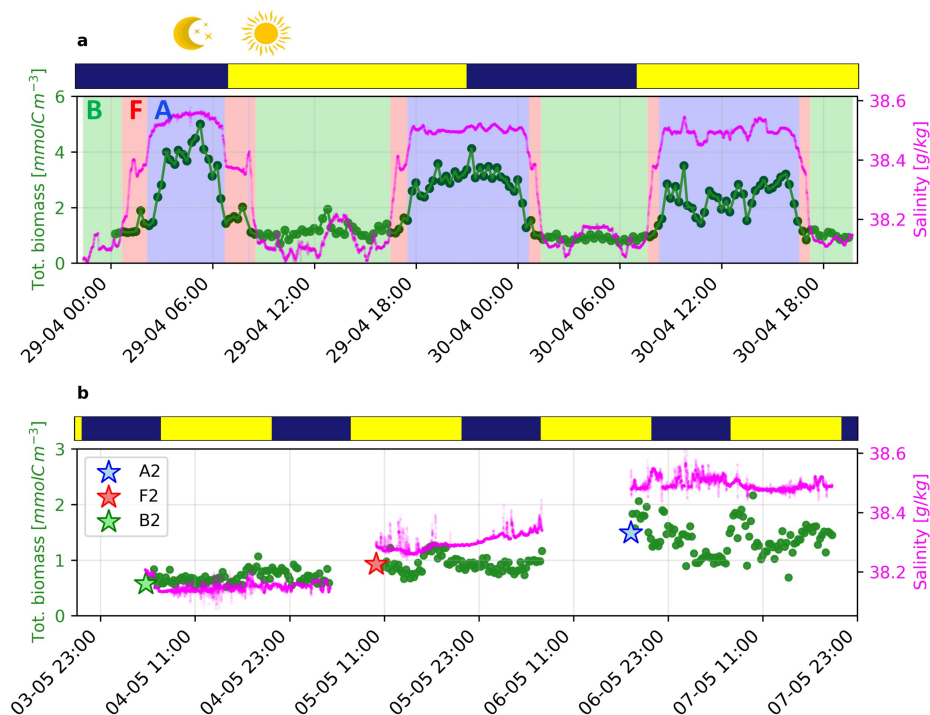


FIGURE 4.10. – Séries temporelles de la biomasse totale mesurée par cytométrie et de la salinité mesurée par le TSG. **a** Le long des CFT, les couleurs de fond représentent les trois régions : A (bleu), F (rouge) et B (vert). **b** Durant les LS, les étoiles indiquent leur point de départ.

La transition spatiale de biomasse entre A à B, corrélée à la salinité, est également observée à

l'échelle de chaque PFT, qui présentent systématiquement une biomasse plus élevée dans A que dans B, à l'exception du PFT RedPico qui pour les LS uniquement affiche une biomasse plus élevée dans B2 que dans A2 (figure 4.11, figure 4.12, tableau 4.2).

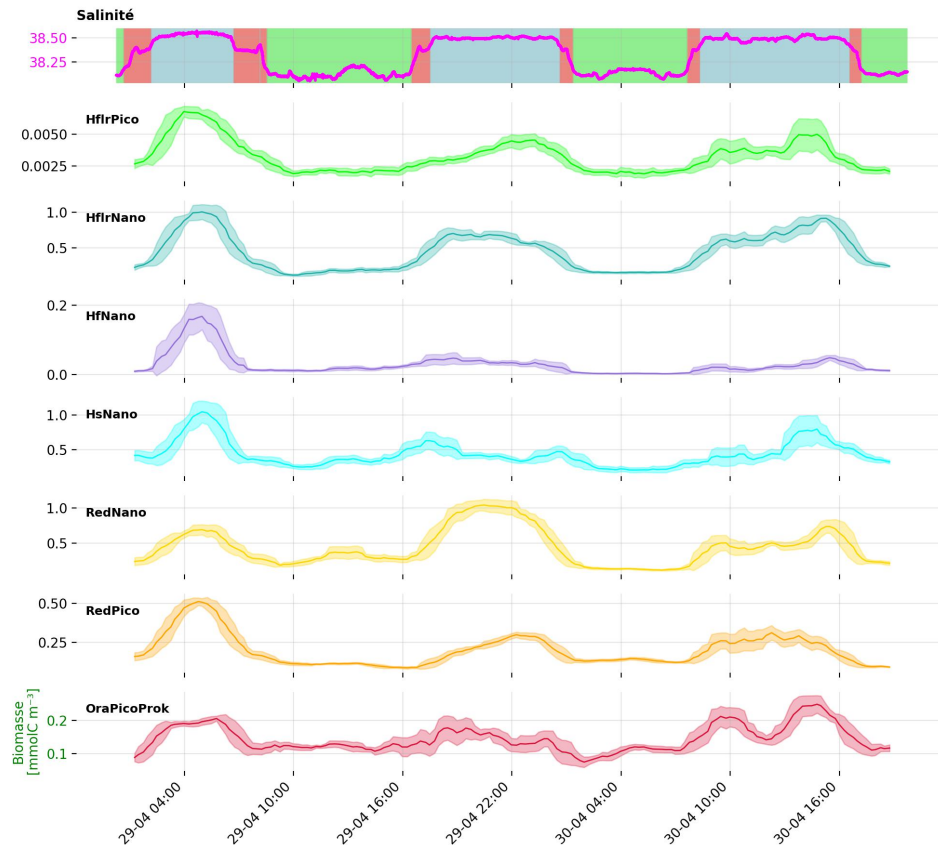


FIGURE 4.11. – Séries temporelles de la biomasse des PFT le long des CFT. Les courbes représentent une moyenne mobile calculée sur une fenêtre de 8 heures. L'intervalle de confiance à 95% est représenté par une zone ombrée. La classification en régions A, F et B, ainsi que la série temporelle de la salinité, sont également représentées.

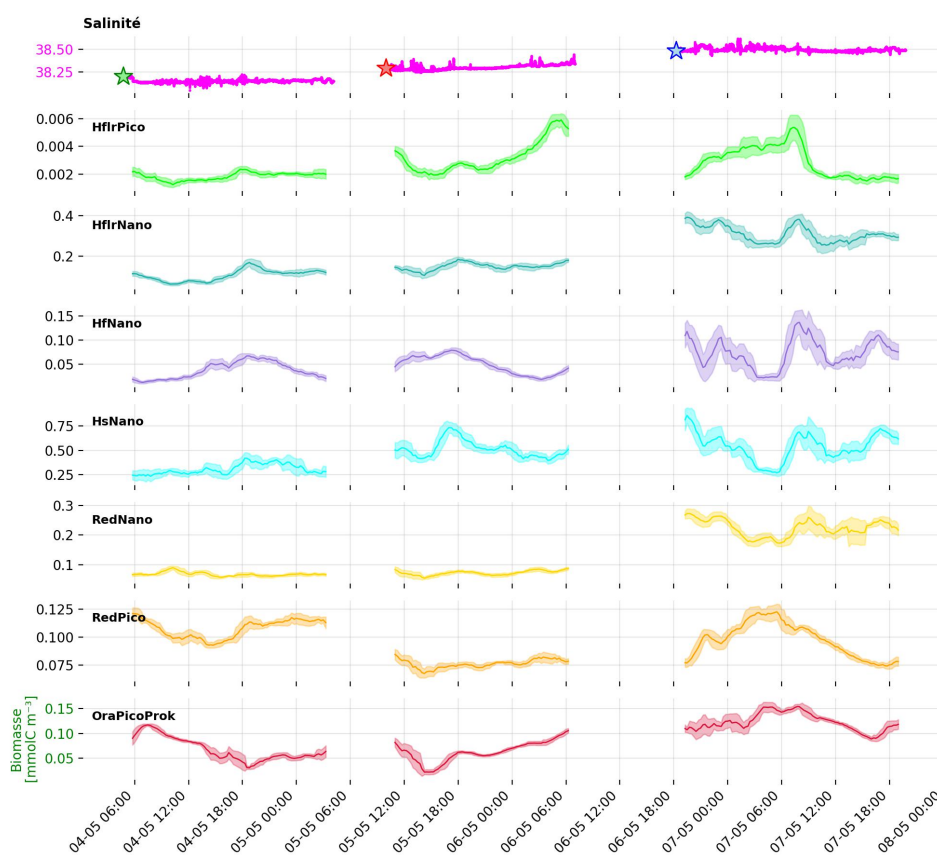


FIGURE 4.12. – Même figure que figure 4.11 mais pour les LS. Les étoiles marquent le début de chaque station.

Pour résumer, les résultats présentés ici mettent en évidence trois informations majeures :

1. des différences physiologiques existent entre les PFT majoritaires et minoritaires (figure 4.8, figure 4.9) ;
2. la distribution de la biomasse, qu'elle soit totale ou individuelle, est fortement structurée par la régionalisation, avec des dynamiques distinctes entre A, F et B (figure 4.10, figure 4.11). Cela est cohérent avec les biorégions dites « bloom » et « no bloom » (cf. sous-section 1.4.2) associées, ici, respectivement aux régions A et B ;
3. en surface le front n'est pas associé à une augmentation de biomasse (figure 4.12).

4.2.2. Description des PCT

Dans le chapitre précédent, une transition de communauté phytoplanctonique est définie comme un changement spatial ou temporel de la composition relative des PFT. Ici, la

distribution de la biomasse relative des PFT met en évidence des transitions spatiales de communautés phytoplanctoniques (PCT spatiales) entre les régions A, E, et B (figure 4.13). Le front se distingue par une composition marquée par une contribution relative plus forte des HsNano, HfNano, et dans une moindre mesure HflrPico par rapport aux masses d'eau A et B (figure 4.13). Ces transitions de communautés sont également illustrées sur les séries temporelles de biomasse relative individuelle le long des CFT (PCT spatiales, figure 4.14) et au sein des LS (PCT temporelles, figure 4.15).

Chapitre 4. Communautés phytoplanctoniques frontales : cas d'étude du front Nord-Baléares

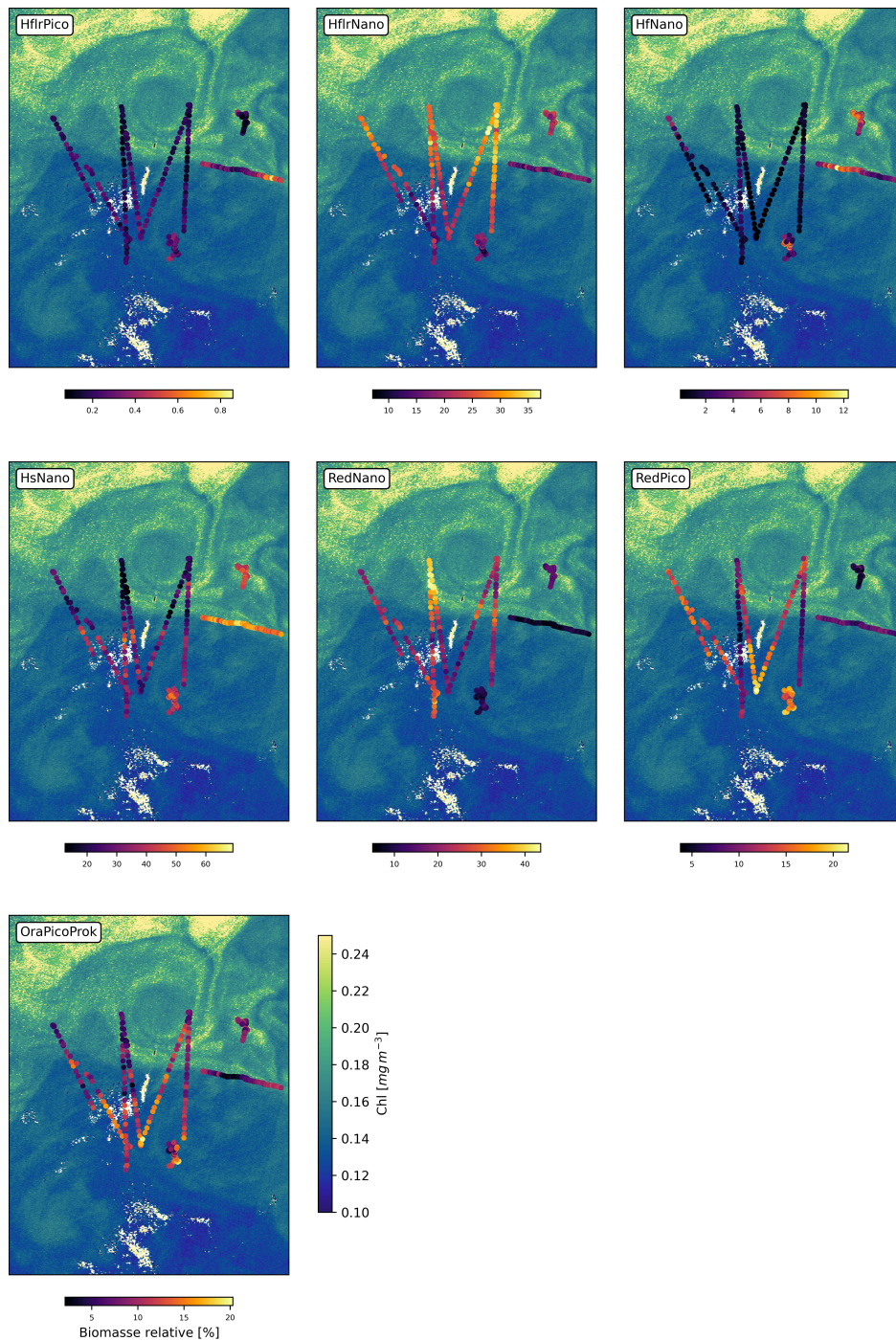


FIGURE 4.13. – Cartes de la biomasse relative des 7 PFT le long des CFT et durant les LS, superposées à la chlorophylle-a de la zone le 5 Mai 2023 (date de la station F2) estimée par SENTINEL-3 (cf. [tableau 2.1](#)).

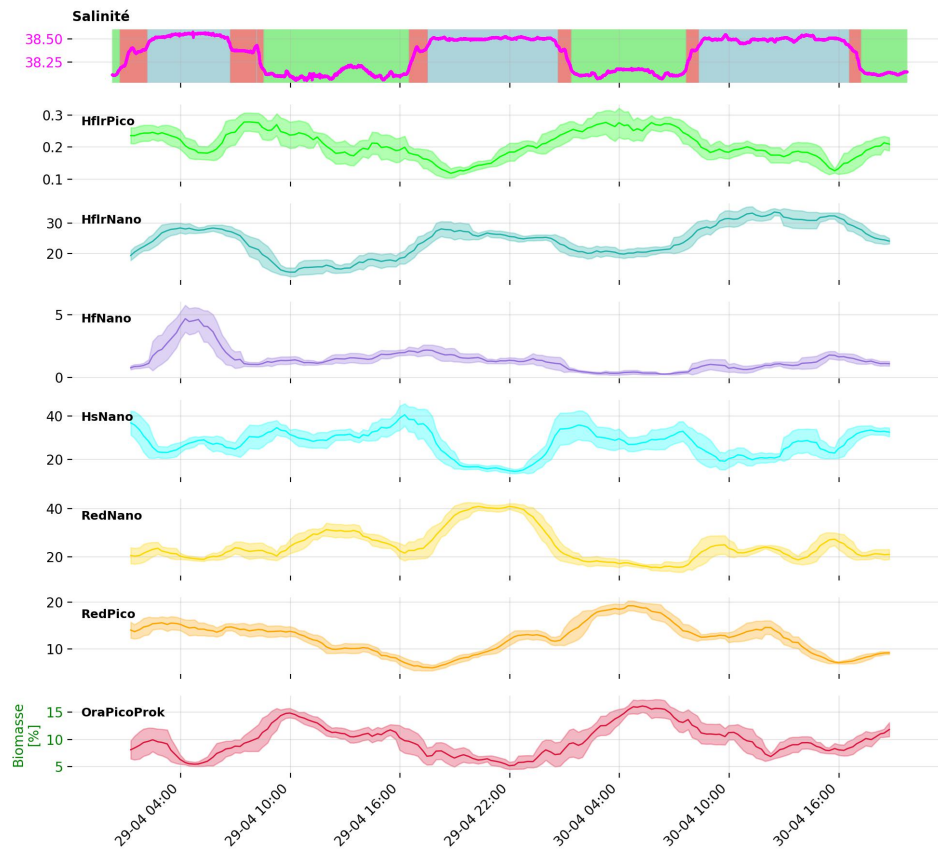


FIGURE 4.14. – PCT spatiales. Séries temporelles de la biomasse relative des PFT le long des CFT. Les courbes représentent une moyenne mobile calculée sur une fenêtre de 8 heures. L'intervalle de confiance à 95% est représenté par une zone ombrée. La classification en régions A, F et B, ainsi que la série temporelle de la salinité, sont également représentées.

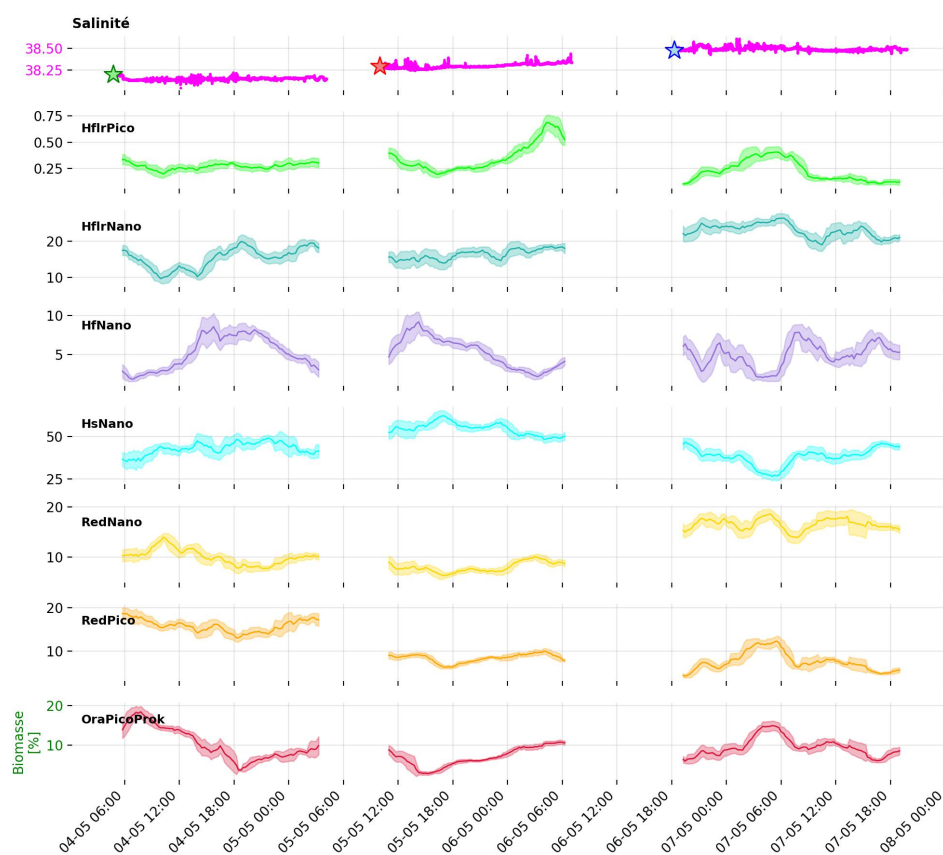


FIGURE 4.15. – Même figure que figure 4.14 mais pour les LS de B2 à A2. Les étoiles marquent le début de chaque stations.

Les PCT spatiales apparaissent à l'échelle des masses d'eau, avec des dynamiques opposées entre certains PFT (figure 4.14). Par exemple, les *Synechococcus* (OraPicoProk) sont moins représentés dans A que dans B, à l'inverse des HflrNano. Ces transitions se produisent lors de la traversée du front, soulignant l'influence de la structuration physique sur la répartition des communautés, et donc le rôle du front comme zone de transition. Cela rappelle les observations de la campagne PROTEVSMED-SWOT, où la présence d'un front était également associée à un changement marqué de communautés (cf. chapitre 3). Pour les deux campagnes, la masse d'eau B (plus douce) présente une biomasse relative plus importante en picophytoplancton. Durant BioSWOT-Med, les grandes cellules (microphytoplancton) n'ont pas pu être détectées par cytométrie en flux dans le petit volume analysé car leur abondance était trop faible. Les analyses n'ont donc pas permis de savoir si la masse d'eau A présente une biomasse relative plus importante de Micro comme pour PROTEVSMED-SWOT. Toutefois, des PhytoNet et des bouteilles Niskin ont été déployés pour permettre une analyse complémentaire des communautés de microphytoplancton. Ces données sont discutées

dans la section IV.4.

Les PCT temporelles, jusqu'ici rarement documentées à haute-résolution dans les fronts de fine-échelle en milieu oligotrophe, apparaissent à l'échelle des masses d'eau et du front, avec des dynamiques opposées entre certains PFT (figure 4.15). Par exemple, à la station F2, la biomasse relative des *Synechococcus* (OraPicoProk) évolue en opposition avec celle des HflrNano. Ces résultats suggèrent que le front constitue un régime écologique distinct de celles des régions A et B.

La figure 4.16 montre en effet que les communautés présentent une structuration par région A, F, B similaire entre les CFT et les LS, avec une composition relative différente en fonction de la région. Certains PFT sont représentés en proportions intermédiaires dans le front par rapport à A et B (HflrNano, RedPico) tandis que d'autres sont représentés en plus grande proportion (HsNano et HflrPico) ou en plus faible proportion (RedNano et OraPicoProk pour les LS).

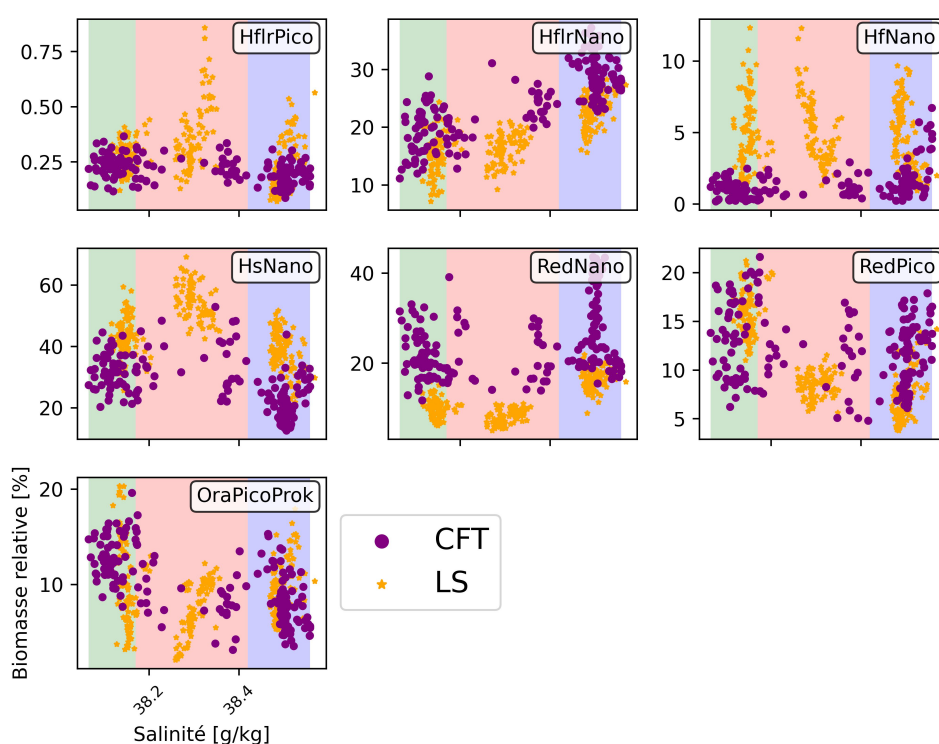


FIGURE 4.16. – Biomasse relative des 7 PFT en fonction de la salinité pour les CFT (points violets) et les LS (étoiles oranges).

Dans l'ensemble, ces observations suggèrent une structuration des communautés phytoplanctoniques différente dans les régions A, F et B, à la fois par la dynamique physique du front et par des relations contrastées entre PFT. Les résultats haute-résolution de la station

F2 sont particulièrement importants, car ils fournissent des informations clés sur les dynamiques propres à la zone frontale. L'analyse statistique des effets de la structuration physique sur la composition des communautés et les relations entre PFT est présentée dans la section suivante.

4.3. Analyses statistiques

Cette section, fondée sur l'analyse statistique du jeu de données multivariées issu des LS, vise à répondre de manière objective à la question suivante : « Existe-t-il une communauté frontale distincte ? » (cf. [section 2.2](#), question 2).

Dans un premier temps, une analyse est réalisée en regroupant les observations phytoplanctoniques par région A, F et B. Pour cela, la composition relative moyenne des PFT par LS est calculée et un test ANOSIM est appliqué pour tester statistiquement si les différences biologiques observées entre A2, F2 et B2, sont significatives ([section 2.2](#)).

Dans un second temps, l'analyse est conduite sans regrouper *a priori* les données biologiques selon les régions A, F et B, afin de laisser s'exprimer librement la variabilité biologique. Une analyse en composantes principales (PCA) est appliquée pour explorer l'existence d'une structuration biologique au sein du jeu de données et identifier les corrélations éventuelles entre les différents PFT (cf. [section 2.2](#)). Dans ce cadre, la salinité, le PAR, et la température sont utilisés comme variables supplémentaires pour l'interprétation des résultats, mais n'interviennent pas dans le calcul des composantes principales. En particulier, le PAR permet d'identifier l'impact potentiel du cycle cellulaire journalier.

4.3.1. Communautés A2, F2 et B2

La [figure 4.17](#) présente la composition relative moyenne des communautés des stations A2, F2 et B2. À partir de cette figure, quatre catégories de phytoplancton sont définies. La catégorie « *edge negative* » (E-) regroupe les PFT moins représentés dans F2 que dans A2 et B2, à savoir *OraPicoProk* et *RedNano*. La catégorie « *edge positive* » (E+) inclut les PFT plus représentés dans F2 que dans A2 et B2, tels que *HflrPico* et *HsNano*, ainsi que celui dont la proportion est équivalente dans les trois stations, à savoir *HfNano*. Enfin, les catégories « *transient* », T1 et T2, regroupent les PFT présentant une proportion intermédiaire dans F2 par rapport à A2 et B2 : T1 correspond à *HflrNano*, davantage représenté dans A2, et T2 à *RedPico*, davantage représenté dans B2. Ces variations de composition relative entre F2 et A2

et B2 indiquent que le front héberge une communauté phytoplanctonique distincte.

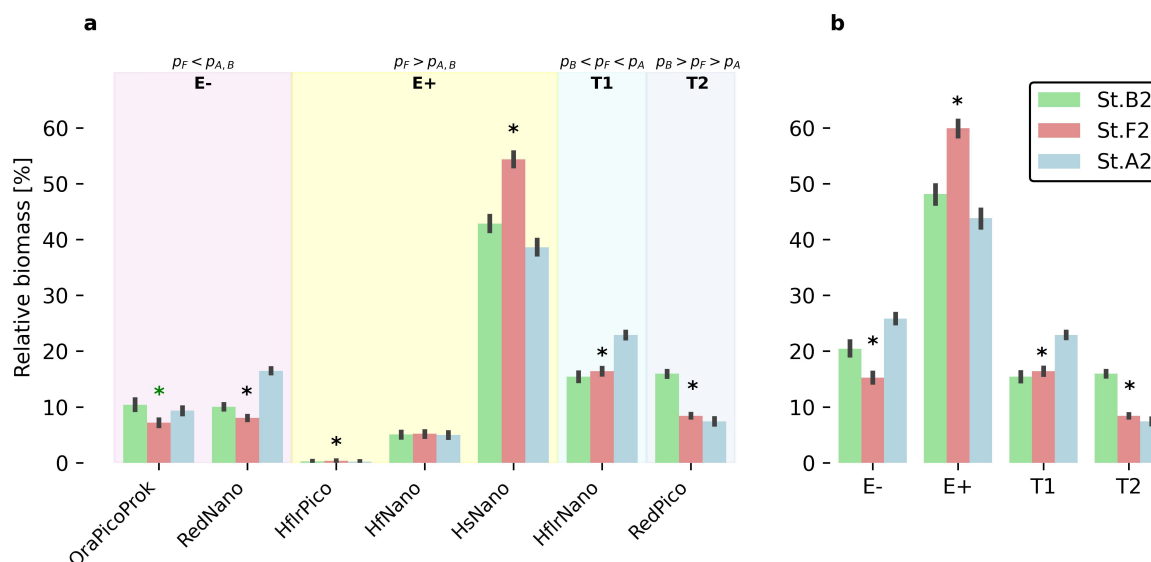


FIGURE 4.17. – Composition relative des communautés de A2, F2 et B2. **a** Composition en PFT. **b** Composition en catégorie E-, E+, T1 et T2. Un test de Mann-Whitney a été appliqué pour tester la significativité des différences entre F2 et A2 et entre F2 et B2 (section 2.2). Les étoiles noires indiquent une différence significative de biomasse relative à F2 par rapport à A2 et B2 ($p - value < 0,01$). L'étoile verte indique une différence significative à F2 uniquement par rapport à B2, pour le groupe OraPicoProk. L'absence d'étoile pour HfrrNano indique qu'il n'y a pas de différence significatives. Les barres d'erreur représentent l'intervalle à 95% de la moyenne.

La figure figure 4.18 présente la biomasse brute [$mmolC m^{-3}$] pour chaque PFT et chaque catégorie (E-, E+, T1, T2), en comparant la biomasse mesurée dans F2 (barre rouge) avec celle théorique dans le cas d'un mélange passif entre A2 et B2 (barre hachurée). Cette biomasse attendue est estimée à partir du rapport de mélange basé sur la salinité (traceur passif), défini comme suit :

$$\alpha = \frac{S_{F2} - S_{B2}}{S_{A2} - S_{B2}} \quad (4.1)$$

où S_i est la salinité moyenne des stations $i = A2, F2, B2$.

Le rapport de mélange α est égal à 0,44, valeur proche de 0,5 qui indique un mélange quasi conservatif (1 :1) entre les masses d'eau de A2 et B2.

Lorsque la biomasse observée dans F2 est inférieure à la biomasse théorique résultant du mélange (histogramme rouge plus petit que l'histogramme hachuré), cela suggère que les

PFT sont défavorisés par les conditions frontales, ce qui est le cas pour les groupes E-, T1 et T2. À l'inverse, pour les PFT de la catégorie E+, la biomasse observée dans F2 est comparable, voire supérieure à celle théorique, ce qui suggère qu'ils pourraient bénéficier de conditions locales qui leur seraient plus favorables. En résumé, les PFT de la catégorie E+ apparaissent comme les « gagnants » écologiques du front.

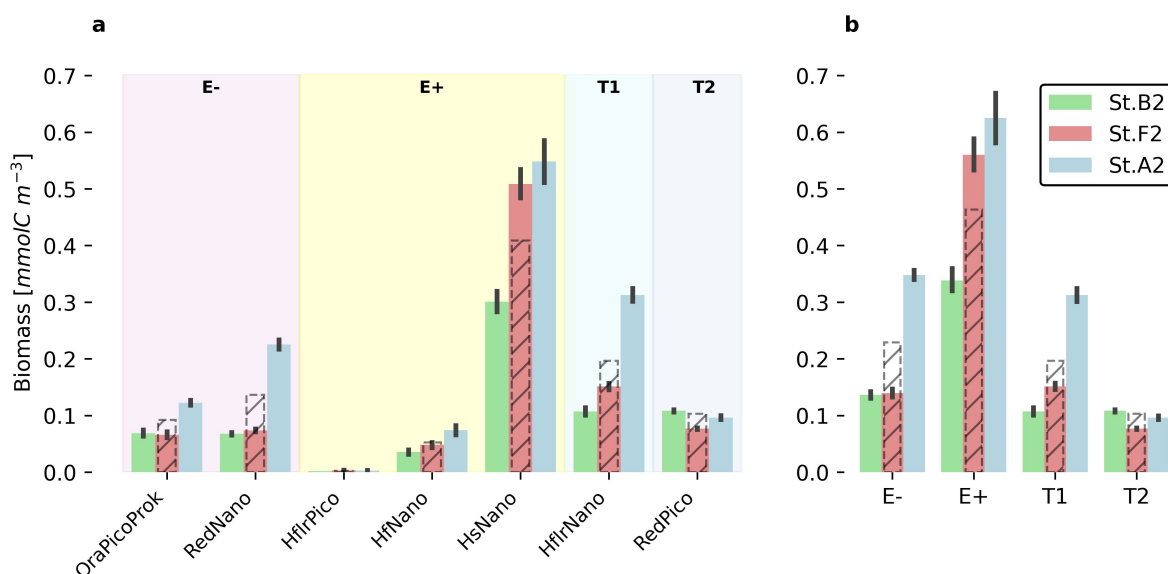


FIGURE 4.18. – Même figure que [figure 4.17](#) mais pour la biomasse brute [$mmol\ C\ m^{-3}$]. Les barres hachurées grises représentent la biomasse théorique dans le front sous mélange conservatif.

Afin de vérifier statistiquement l'existence de trois communautés relativement à A2, F2 et B2 un test d'ANOSIM est appliqué. Pour rappel, l'ANOSIM repose sur le calcul de la statistique R, qui compare les similarités entre les échantillons d'une même station à celles observées entre échantillons de stations différentes (cf. [section 2.2](#)). La statistique R est un coefficient qui compare la distance moyenne entre les stations (inter-station) et la distance moyenne à l'intérieur des stations (intra-station). Une valeur de R proche de 1 indique une forte similarité intra-station et une différenciation marquée inter-station.

Les résultats mettent en évidence des différences statistiques significatives ($R \gg 0$, p -value < 1‰) pour chacun des couples A2-B2, A2-F2, B2-F2, confirmant l'existence de trois communautés de phytoplancton distinctes et propres à chaque station ([figure 4.19](#)).

Comme attendu, la différence la plus marquée est observée entre les stations A2 et B2 ($R = 0,70$, p -value < 1), correspondant aux masses d'eau A et B séparées par le front. La différence entre F2 et A2 ($R = 0,70$, p -value < 1‰) est également forte, et plus importante que celle entre F2 et B2 ($R = 0,50$, p -value < 1‰).

L'existence de trois communautés distinctes, chacune associée à une région, vient d'être prouvée statistiquement. Une analyse SIMPER a été réalisée afin de quantifier la contribution relative de chaque PFT aux dissimilarités observées entre ces communautés (cf. section 2.2, question 3).

Les résultats de cette analyse sont présentés sur les diagrammes sectoriels de la figure 4.19. Les différences entre les stations A2 et B2 sont principalement expliquées par HflrNano (T1), RedPico (T2) et RedNano (E-), qui contribuent ensemble à 63% de la dissimilarité. Entre les stations F2 et A2, les groupes HsNano (E+), HflrPico (E+) et RedNano (E-) sont les principaux contributeurs, représentant 65% de la dissimilarité. Enfin, les différences entre F2 et B2 sont principalement expliquées par HsNano (E+), OraPicoProk (E-) et HflrPico (E+), qui cumulent 52% de la dissimilarité. Les HfNano, identifiés comme E+ dans les analyses précédentes, contribuent également de manière significative à la différenciation de F2 par rapport à A2 et B2, avec une contribution relative supérieure à 10%. Les PFT des catégories E- et E+ expliquent donc la singularité de la communauté frontale, tandis que ceux des catégories T1 et T2 expliquent les différences entre A et B.

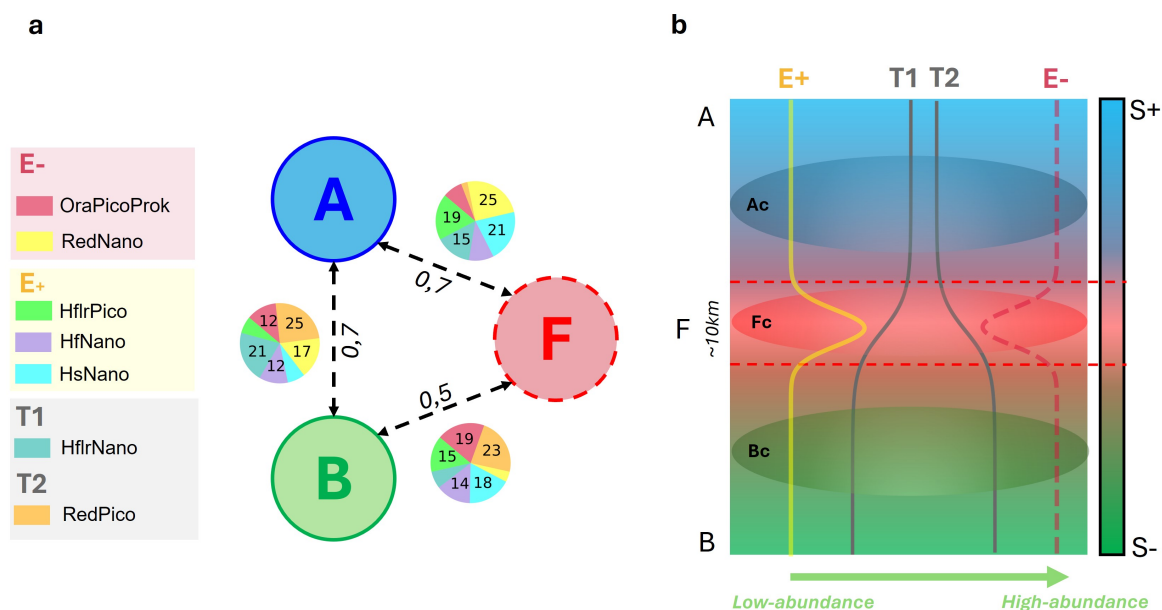


FIGURE 4.19. – Résultats des analyses statistiques ANOSIM (flèches noires) et SIMPER (diagramme en secteurs). Les valeurs de R issues de l'analyse ANOSIM sont indiquées sur les flèches noires. Les diagrammes sectoriels indiquent la contribution en pourcentage de chaque groupe phytoplanctonique aux différences entre les trois communautés.

4.3.2. Analyse en composante principale

Une PCA est réalisée à partir de la biomasse relative des 7 PFT, dans le but d'identifier les relations entre PFT dans les communautés A2, F2 et B2 (cf. [section 2.2](#)). La [figure 4.20](#) présente la projection des échantillons (calculé à partir de la biomasse relative) dans le plan défini par les deux premières composantes principales (représentant 70% de la variabilité du jeu de données), ainsi que le cercle de corrélation associé. De manière générale, deux communautés distinctes émergent le long de la dimension 1, séparant clairement la station A2 de la station B2, corrélées avec la salinité. La station F2 présente une structuration plus ambiguë : elle est proche de B2 sur la dimension 1, mais montre un léger décalage le long de la dimension 2, corrélé à la température. Le PAR ne représente pas une part importante de la variance du jeu de données.

Les PFT de la catégorie E- (OraPicoProk et RedNano) sont corrélés positivement à la dimension 1 tout comme la salinité. Cependant, OraPicoProk est négativement corrélé à la dimension 2 à l'inverse de RedNano et de la salinité.

Les PFT des catégories T1 et T2 présentent également des positionnements contrastés par rapport à la salinité : HflrNano (T1) est corrélé positivement à la salinité, tandis que RedPico (T2) est corrélé négativement.

Ces distinctions au sein des catégories E- et T1, T2 soulignent une distinction écologique entre elles et au sein des catégories par rapport au gradient environnemental que forme le front salin.

L'analyse du plan factoriel permet de conclure que :

- la station A2 est caractérisée par une augmentation relative des PFT RedNano et HflrNano ;
- tandis que la station B2 est caractérisée par une augmentation relative des PFT OraPicoProk et RedPico.

Certains PFT de la catégorie E+ (HsNano, HfNano) sont projetés du côté opposé aux PFT des catégories E- et T1 sur la dimension 1. HsNano et HfNano montrent une contribution importante aux deux premières composantes, suggérant un effet plus marqué sur la variance du jeu de données que HflrPico. Ainsi, le décalage de la station F2 sur la dimension 2 peut être interprété comme le reflet d'une communauté spécifique, caractérisée par HsNano et HfNano.

Pour compléter l'analyse, la [figure 4.21](#) présente les résultats de la PCA selon la première

et la troisième composante principale (représentant 55% de la variabilité du jeu de données). Contrairement à la projection précédente, cette configuration met en évidence une séparation nette de la station F2 par rapport aux stations A2 et B2, soulignant une signature communautaire propre à la zone frontale. Les PFT de la catégorie E+ (HsNano, HfNano, HflrPico), en particulier HflrPico, présentent une contribution importante à la troisième composante, corrélée à la salinité, à la température et/ou le PAR. Combiné aux résultats précédents, qui indiquent une contribution plus importante des E+ dans F2 (figure 4.17), cela reflète que cette catégorie est maintenue au sein du front en réponse aux forçages physiques environnementaux.

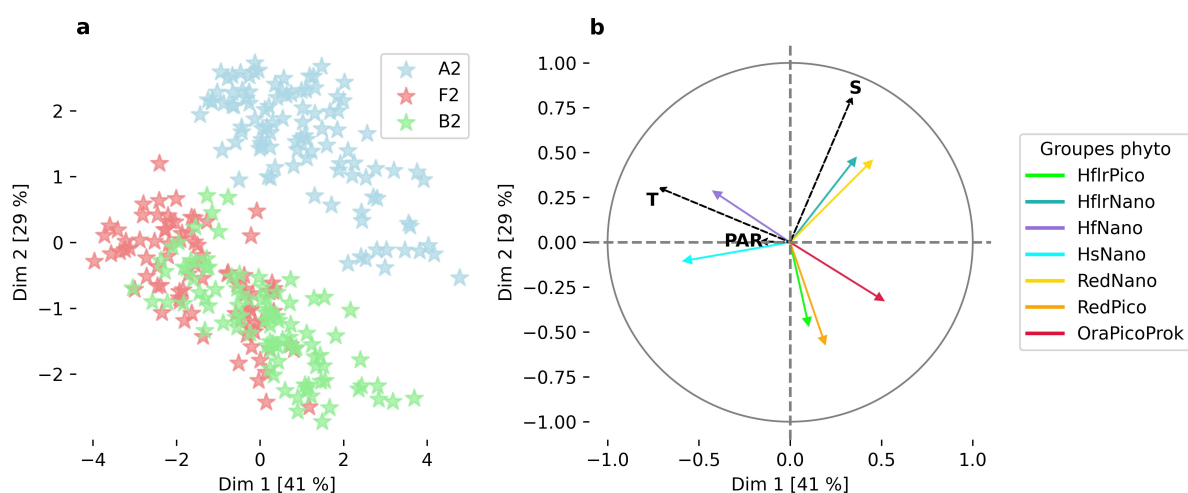


FIGURE 4.20. – Résultat de la PCA pour les deux premières composantes principales. **a** Projection des échantillons dans le plan factoriel. **b** Cercle de corrélation.

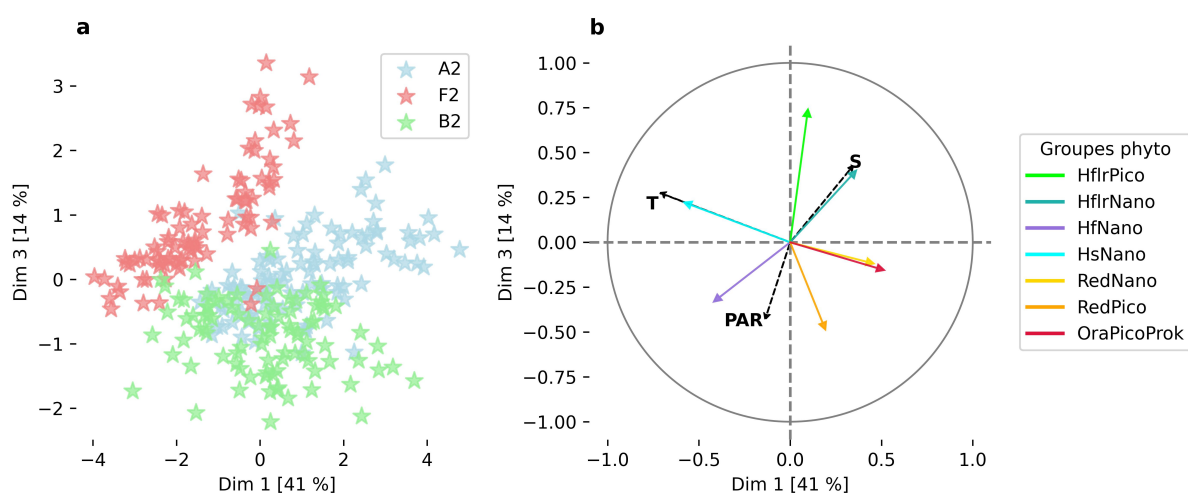


FIGURE 4.21. – Même figure que figure 4.20 mais pour les première et la troisième composantes principales.

Afin d'étudier la contribution respective du biovolume, de l'abondance et de la biomasse à la variabilité observée entre les PFT, l'analyse en composantes principales est réalisée à partir de ces trois variables pour chaque PFT. La [figure 4.22](#) représente la projection des observations individuelles dans le plan formé par les deux premières composantes principales de la PCA, pour chaque PFT. La [figure 4.23](#) représente le cercle de corrélation, qui permet d'interpréter la contribution et la qualité de représentation des variables dans l'espace factoriel.

De manière générale, la [figure 4.22](#) met en évidence une structuration spatiale différenciée des PFT selon les stations A2, F2 et B2. Cette différenciation soutient statistiquement l'hypothèse d'une adaptation spécifique des communautés phytoplanctoniques dans le front, conduisant à une organisation écologique distincte selon les régions.

Les E- (RedNano et OraPicoProk) ainsi que les groupes transitoires T1 (HflrNano) et T2 (RedPico) se distinguent nettement entre A2 et B2. Chez ces groupes, l'abondance et la biomasse sont corrélées entre elles et à la dimension 1, mais anticorrélées au biovolume (sauf pour RedNano). En revanche, les E+ sont faiblement différenciés sur les dimensions 1 et 2. Chez eux, abondance, biomasse et biovolume sont corrélés sur la dimension 1. Cette structuration reflète que les E+ ont un comportement physiologique distinct de celui des E-, T1 et T2, pouvant leur apporter un avantage dans le front au vu des résultats précédents ([figure 4.17](#), [figure 4.20](#), [figure 4.21](#)). Cela peut, par exemple, suggérer que les PFT de la catégorie E+ est moins sensibles aux conditions locales et sont capables de survivre dans tout type d'environnement, y compris le front, à l'inverse des PFT des catégories E- et T qui présentent une nette biorégionalisation.

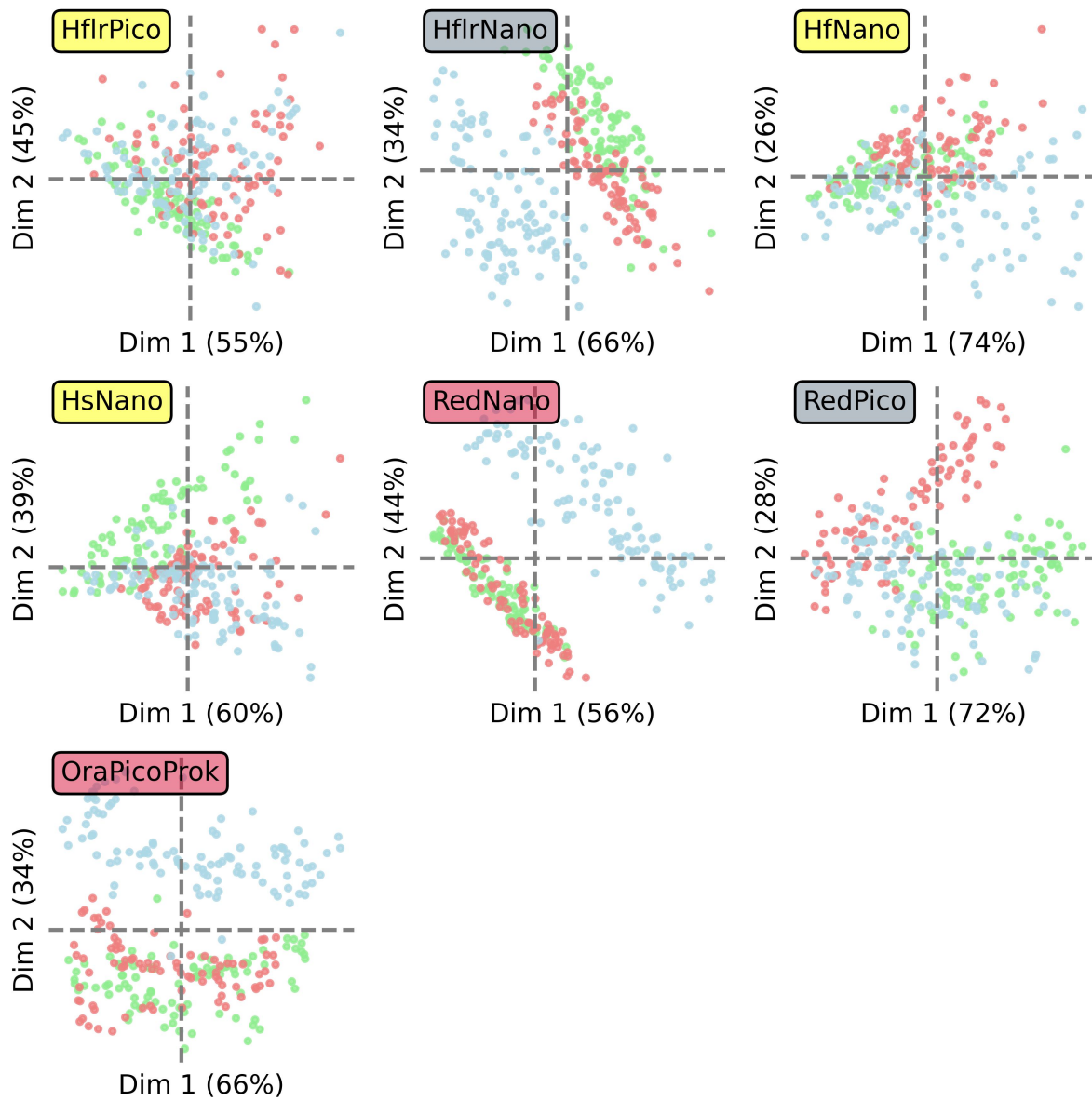


FIGURE 4.22. – Projection des résultats de la PCA dans le plan factoriel à deux dimensions. Les échantillons sont colorés par stations, avec en bleu A2, en rouge F2 et en vert B2. Les PFT de la catégorie E- sont en rouge, ceux de la catégorie E+ en jaune et ceux des catégories T1 et T2 en gris.

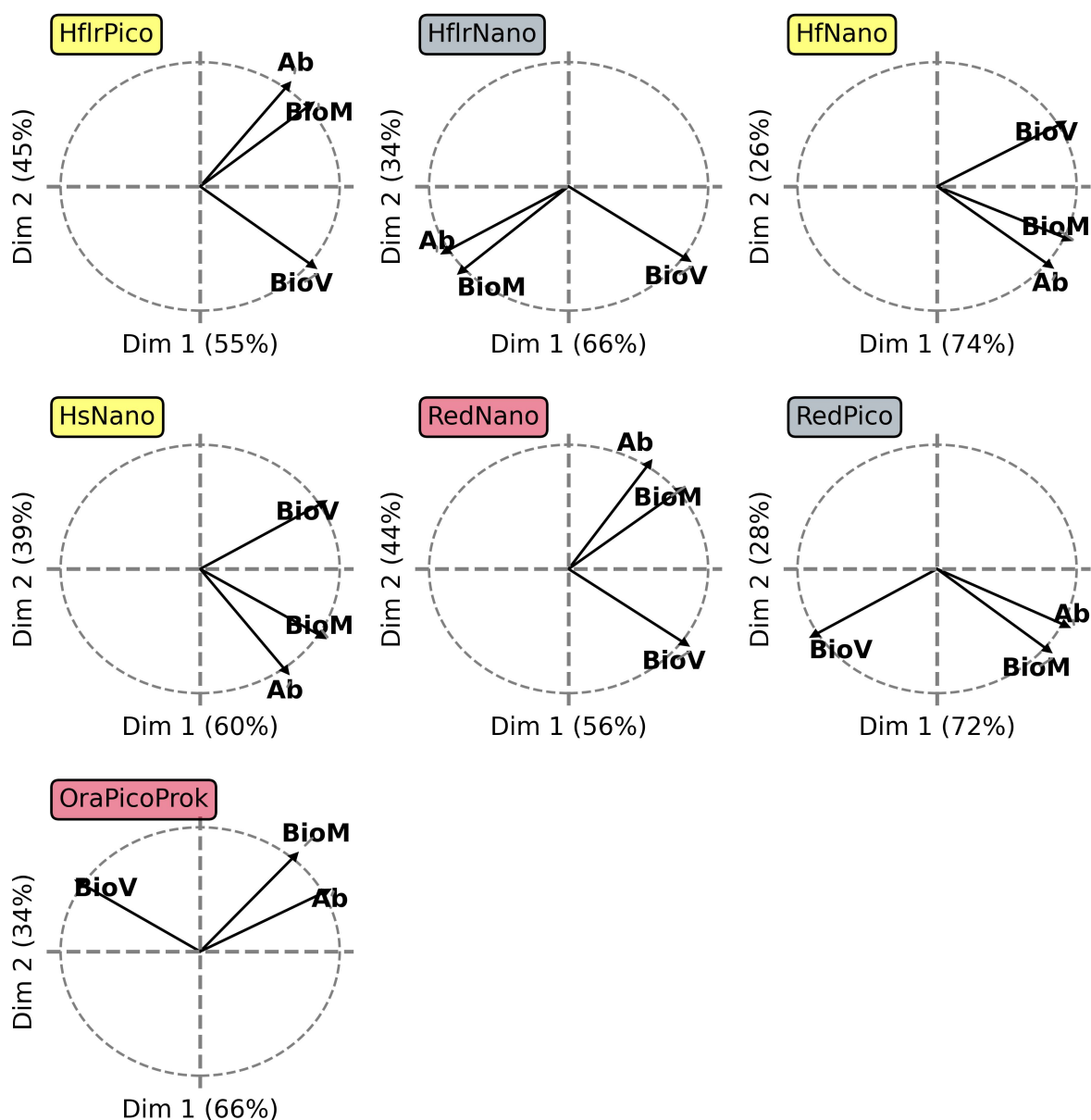


FIGURE 4.23. – Cercle de corrélation. Les échantillons sont colorés par stations, avec en bleu A2, en rouge F2 et en vert B2. Les PFT de la catégorie E- sont en rouge, ceux de la catégorie E+ en jaune et ceux des catégories T1 et T2 en gris.

L'ensemble de ces résultats soutient l'hypothèse de l'existence d'une communauté phytoplanctonique distincte dans le front, portée par des PFT plus adaptés de la catégorie E+ ou bien mal adaptés des catégories E- et T. Les hypothèses sous-jacentes pouvant expliquer la communauté frontale sont discutées dans la section IV.4.

4.4. Communauté du front Nord-Baléares et mécanismes sous-jacents

Au cours de la dernière décennie, un large consensus s'est dégagé autour du rôle majeur joué par les fronts océaniques de fine-échelle dans la structuration des communautés phytoplanctoniques (LÉVY et al., 2024). Cependant, les études *in situ* de ce rôle sont souvent limitées à des régions océaniques énergétiques et productives (ex. TAYLOR et al., 2012; CLAYTON et al., 2014; DE VERNEIL et al., 2019; MANGOLTE et al., 2023; GRAY et al., 2024), en raison notamment de la difficulté d'obtenir des observations à haute-résolution à la fois des structures physiques de fine-échelle et de la dynamique du plancton dans les régions peu énergétiques et oligotrophes. Ce travail constitue l'une des premières études visant à étendre ces observations aux systèmes de courants oligotrophes et modérément énergétiques, tout en relevant le défi de la résolution spatiale et temporelle des processus physiques et biologiques impliqués.

Un élément clé de la démarche scientifique est fondé sur la conception d'une stratégie d'échantillonnage adéquate (cf. section 2.1), capable de détecter les signaux biophysiques faibles caractéristiques de ces régions, tout en prenant en compte la variabilité spatio-temporelle de la fine-échelle. Cette stratégie a été soutenue par des produits satellite, la modélisation et les données mesurées *in situ* a permis un positionnement précis des transects et des LS au travers de la région du front Nord-Baléares, et a fourni un jeu de données biophysiques robuste. Cette approche est spécifiquement conçue pour les mesures biophysiques à travers et au sein d'un front de fine-échelle, mais peut être appliquée à tout type de condition océanique pour mieux comprendre le couplage biophysique (ROUSSELET et al., 2025).

La situation rencontrée lors de BioSWOT-Med illustre bien les conditions typiques de couplage entre front et phytoplancton, avec deux masses d'eau contrastées séparées par une zone frontale ayant perduré toute la période de la campagne. Les résultats montrent qu'au-delà de son rôle de frontière physique, le front abrite une communauté phytoplanctonique de pico- et nanophytoplancton distincte, reflétant des conditions écologiques et des interactions biologiques spécifiques.

4.4.1. Les communautés phytoplanctoniques frontales de surface en région oligotrophe vs en région productive

La région étudiée lors de la campagne BioSWOT-Med présente en surface des conditions fortement oligotrophes, y compris au niveau du front (figure 4.6). Cela explique l'absence d'augmentation de la biomasse totale ou individuelle en surface, observée à travers les transects MVP (figure 4.5), la cytométrie en flux pour les fractions de plus petite taille (figure 4.18) et la microscopie sur filets ou prélèvements CTD pour les fractions de plus grande taille. Les profils verticaux de cryptophytes (non détectés par cytométrie) et de microphytoplancton (diatomées, dinoflagellés) confirment que, même pour ces cellules de plus grande taille, la biomasse en surface demeure faible à F2 et intermédiaire à A2 et B2 (figure 4.24a).

En sub-surface, au niveau du DCM, une augmentation de la chlorophylle est observée (figure 4.5), accompagnée d'une biomasse plus élevée de diatomées et de dinoflagellés. Il en va de même pour les PFT de plus petite taille (excepté les OraPicoProk, *Synechococcus*) mesurés par cytométrie en flux conventionnelle aux mêmes profondeurs (figure 4.24b). Ces résultats suggèrent qu'en milieu oligotrophe, les fronts peuvent agir comme des *hotspots* biologiques, favorisant le développement de certains PFT, notamment des cellules de plus grande taille, mais que cet effet reste limité à de fines couches sub-surface et n'influence pas la couche de surface.

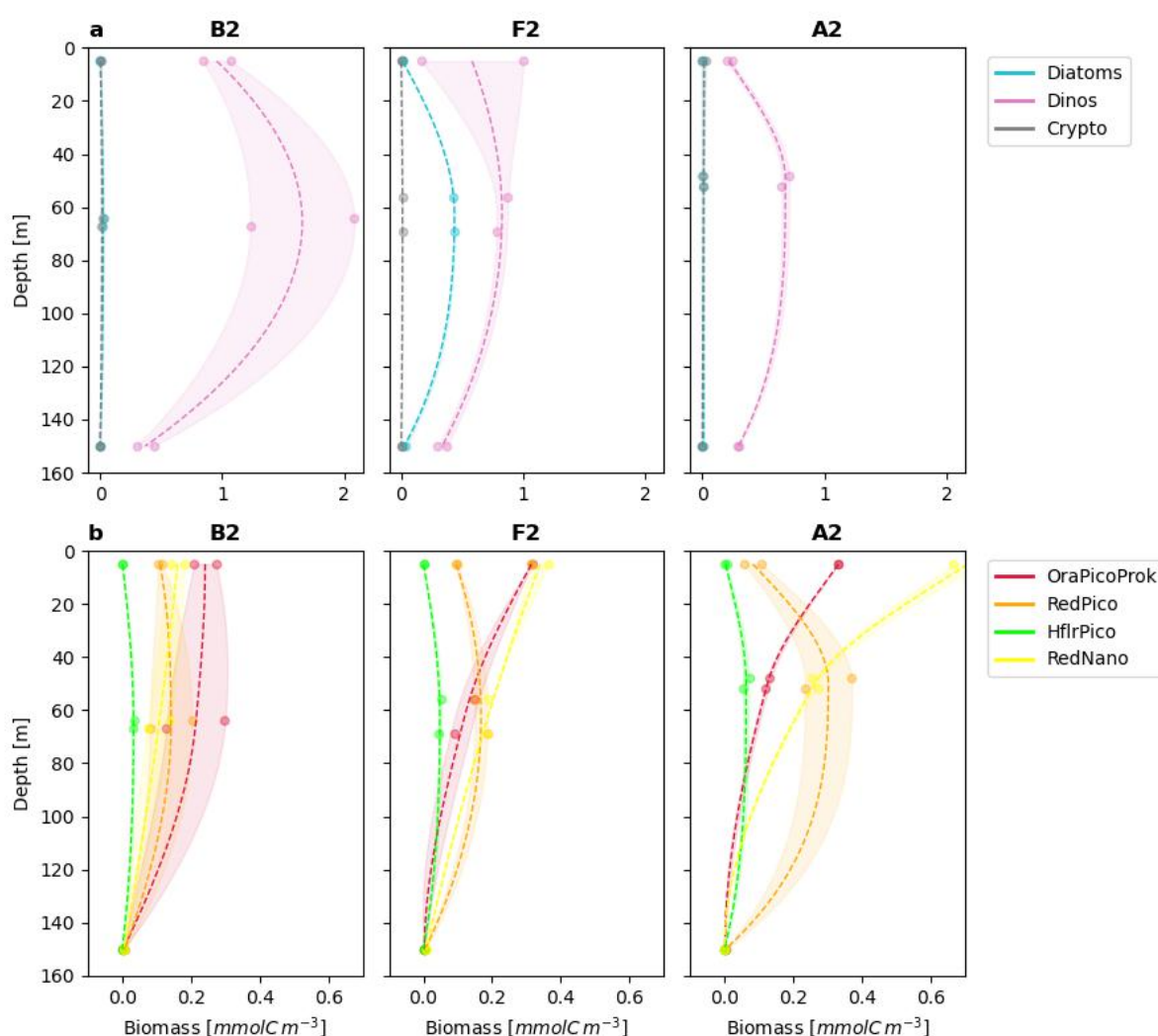


FIGURE 4.24. – Profils verticaux de la biomasse du phytoplancton en surface (5 m), au niveau du DCM (détecté à bord à l'aide du fluorimètre monté sur la CTD) et à 150 m. **a** Cryptophytes et microphytoplancton non détectés par cytométrie en flux. **b** Pico et nanophytoplancton détectés par cytométrie en flux conventionnelle. Les courbes représentent la moyenne lissée et interpolée des deux réplicats à chaque profondeur. La zone ombrée représente l'écart-type à chaque profondeur.

En surface, des variations dans la contribution relative des PFT à la biomasse sont détectées, révélant des réponses différentielles selon les taxons. Plus précisément, les PFT de la catégorie E+, bien qu'ils ne présentent pas de biomasse accrue au niveau du front, sont les seuls à ne pas être négativement impactés par les conditions frontales par rapport à la biomasse théorique issue du mélange passif (figure 4.18).

La structuration des communautés phytoplanctoniques en surface n'est pas liée à la taille cellulaire, puisque les distinctions apparaissent au sein des fractions les plus petites (pico et

nano). De plus, les catégories E-, E+ et T comprennent à la fois du pico- et du nanophytoplancton, confirmant que la taille n'est pas un facteur structurant.

Les caractéristiques physiologiques des PFT varient également selon les groupes ([figure 4.8](#), [figure 4.9](#), [figure 4.23](#)). Notamment, les PFT de la catégorie E+ semblent moins sensibles aux gradients environnementaux ([figure 4.22](#)), suggérant une tolérance plus large ou une meilleure capacité d'adaptation. Ces PFT partagent une caractéristique commune : leur relation entre biovolume et abondance est neutre ou positive ([figure 4.25](#)), contrairement aux PFT des catégories E- et T et à ce qui est généralement observé en milieu oligotrophe (MARAÑÓN et al., 2009). Cela suggère que les PFT de la catégorie E+ adoptent une stratégie écologique distincte de celle des autres PFT.

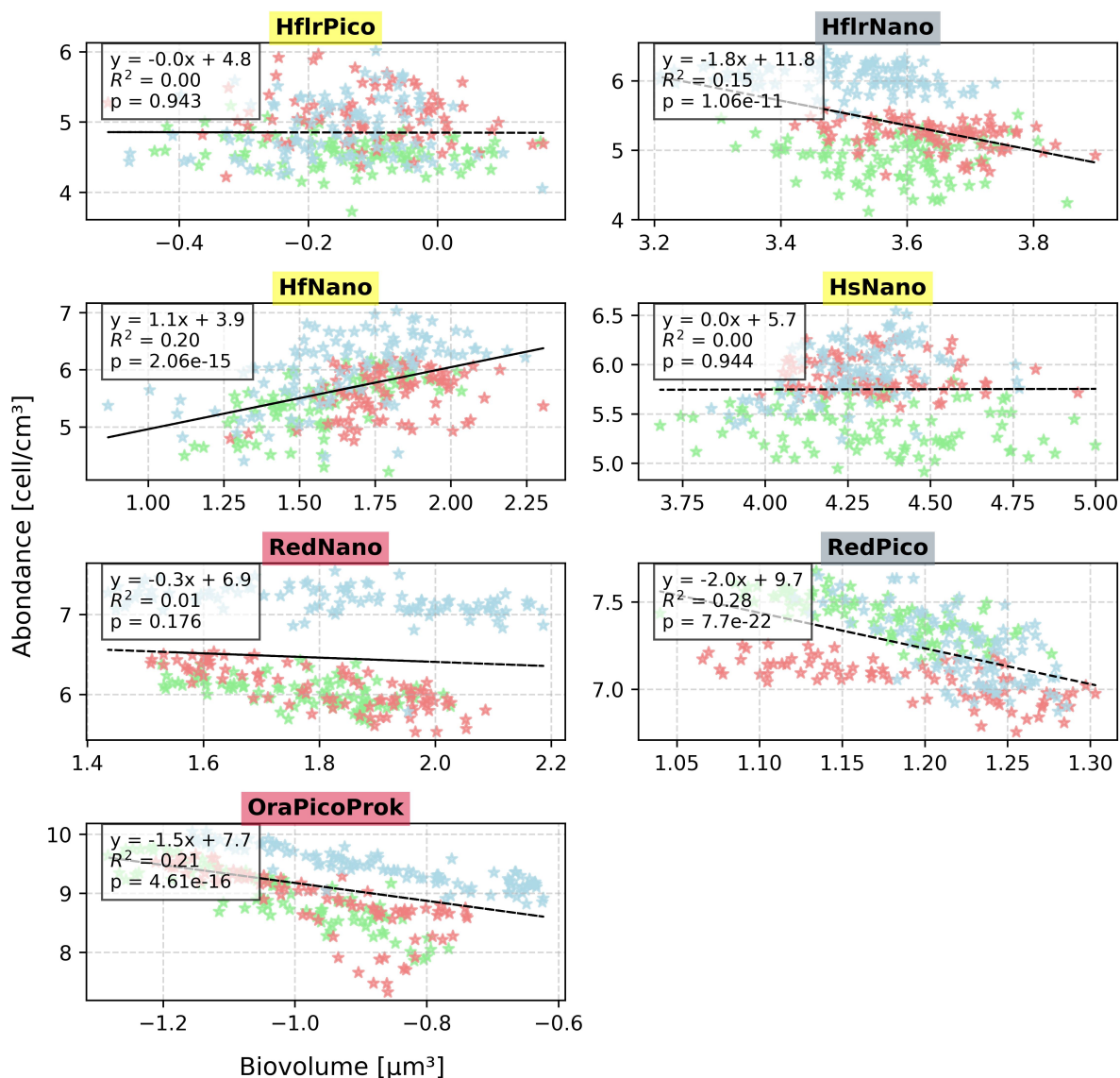


FIGURE 4.25. – Régression linéaire entre le biovolume individuel moyen et l'abondance pour chaque PFT. La valeur de R^2 indique la part de la variance expliquée par le modèle, et p est la p -value associée à la pente de la régression. Les PFT de la catégorie E- sont en rouge, ceux de la catégorie E+ en jaune et ceux des catégories T1 et T2 en gris. Les étoiles bleues représentent les échantillons de la station A2, les étoiles rouge de la station F2 et les étoiles vertes de la station B2.

Dans une région frontale submésos-échelle au sud de Gran Canaria (archipel des Canaries), caractérisée par des conditions oligotrophes, HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al. (2021) ont identifié des zones localisées de biomasse accrue de picophytoplancton. Cependant, comme le montrent les résultats de cette étude, cette augmentation n'est pas corrélée à un enrichissement nutritif du front. De plus, une hétérogénéité dans la distribution des PFT au sein d'une même classe de taille révèle une structuration des communautés indépendante de la

taille cellulaire. Les auteurs suggèrent que ces caractéristiques sont probablement liées à des réponses différenciées des PFT aux forçages physiques (température, lumière, dynamique physique) induits par la frontogénèse.

Ainsi, ce chapitre et l'étude de HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al. (2021) suggèrent que, en environnements oligotrophes, la structure des communautés phytoplanctoniques est principalement influencée par la dynamique physique locale et la physiologie des cellules, plutôt que par un enrichissement nutritif direct.

En revanche, dans des régions productives et dynamiques (ex. zones côtières, *upwellings*, courants intenses comme le *Gulf Stream* ou le *Kuroshio*), les fronts sont généralement associés à une augmentation de la biomasse phytoplanctonique totale en surface, en lien avec des apports locaux de nutriments (TRÉGUER et al., 2018; HERNÁNDEZ-CARRASCO et al., 2020; MANGOLTE et al., 2022, 2023; GRAY et al., 2024). Dans ces systèmes, les communautés frontales de surface se distinguent souvent par leur classe de taille : par exemple, dans le CCE, les fronts favorisent la dominance du microphytoplancton, en particulier des diatomées, tandis que d'autres taxons, comme les cyanobactéries, voient leur biomasse diminuer (ex. MANGOLTE et al., 2023).

Même si les réponses diffèrent entre régions oligotrophes et productives, un point commun émerge : les PFT réagissent distinctement à la dynamique frontale. Cela souligne le rôle des fronts océaniques dans la modulation physiologique du phytoplancton et dans ses stratégies d'acclimatation.

Par ailleurs, en milieu oligotrophe, la faible biomasse s'accompagne d'une *patchiness* biologique élevée à plus petite échelle, reflétant probablement des interactions trophiques fines et des flux de nutriments intermittents, contrairement aux régions productives (GRAY et al., 2025).

Ces différentes études suggèrent qu'en milieu oligotrophe, la structuration des communautés de surface ne repose pas sur un filtre environnemental fort favorisant une classe de taille dominante. En l'absence de ressources suffisantes pour sélectionner rapidement un taxon compétitif, comme les diatomées en milieu productif, le forçage environnemental est moins strict, permettant la coexistence de PFT diversifiés présentant des stratégies d'acclimation distinctes. La composition des communautés y est ainsi moins prédictible à partir de la seule taille cellulaire et davantage déterminée par des dynamiques écosystémiques complexes.

4.4.2. Mécanismes sous-jacents à la structuration des communautés de surface dans le NBF

Les résultats de ce chapitre montrent qu'en surface d'un front de fine-échelle au sien du NBF, les PFT majoritaires, OraPicoProk, RedNano et RedPico, appartenant aux catégories E- et T2, tendent à être les « perdants » dans le front, tandis que les groupes minoritaires, HflrPico, HfNano et HsNano, classés dans la catégorie E+, apparaissent comme les « gagnants ». La seule exception à cette tendance est le groupe HflrNano (T1), un PFT minoritaire, qui se comporte ici comme un « perdant ». Ces résultats convergent vers l'hypothèse selon laquelle les PFT de la catégorie E+ bénéficient d'un avantage au sein du front. En dehors de celui-ci, les PFT majoritaires (E- et T2) tirent profit des conditions environnementales favorables. Dans le front, les PFT majoritaires défavorisées par l'environnement permettent aux E+ de s'imposer localement.

Pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la structure des communautés à fine-échelle, un cadre conceptuel a déjà été proposé dans la littérature, distinguant trois scénarios : passif, actif et réactif (LÉVY et al., 2018, [sous-section 1.2.3](#)). Pour rappel, ces scénarios correspondent respectivement à : une redistribution spatiale des population planctonique via le transport des masses d'eau; une influence directe des processus physiques sur les taux de croissance du phytoplancton via une modulation de l'enrichissement en nutriments ou de la disponibilité lumineuse; et des rétroactions écologiques, telles que la prédation médiées par la physique. La pertinence de ces différents scénarios dans le contexte de BioSWOT-Med est examinée ci-dessous, selon 4 mécanismes ([figure 4.26](#)).

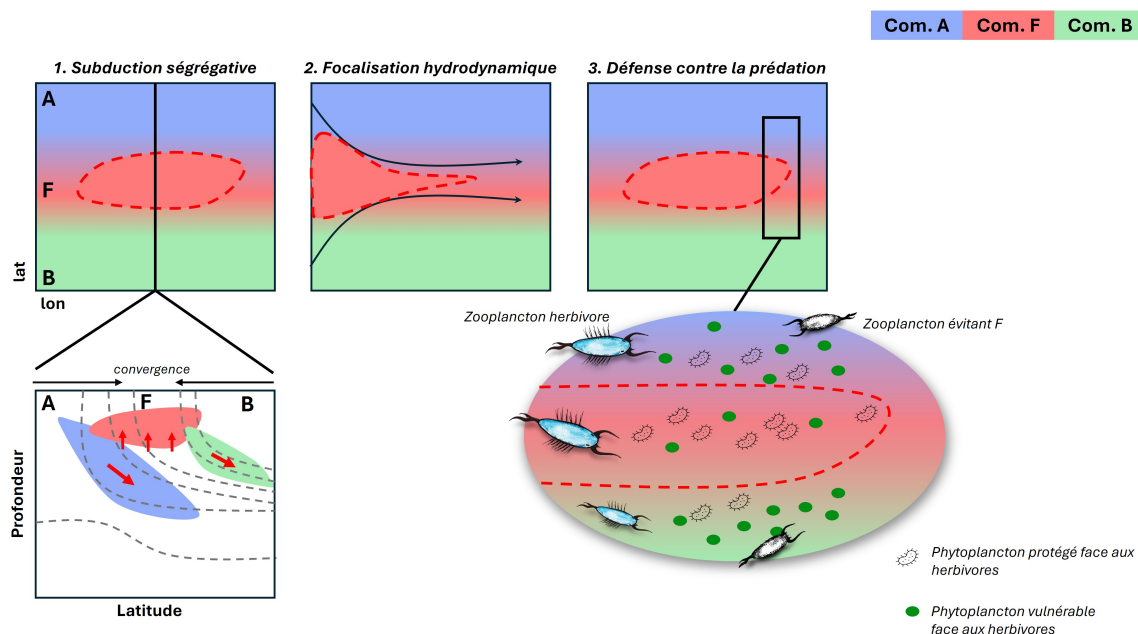


FIGURE 4.26. – Schéma illustrant les trois mécanismes identifiés pouvant expliquer l'enrichissement relatif en E+ dans la communauté phytoplanctonique frontale. **1** Subduction ségrégative : dans ce scénario, la convergence frontale engendre une pente marquée des isopycnes (lignes pointillées grises). Les communautés phytoplanctoniques sont subductées le long de ces isopycnes, mais certaines cellules, dotées de propriétés particulières de flottabilité (ex. vacuoles, mucilage, formes coloniales), échappent à la subduction et se maintiennent dans la couche de surface, formant ainsi une communauté distincte. **2** Hydrodynamic focusing : ici, la communauté du front résulte d'une advection horizontale de surface par le courant frontal intensifié et convergent, transportant des eaux d'origine différente, déjà enrichies en E+. Cette importation latérale reflète une signature écologique distincte de celle des eaux locales. **3** Défense contre les prédateurs : le front est marqué par une forte abondance de zooplancton herbivore, mais aussi par l'absence notable d'un groupe taxonomique de prédateurs spécifiques. Les taxons E+ y sont avantagés grâce à des adaptations physiologiques ou morphologiques de défense contre la prédation (ex. production de toxines, formation de colonies, structures rigides), qui leur confèrent une meilleure résistance à la pression de broutage. De plus, l'absence ou l'évitement local d'un groupe zooplanctonique clé réduit la pression de prédation.

1. Passif 1 : mécanisme de subduction ségrégatif

La structure verticale du front ([figure 4.5](#)) révèle des pentes marquées des isopycnes, témoignant d'instabilités au sein de la couche mélangée. Ce déséquilibre barocline peut engendrer une circulation secondaire agéostrophique, responsable de mouvements verticaux rapides et localisés, de l'ordre de plusieurs mètres par jour (CAPET et al., 2016; FREILICH et MAHADEVAN, 2021). Ces mouvements verticaux peuvent induire une subduction le long des isopycnes, depuis la surface vers la thermocline, pouvant entraîner des particules ou des organismes planctoniques (SPALL et RICHARDS, 2000; LÉVY et al., 2001; MARTIN et al., 2001; DE VERNEIL et al., 2019).

Dans ce contexte, les populations phytoplanctoniques pourraient réagir différemment à ces mécanismes de subduction en fonction de leur flottabilité. L'observation selon laquelle E+ ne diminue pas en biomasse dans le front par rapport à un mélange conservatif et aux autres PFT (figure 4.18) peut suggérer que ces cellules sont moins sensibles à la subduction. À l'inverse, E-, T1 et T2 présentent une biomasse réduite par rapport au mélange conservatif dans la couche de surface du front, compatible avec un transport vertical passif vers les couches plus profondes.

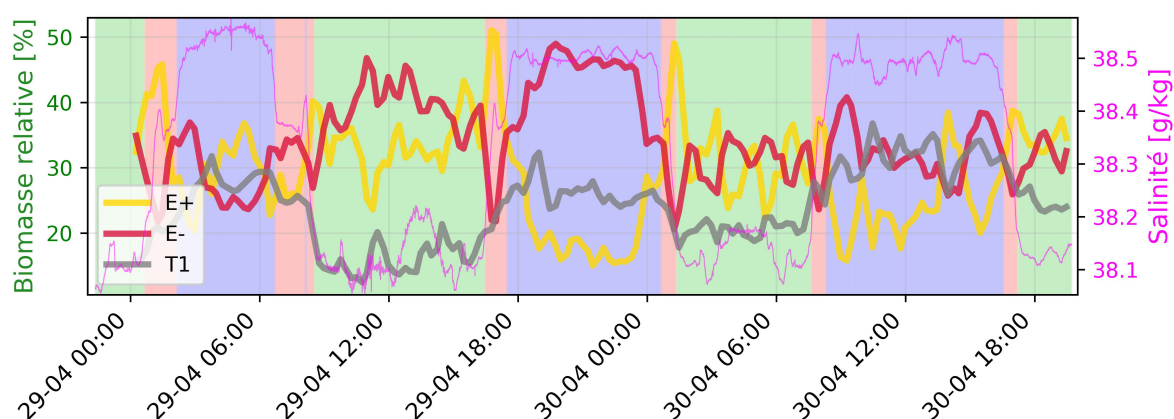


FIGURE 4.27. – Série temporelle de la biomasse relative des catégories E-, E+, T1 et T2 et de la salinité, le long des CFT.

L'hypothèse suivante est donc formulée :

Les PFT de la catégorie E+ possèdent une capacité de flottabilité (régulée ou passive) plus élevée que les autres groupes, leur permettant de compenser un transport vertical induit par la subduction frontale locale

Cette hypothèse est appuyée par les simulations numériques de TAYLOR et FERRARI (2018), qui montrent que la flottabilité modifie l'impact des structures frontales sur la dispersion d'un traceur passif, suggérant que des espèces phytoplanctoniques différant par leur densité ou leur capacité de régulation de la flottabilité peuvent être sélectivement subductées ou retenues en surface.

Ces travaux sont en accord avec ceux de BORGNINO et al. (2019), qui ont montré par simulation numérique que la turbulence, loin d'être purement désorganisatrice, peut agir comme un facteur structurant lorsqu'elle interagit avec des réponses biologiques actives telles que la régulation de la flottabilité. Leur étude démontre qu'une population de cellules non-mobiles mais capables de moduler leur densité peut, selon leurs caractéristiques indivi-

duelles, s'accumuler dans les zones de convergence, de divergence et éviter les filaments de subduction, menant à une ségrégation spatiale au sein de la population. Cette ségrégation est susceptible de modifier localement la composition des communautés phytoplanctoniques, en sélectionnant les taxons les plus adaptés aux conditions dynamiques.

Pour valider l'hypothèse du mécanisme de subduction ségréatif, il sera indispensable de combiner l'analyse des vitesses verticales avec une caractérisation verticale détaillée des communautés phytoplanctoniques (taxonomie, omics). Cette étude ne fait pas partie de mes travaux de thèse mais fait partie des travaux actuellement en cours dans le cadre du projet post-campagne de BioSWOT-Med.

2. Passif 2 : Mécanisme d'advection (focalisation hydrodynamique)

L'effet des fronts sur les communautés planctoniques ne se limite pas à leur dynamique locale instantanée, mais s'inscrit également dans un contexte régional plus large (MANGOLTE et al., 2023). Le front étudié présente un comportement convergent, caractérisé par une signature stable de salinité à l'ouest de la zone d'étude indicative de l'entraînement d'une masse d'eau au sein du front, non attendue pour une structure frontale typiquement marquée par un gradient horizontal (comme observé à l'est du domaine) (figure 4.1). Cette signature physique se retrouve aussi dans la biomasse phytoplanctonique totale, qui montre un plateau localisé coïncidant avec celui de la salinité (figure 4.10). De plus, l'analyse combinée des champs lagrangiens (FTLE), des vitesses horizontales et des trajectoires de bouées dérivantes (figure 4.2, figure 4.3), révèle au début des CFT une zone « entonnoir » où convergent les trajectoires des traceurs numériques et *in situ*. Ces observations suggèrent que le front agit comme un espace de confinement où une masse d'eau d'origine distincte, portant une empreinte biophysique spécifique, est advectée horizontalement et maintenue. La figure figtscategories montre que, le 29 avril, dans la zone frontale caractérisée par un signal de salinité stable, la biomasse relative de E- diminue tandis que la contribution relative de E+ augmente. Cette tendance semble s'atténuer à partir du 30 avril.

L'hypothèse formulée est la suivante :

Une masse d'eau distincte, dont la communauté est enrichie en E+, est transportée latéralement par les courants régionaux et focalisée hydrodynamiquement au sein du front, conduisant à une accumulation passive de cette communauté.

DE VERNEIL et al. (2019) ont observé au large de la côte californienne qu'un front convergent séparant une région cyclonique d'une région anticyclonique présente des panaches d'eau riches en chlorophylle et plus salés alternant avec des couches moins riches et plus douces.

Ces couches, héritées de la circulation amont, traduisent la convergence de masses d'eau distinctes, générant une hétérogénéité biophysique frontale. Ce processus d'advection horizontale peut ainsi introduire de nouvelles communautés planctoniques au sein du front.

Cela est également mis en avant par l'étude de GANGRADE et MANGOLTE, combinant mesures *in situ* et modélisation lagrangienne, mettant en évidence que la diversité des communautés planctoniques observées dans un front californien s'explique par l'histoire écologique distincte des eaux advectées en amont, corroborant ainsi l'importance de la dynamique régionale dans la structuration des communautés frontales.

Il est également probable que ce mécanisme d'advection se combine au premier mécanisme envisagé : la masse d'eau distincte, focalisée au sein du front par les courants régionaux, transporte une communauté enrichie en cellules possédant des propriétés de flottabilité particulières. En effet, d'après DE VERNEIL et al. (2019) une fois piégées dans le front, les masses d'eau sont soumises à des mouvements verticaux induits par la circulation agéostrophique associée à la dynamique frontale, notamment la subduction. Ainsi, la communauté frontale résulte probablement d'une interaction entre l'advection horizontale, les forçages verticaux frontaux et la flottabilité différentielle.

3. Actif

Le mécanisme actif fondé sur un apport local intensifié de nutriments ne semble pas prédominant dans ce cas, comme en témoignent l'absence d'augmentation de la biomasse au front en surface (figure 4.18) et les concentrations en nutriments qui y restent très faibles (figure 4.6). Ces observations suggèrent que, dans un contexte oligotrophe d'énergie modérée, ce type de forçage local n'est probablement pas le principal moteur de la structuration ou de la diversification des communautés phytoplanctoniques de surface en zone frontale (sous-section 4.4.1).

4. Réactif

Dans les régions oligotrophes le microzooplancton consomme 80% de la production primaire (ARMENGOL et al., 2019). Par ailleurs, en environnement oligotrophe, même de petites défenses ont un impact important car leur coût relatif est élevé (CADIER et al., 2019). Des espèces capables de se maintenir tout en se protégeant contre les prédateurs peuvent présenter alors un avantage significatif dans ces régions. Par exemple, certaines espèces phytoplanctoniques peuvent sécréter des toxines contre leurs prédateurs, leur assurant un développement dans des zones où des espèces uniquement compétitives pour les ressources ne prospèrent pas (PRINCE et POULSON-ELLESTAD, 2018). Le degré de vulnérabilité des cellules serait alors

davantage contrôlé par leurs capacités physiologiques à échapper à la prédation que par leur efficacité dans l'absorption des nutriments à faible concentration.

En effet, les interactions entre phytoplancton et zooplancton herbivores jouent donc un rôle clé dans la modulation de la composition des communautés et la succession des espèces en milieu oligotrophe (cf. [chapitre 3](#), BEHRENFELD et al., 2021). Ce contrôle *top-down* du phytoplancton présente une importante complexité dépendante de nombreux facteurs tels que le mode de prédation, l'intensité de la pression de prédation, le niveau trophique ou encore la biodiversité des écosystèmes (WILLIAMS et MARTINEZ, 2004).

Les résultats présentés dans ce chapitre montrent que les *Synechococcus* (OraPicoProk), connus pour leur avantage en Méditerranée (MOUTIN et RAIMBAULT, 2002), sont caractérisés comme appartenant à la catégorie E-, donc défavorisés dans le front par rapport au mélange conservatif. De plus, DURANSON et al. (2025) ont observé lors de la campagne BioSWOT-Med une abondance totale de zooplancton plus élevée dans les régions A et F que dans B, ainsi qu'une plus grande abondance relative d'herbivores dans A et F que dans B, suggérant une pression de prédation plus forte dans A et F. Ils suggèrent également que le front présente une communauté distincte, marquée par une forte diminution d'un groupe taxonomique herbivore de la classe des Thaliacés, que les auteurs expliquent de façon hypothétique par un phénomène d'évitement.

L'hypothèse suivante est formulée :

Les PFT de la catégorie E+ bénéficient d'un avantage face à la prédation que ne possèdent pas les PFT des catégories E- et T.

Cet avantage ne se manifeste efficacement qu'au sein du front, potentiellement parce que : l'avantage est trop faible par rapport à celui des autres PFT face à la limitation des ressources pour être déterminant dans des environnements plus stables comme les masses d'eau A et B et,

la composition spécifique du zooplancton dans le front exerce une pression de prédation plus intense à laquelle les PFT de la catégorie E+ sont mieux préparés.

Cette hypothèse est cohérente avec le mécanisme de seuil-cascade décrit au chapitre précédent, selon lequel les transitions de communautés, qu'elles se produisent entre deux masses d'eau distinctes ou le long d'un front, résultent de l'interaction synergique entre l'apport en nutriments et la pression de prédation, auxquels les PFT présentent des adaptations différenciées. Les réponses différenciées des groupes fonctionnels à la dynamique physique, selon

leurs traits, qu'il s'agisse d'avantages pour l'absorption des ressources ou de mécanismes de défense contre la prédation, conduisent à l'émergence de structures communautaires distinctes.

Pour valider cette hypothèse, une analyse conjointe des communautés de phyto- et de zooplancton est nécessaire. Cela fait partie des travaux en cours dans le cadre du projet BioSWOT-Med également avec l'estimation des taux de prédation.

Pour conclure, les transitions de communautés observées apparaissent liées à des différences d'aptitudes physiologiques et de traits fonctionnels entre les PFT tels que la flottabilité, la motilité, l'affinité pour les nutriments ou les mécanismes de défense contre la prédation. Ces caractéristiques différentielles suggèrent que les populations sont capables de répondre rapidement et différemment aux conditions environnementales locales, favorisant l'établissement de niches écologiques distinctes dans les systèmes frontaux. Le mécanisme responsable de la communauté frontale pourrait alors être la synergie de plusieurs formes d'interactions possibles entre les processus actif, passif et réactif, pouvant contribuer à créer des conditions favorables pour E+, et défavorables pour E- et T1 et T2.

Par ailleurs, comme mentionné dans le chapitre précédent, ces conclusions reflètent des dynamiques à grande échelle, où l'hétérogénéité des communautés planctoniques est contrôlée par plusieurs facteurs : la disponibilité des nutriments, les différences entre les besoins des espèces, la prédation et les processus de transport (DUTKIEWICZ et al., 2020).

4.5. Considérations environnementales et techniques

4.5.1. Tempête

Bien que la campagne BioSWOT-Med ait bénéficié de conditions météorologiques globalement favorables pendant la période d'échantillonnage, une tempête s'est produite entre la période des CFT et celle des LS. Par ailleurs, les valeurs de biomasse observées avant la tempête (le long des CFT) sont supérieures à celles mesurées après la tempête (pendant les LS) (figure 4.10). Cette diminution pourrait refléter une déstabilisation de la couche de surface par la tempête (ROLLAND et al., 2025) ayant entraîné une baisse de productivité. L'hypothèse selon laquelle les communautés planctoniques auraient été modifiées en lien avec cet événement météorologique ne peut donc être écartée.

Une ANOSIM est réalisée sur les données de température et de salinité de l'ensemble des CFT, en comparant les transects effectués avant et après la tempête, afin d'évaluer si les conditions

physiques ont significativement changé entre les deux périodes (figure 4.28). La salinité n'est pas significativement impactée par la tempête contrairement à la température, ce qui permet de renforcer le choix de la salinité plutôt que de la température pour étudier le NBF.

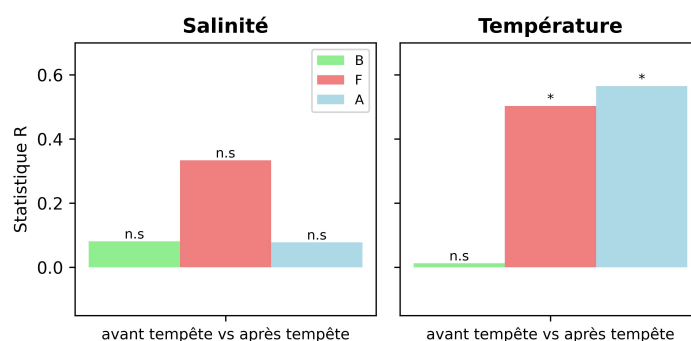


FIGURE 4.28. – Comparaison des statistiques R de l'ANOSIM pour la salinité (à gauche) et la température (à droite) entre la période « avant tempête » et la période « après tempête » pour les régions A, F et B correspondant aux transects réalisés avant la tempête (CFT) et après la tempête (transects entre les LS). Les valeurs de p-value associées sont indiquées au-dessus des barres, n.s = non significatif, * = significatif.

4.5.2. Cytométrie

L'analyse manuelle des données de cytométrie en flux réalisée ici et couramment utilisée en écologie microbienne marine, est sujette à une importante subjectivité et à une variabilité entre experts, pouvant être supérieures à 100% pour les groupes phytoplanctoniques les plus rares, comme le microphytoplancton (FUCHS et al., 2022). Les frontières entre populations sont parfois difficiles à déterminer, tout particulièrement pour les groupes peu denses comme le microphytoplancton, ce qui compromet la reproductibilité et la fiabilité des résultats. Cette limite est d'autant plus importante avec la cytométrie en flux automatisée en raison du grand nombre de fichiers à analyser. L'évaluation des incertitudes de la classification manuelle et son automatisation est donc indispensable pour garantir la robustesse, la standardisation et l'exploitation des données haute fréquence. L'avantage ici de se focaliser uniquement sur les petites fractions de tailles permet de minimiser ces biais analytiques. De plus, ici, l'analyse a été réalisée par une seule et même personne (moi) afin de limiter ce biais.

Si les analyses par cytométrie sont ataxonomiques, elles permettent toutefois de caractériser la structure des communautés en termes de PFTs à une fréquence incompatible avec d'autres méthodes (comme la microscopie pour la taxonomie, ou les méthodes omiques trop onéreuses). Mais pour compléter les résultats de cytométrie d'autres prélèvements ont

été réalisés à plus basse fréquence (lors des casts CTD en station) afin de compléter les informations de biodiversité par des analyses de taxonomie (par microscopie et biologie moléculaire) dans les trois régions étudiées. Les analyses de données sont actuellement en cours.

Conversion abondance en biomasse carbonée

L'algorithme de conversion de l'abondance en biomasse présente également certaines limites. La conversion du signal optique de diffusion FWS mesuré par cytométrie en biovolume repose sur l'hypothèse que les cellules phytoplanctoniques sont sphériques, ce qui est souvent inexact, en particulier pour les cellules de grande taille aux morphologies complexes. Dans ce cas, une alternative plus précise consisterait à utiliser des analyses d'images de cellules pour estimer le biovolume, notamment pour les cellules $> 10\mu m$ (DUGENNE, 2017). Cependant, cette limite n'est pas si importante dans notre étude car seuls les pico et nano-phytoplanctons ont été étudiés par cytométrie.

Enfin, la conversion du biovolume en contenu carboné (Qc) repose sur des relations empiriques établies à partir de cultures dans les années 1990 (MENDEN-DEUER et LESSARD, 2000). Ces relations suivent des lois allométriques dont les paramètres dépendent du groupe taxonomique. Elles restent sensibles à la variabilité morphologique, physiologique et nutritionnelle des cellules, et peuvent conduire à des incertitudes importantes, en particulier lorsque l'on applique une relation générique à des assemblages naturels diversifiés. L'utilisation d'une seule équation pour des tailles ou des groupes à la taxonomie variée peut ainsi introduire des biais systématiques dans l'estimation de la biomasse.

4.6. Conclusion et perspectives

Ce travail met en évidence l'existence d'une communauté phytoplanctonique frontale de surface distincte associée à la variabilité de fine-échelle du NBF. Cette avancée a été rendue possible grâce à la mise en place de la LAMS qui a permis une analyse haute-résolution du couplage front-phytoplancton dans un contexte modérément énergétique et oligotrophe. Ces résultats apportent un éclairage nouveau sur la spécificité des communautés phytoplanctoniques associées aux fronts, et sur leur capacité à se développer dans des environnements marginaux. En particulier, les fronts situés en milieu oligotrophe pourraient constituer des refuges écologiques pour certains groupes taxonomiques plus rares, dotés d'adaptations physiologiques avantageuses localement, permettant ainsi d'éviter leur extinction locale et de favoriser la diversité des communautés.

Un aspect peu exploré ici est la structuration interne de cette communauté frontale. En effet, il ne s'agit pas d'une entité homogène, mais de la coexistence de plusieurs sous-communautés, un phénomène décrit comme « *cross-frontal patchiness* » (MANGOLTE et al., 2023). Le calcul de l'indice de Shannon révèle une distribution hétérogène de la diversité taxonomique à l'intérieur même du front, suggérant l'existence de sous-niches écologiques (figure 4.29), probablement façonnées par une combinaison de forçages abiotiques et biotiques mêlant processus passifs, actifs et réactifs.

Ce morcellement de la communauté frontale a également été mis en évidence à partir des données de la campagne PROTEVSMED-SWOT. L'approche bayésienne de GARCIA et al. (2026) permis de distinguer plusieurs sous-communautés frontales non issues d'un mélange des communautés adjacentes, chacune caractérisée par une distribution de probabilité distincte de la biomasse à l'intérieur du front (annexe D).

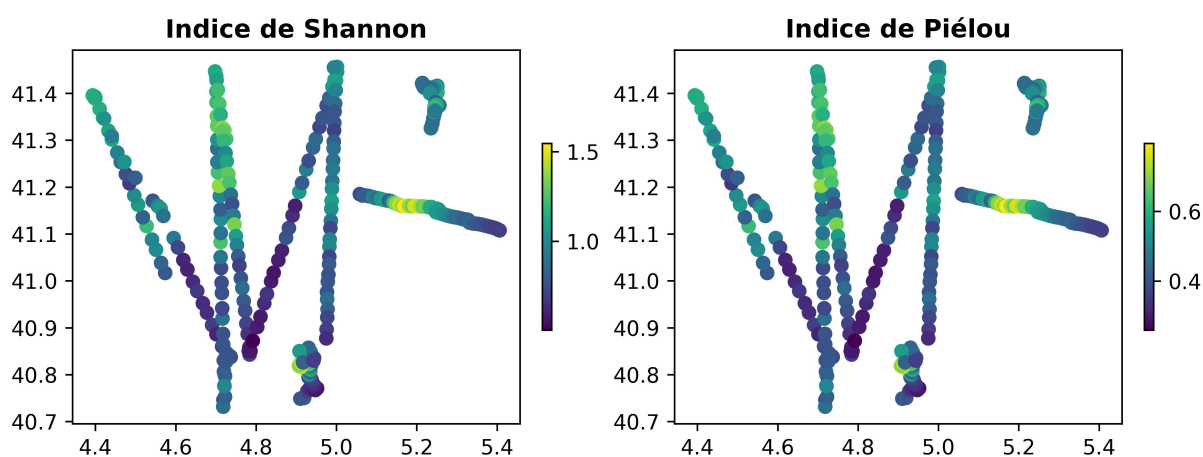


FIGURE 4.29. – Cartes des indices de diversité calculés à partir des abondances spécifiques déterminées par cytométrie en flux. L'indice de Shannon quantifie la diversité globale en intégrant la richesse taxonomique et la répartition relative des taxons : des valeurs élevées indiquent une communauté riche. L'indice d'équitabilité de Piélou mesure l'uniformité de la distribution des abondances entre les taxons, indépendamment du nombre de taxons : une valeur proche de 1 traduit une répartition homogène, tandis qu'une valeur faible révèle la dominance d'espèces particulières.

Ces travaux convergent vers une même conclusion : les fronts océaniques ne sont pas de simples discontinuités physiques, mais des régimes dynamiques où se concentrent sur des échelles restreintes des relations biophysiques et biologiques complexes. En ce sens, les fronts de fine-échelles peuvent être considérés comme des « mésocosmes naturels ». Les échelles de temps (quelques jours à quelques semaines) et d'espace (quelques kilomètres à dizaines de kilomètres) de ces structures coïncident bien avec les contraintes logistiques et temporelles d'une campagne océanographique, rendant possible une exploration de haute-résolution du

fonctionnement écologique *in situ*.

Une question majeure reste ouverte : qui sont les E+ ?

L'analyse cytométrique utilisée ici ne permet pas de répondre pleinement à cette interrogation. Toutefois, cette limite méthodologique est anticipée : des échantillons ont été prélevés spécifiquement pendant la campagne pour permettre une évaluation intégrée de la diversité phytoplanctonique, en combinant les approches de séquençage de l'ADN, d'imagerie et de taxonomie. Le travail pour répondre à cette question essentielle est donc en cours dans le cadre de la collaboration BioSWOT-Med, et devrait permettre, à terme, de relier plus finement les traits fonctionnels aux structures communautaires observées dans cet environnement marginal.

Le lien plus complet avec les structures verticales biologiques (phytoplancton, bactérie, virus) sera aussi réalisé par la suite avec l'analyse des données de cytométrie récoltées de la surface à 500 m de profondeur (à l'aide d'un système de pompage à haute-résolution verticale entre 0 et 50 m et des profils CTD entre la surface et 500 m. Par ailleurs, les travaux de GRAND (2025) corroborent la description ici présentant le front comme un régime écologique distinct, en montrant que la concentration des groupes du compartiment bactérien varie significativement sur la verticale entre les trois stations A2, F2 et B2.

Le [chapitre 5](#) propose une approche par modélisation lagrangienne pour étudier l'effet des processus passif, actif et réactif sur la communauté frontale.

5. Les processus passif, actif et réactif : une approche par modélisation Lagrangienne

Le chapitre précédent a montré, à partir des données in situ haute résolution de la campagne BioSWOT-Med, qu'un front dans une région oligotrophe et peu énergétique héberge une communauté phytoplanctonique spécifique, caractérisée par une contribution accrue de groupes fonctionnels minoritaires et réduite des groupes majoritaires. L'existence de cette communauté pourrait résulter de l'interaction entre des processus physiques et biologiques propres au front. L'objectif de ce chapitre est de présenter un outil numérique combinant un modèle physique Lagrangien au modèle NPZ développé dans le [chapitre 3](#), permettant de tester différents scénarios hypothétiques conduisant à la formation d'une communauté frontale. Sur la base des processus passif, actif et réactif, différentes simulations sont construites afin d'évaluer le transport par les courants, l'effet de l'apport en nutriments et le broutage sur la structuration de la communauté. Le modèle Lagrangien repose sur les champs de vitesse horizontale dérivés de SWOT, tandis que le modèle NPZ bénéficie d'un affinement spécifique grâce au jeu de données exhaustif acquis lors de la campagne BioSWOT-Med.

La première partie présente la mise en place des scénarios numériques biophysiques visant à modéliser les processus passif, actif et réactif, en s'appuyant sur les informations des régions A, F et B de la campagne BioSWOT-Med. La deuxième partie analyse et compare la communauté frontale issue de chacun des scénarios. La troisième partie confronte les résultats des simulations aux données *in situ* présentées dans le [chapitre 4](#) et discute des résultats. Enfin, la dernière partie présente les conclusions et perspectives.

Sommaire

5.1	Mise en place des simulations basée sur les observations <i>in situ</i>	167
-----	---	-----

Chapitre 5. Les processus passif, actif et réactif : une approche par modélisation Lagrangienne

5.1.1	Scénarios numériques	167
5.1.2	Paramètres N_{supply} , $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$	170
5.1.2.1	Choix d'une plage de valeurs pour N_{supply}	170
5.1.2.2	Choix d'une plage de valeurs pour le couple $g_{max,1}/g_{max,2}$	171
5.1.3	Implémentation des scénarios	174
5.1.4	Distribution spatiale finale avec simulation du mélange horizontal	177
5.2	Modélisation de la communauté frontale	179
5.3	Confrontation aux observations <i>in situ</i> et interprétation	185
5.4	Conclusions et perspectives	189

5.1. Mise en place des simulations basée sur les observations *in situ*

5.1.1. Scénarios numériques

Sur la base des trois mécanismes proposés pour expliquer la formation de la communauté frontale (cf. chapitre 4, figure 4.26), quatre scénarios numériques sont construits (figure 5.1).

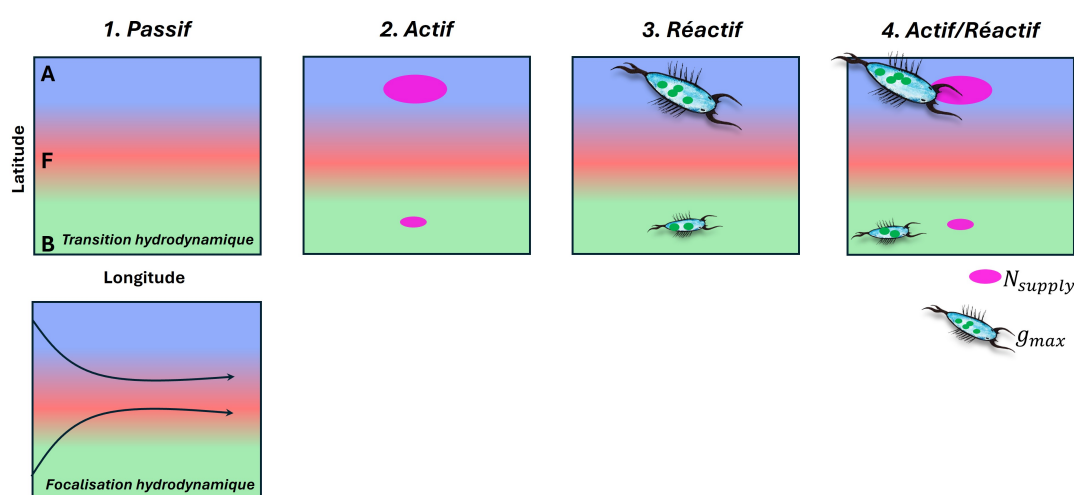


FIGURE 5.1. – Schéma illustrant les quatre scénarios simulés. **1.** Scénario passif : seul le transport par les courants est pris en compte. Deux hypothèses sont considérées : (i) le front représente une zone de transition résultant du mélange conservatif entre les masses d'eau A et B (transition hydrodynamique) ; (ii) le front agit comme un couloir advectif où une masse d'eau d'origine distincte est transportée (focalisation hydrodynamique) ; **2.** Scénario actif : le front sépare deux masses d'eau présentant des flux nutritifs distincts (ellipses rose) plus élevés en A qu'en B. **3.** Scénario réactif : le front sépare deux masses d'eau caractérisées par des communautés de zooplancton différentes, induisant des taux de broutage maximal distincts (dessin microorganismes) plus fort en A que en B. **4.** Scénario actif/réactif : combinaison des scénarios 2 et 3, le front sépare deux masses d'eau présentant à la fois des flux nutritifs et des communautés de zooplancton distincts.

1. Scénario « passif »

La distribution de la biomasse est uniquement déterminée par le transport passif, sans recours au modèle NPZ. Pour cela la salinité mesurée *in situ*, présenté dans le chapitre précédent comme un bon marqueur hydrologique du NBF (cf. sous-section 4.1.1) est utilisée comme traceur passif des régions A, F et B.

Deux hypothèses sont testées :

1. Transition hydrodynamique : Dans ce scénario le front est considéré comme une zone

de transition hydrodynamique entre deux masses d'eau. Cette simulation constitue une approche de base pour explorer les conditions au front menant à la formation d'une communauté frontale, en représentant l'interaction entre deux masses d'eau contrastées, et est donc dans la suite couplée au modèle NPZ. Cela permet d'évaluer la contribution du mélange passif entre deux masses d'eau contribuant à la structuration d'une communauté phytoplanctonique.

2. Focalisation hydrodynamique :

Présenté comme second mécanisme expliquant la communauté frontale (cf. [section 4.4](#)), ce scénario considère le front comme un couloir advectif. Cette simulation a pour objectif de tester si l'hypothèse de focalisation hydrodynamique est plausible ou non comme mécanisme ayant contribué à la formation de la communauté frontale durant la campagne.

2. Scénario « actif »

Dans ce scénario, la distribution de la biomasse résulte du transport passif, sous l'hypothèse de « transition hydrodynamique », combiné à un apport différentiel en nutriments (N_{supply}) de part et d'autre du front.

Cette approche se base sur celle de MESSIÉ et CHAVEZ (2017) développée pour simuler l'effet des *upwellings* côtiers sur la production planctonique au large de la côte californienne. Dans leur modèle, N_{supply} , unique forçage externe du NPZ, est initialisé sur une bande unidimensionnelle correspondant à la position de l'*upwelling* près de la côte. Ici, la condition initiale est améliorée pour représenter une zone en pleine mer, et N_{supply} est donc initialisé sur une carte bidimensionnelle.

Les travaux de JOËL et al. (2025) montrent que, durant BioSWOT-Med, la région cyclonique A (ADT faible) présente des gradients de nutriments plus marqués et une nutricline moins profonde que la région anticyclonique B (ADT élevée), soulignant le rôle structurant de la dynamique physique de fine-échelle sur la distribution des nutriments. Par ailleurs, les flux de phosphate présentent une relation linéaire avec la hauteur de surface de l'eau (SSH), avec des flux plus faibles pour une SSH plus élevée et inversement pour des flux plus forts ([figure 5.2](#)). Une matrice tridimensionnelle (longitude × latitude × temps) de l'apport en nutriments (N_{supply}) est alors construite à partir des cartes journalières de l'ADT dérivée de SWOT.

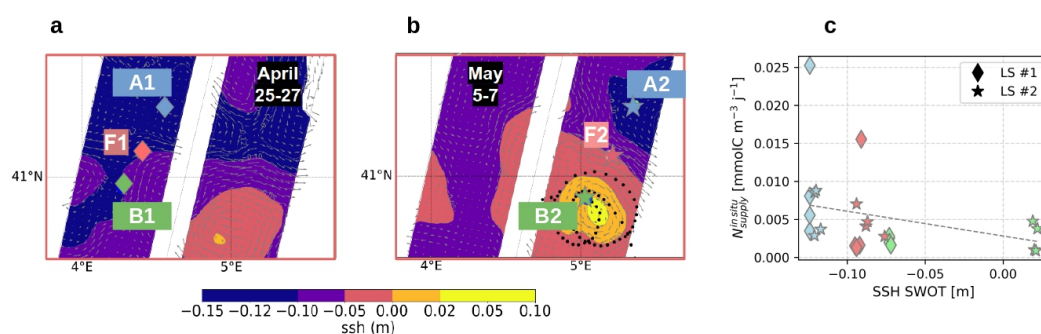


FIGURE 5.2. – Positions des LS durant lesquelles des flux de phosphate ont été estimés. **a** Carte de la SSH et des LS #1 réalisées avant les CFT (*courtesy* Aude Joel). **b** Carte de la SSH et des LS #2 (*courtesy* Aude Joel). **c** Flux de phosphate estimés *in situ* sur les stations #1 et les stations #2, à partir de quatre réplicats par station. Les marqueurs bleus représentent les stations A1 et A2, les marqueurs rouges représentent les stations F1 et F2, les marqueurs verts représentent les stations B1 et B2. Ces flux *in situ* en surface ont été estimés par Robin Rolland et Aude Joël, à partir des profils verticaux de turbulence permettant d’estimer le coefficient de diffusion et des gradients de concentration en phosphate au-dessus de la profondeur de phosphacline, selon la méthode décrite par DU et al. (2017). Les flux sont exprimés ici en $mmolC m^{-3} j^{-1}$, en considérant un rapport stœchiométrique $C : P$ de 130 : 1 (PULIDO-VILLENA et al., 2021) et en intégrant sur la profondeur de la phosphacline, qui varie entre 40 et 85 m selon les réplicats.

3. Scénario « réactif »

La distribution de la biomasse résulte du transport passif, sous l’hypothèse de « transition hydrodynamique », combinée à une prédation différenciée de part et d’autre du front, représentée par les paramètres $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$. Le front observé durant BioSWOT-Med sépare deux régimes zooplanctoniques distincts en termes d’abondance, respectivement associés aux masses d’eau A et B (DURANSON et al., 2025). Dans les 100 premiers mètres de la colonne d’eau, les communautés zooplanctoniques diffèrent de part et d’autre du front : au nord (région A), elles sont dominées par de plus gros copépodes et une abondance plus élevée d’herbivores, tandis qu’au sud (région B) elles se caractérisent par de plus petits copépodes et une abondance plus élevée de carnivores.

Cette distinction spatiale est traduite dans le modèle par des taux de broutage maximal ($g_{max,1}$ et $g_{max,2}$) différents dans les régions A et B. Ces taux de broutage, initialement constant (cf. chapitre 3) sont désormais modélisés de manière dynamique dans le temps et l’espace au moyen d’une matrice tridimensionnelle, de la même manière que N_{supply} .

4. Scénario « actif/réactif »

Ce scénario combine le transport passif, sous l’hypothèse de « transition hydrodynamique »,

le scénario actif avec un apport différentiel en nutriments et le scénario réactif avec une prédation différenciée de part et d'autre du front.

5.1.2. Paramètres N_{supply} , $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$

Le choix des paramètres N_{supply} , $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ pour les scénarios actif, réactif et actif/réactif repose à la fois sur les observations issues de la campagne BioSWOT-Med et sur les simulations 0D du modèle NPZ.

Durant la campagne, la biomasse totale de phytoplancton était plus élevée dans la masse d'eau A que dans la masse d'eau B (cf. [chapitre 3](#), [figure 4.10](#)). Le R-ratio *in situ*, défini comme le rapport $\frac{P_1}{P_1+P_2}$, est calculé en considérant P_1 les pico et les petits nano (OraPicoProk, HflrPico, RedPico, RedNano, HfNano) et P_2 les plus gros nano (HflrNano, et HsNano). Le R-ratio *in situ* moyen vaut 0,3 dans la région A (station A2) et 0,6 dans la région B (station B2). La région B présente donc une plus importante proportion de P_1 .

Sur cette base, les paramètres N_{supply} , $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ sont choisis de façon à vérifier les conditions suivantes :

- R-ratio plus faible dans A que dans B,
- Biomasse totale plus élevée dans A que dans B.

Une exploration de plages de valeurs est menée pour chacun des paramètres, afin d'identifier celles qui respectent ces conditions. Ces plages ne sont pas choisies arbitrairement : leur justification est donnée ci-dessous pour N_{supply} puis pour le couple $g_{max,1}/g_{max,2}$.

5.1.2.1. Choix d'une plage de valeurs pour N_{supply}

Les flux de phosphate estimés aux LS, à partir des gradients de concentration en phosphate et des mesures de turbulence, sont présentés sur la [figure 5.2](#). Ces flux varient entre 0,001 et 0,025 $mmolC m^{-3} j^{-1}$, avec des valeurs intermédiaires aux stations F (rouge), comparées à celles des stations A (bleu) et B (vert). Les flux sont plus élevés dans les stations A que dans les stations B.

Les simulations 0D montrent que, pour les valeurs de N_{supply} mesurées *in situ* ($< 0,045 mmolC m^{-3} j^{-1}$), aucun équilibre de coexistence entre P_1 et P_2 n'est atteint : le R-ratio tend alors vers 1 (cf. [figure 5.3](#) et [chapitre 3](#), [figure 3.7](#)). Il est donc nécessaire de considérer des flux de nutriments plus élevés, permettant la coexistence.

À partir du R-ratio en fonction de N_{supply} (figure 5.3), les valeurs sont choisies de manière à garantir un équilibre de coexistence avec des R-ratio de 0,1 pour la valeur de N_{supply} dans A et de 0,3 pour la valeur de N_{supply} dans B. Les valeurs retenues sont :

- A : $N_{supply} = 0,055 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$.
- B : $N_{supply} = 0,045 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$.

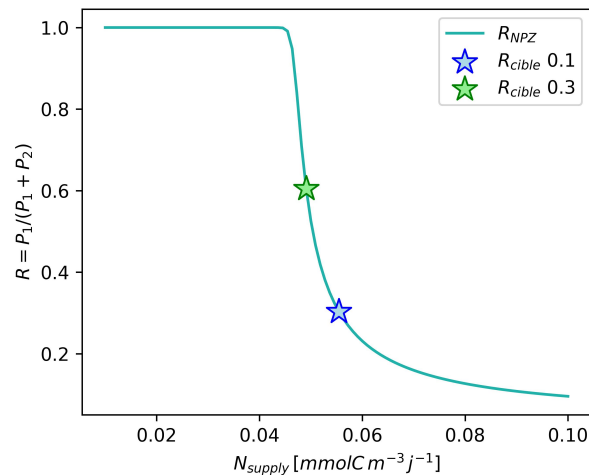


FIGURE 5.3. – R-ratio modélisé en fonction de N_{supply} . Les étoiles représentent les valeurs de N_{supply} choisies selon le R-ratio cible de 0,3 pour A et de 0,6 pour B.

5.1.2.2. Choix d'une plage de valeurs pour le couple $g_{max,1}/g_{max,2}$

Les paramètres $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ déterminent les conditions de dominance et de coexistence entre P_1 et P_2 (cf. chapitre 3, figure 3.11).

Dans les scénarios réactif et actif/réactif, les valeurs de $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ sont déterminées séparément pour les stations A et B, en recherchant le couple de paramètres qui satisfait simultanément les conditions de biomasse totale et de R-ratio observées *in situ* :

- Scénario réactif : N_{supply} est fixée identiquement en A et B, à la moyenne des valeurs issues du scénario actif, soit $0.052 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$,
- Scénario actif/réactif : les valeurs de $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ obtenues pour le scénario réactif sont utilisées, en vérifiant que les conditions *in situ* soient respectées avec $N_{supply} = 0,055 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ en A et $N_{supply} = 0,049 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ en B.

La gamme explorée pour les paramètres $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ est choisie de manière à englober les valeurs par défaut du modèle (cf. chapitre 2, tableau 2.4), soit $g_{max,1} = 3,89 \text{ j}^{-1}$ et $g_{max,2} = 0,43 \text{ j}^{-1}$. Les intervalles retenus sont (figure 5.4) :

- $g_{max,1} : 1 - 5 j^{-1}$
- $g_{max,2} : 0,1 - 1 j^{-1}$

Les couples de paramètres finalement sélectionnés pour le scénario réactif et actif/réactif sont :

- A : $g_{max,1} : 4,03 j^{-1}$ et $g_{max,2} : 0,38 j^{-1}$
- B : $g_{max,1} : 3,75 j^{-1}$ et $g_{max,2} : 0,45 j^{-1}$

Enfin, il est à noter que pour des valeurs de $g_{max,1}$ inférieures à $3,53 j^{-1}$, le modèle calcule systématiquement un R-ratio égal à 1, ce qui explique pourquoi les valeurs retenues de j^{-1} sont relativement élevées.

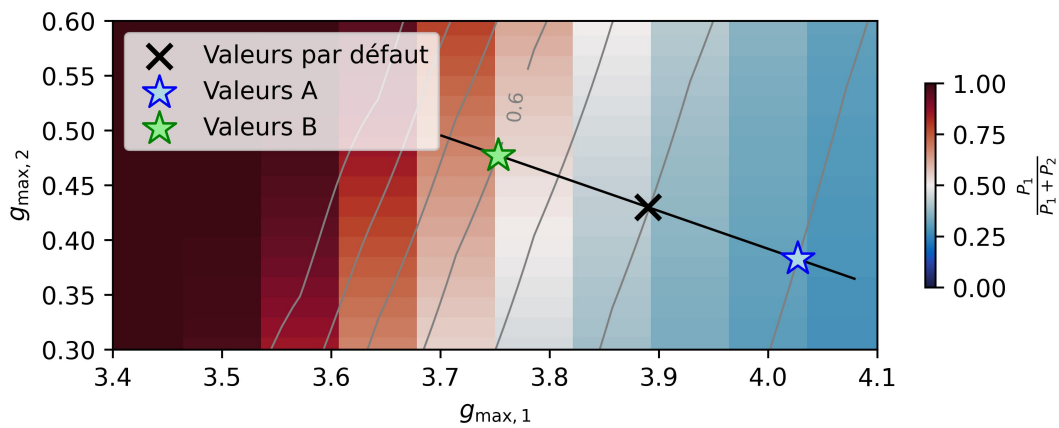


FIGURE 5.4. – Choix des paramètres $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ dans le scénario réactif. La croix noire représente le couple $g_{max,1}/g_{max,2}$ par défaut. La droite noire représente la droite perpendiculaire aux isolignes de R-ratio passant par le couple de valeur par défaut. Les étoiles indiquent les paramètres finalement retenus : étoile bleue pour la région A et étoile verte pour la région B.

Le [tableau 5.1](#) synthétise les valeurs moyennes de concentration en phosphate, de biomasse totale de phytoplancton et de zooplancton, ainsi que le R-ratio, mesurées *in situ* et simulées par le modèle dans les trois scénarios.

La [figure 5.5](#) montre l'évolution de N_{supply} ainsi que des paramètres $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ le long des trajectoires Lagrangiennes. Lorsqu'une particule franchit le front, défini par le seuil d'ADT de -0,05 m, les valeurs de ces trois paramètres varient, générant ainsi un environnement biogéochimique transitoire pour P_1 et P_2 .

TABLEAU 5.1. – Comparaison des valeurs de concentration et de biomasse *in situ* et modélisées dans les trois scénarios, pour les régions A et B. Les valeurs *in situ* sont calculées durant les stations A2, F2 et B2. La biomasse de zooplancton *in situ* correspond à celle des copépodes dominants durant la campagne. Les valeurs modélisées sont obtenues de façon à obtenir à l'équilibre un R-ratio égal à celui *in situ*.

Variable [mmolC m^{-3}]	<i>In situ</i>	Actif	Réactif	Actif/Réactif
Région A				
PO ₄	1.23	0.25	0.24	0.24
P _{tot} (P ₁ +P ₂)	1.38	1.01	0.98	1.25
Z _{cop}	0.26	0.45	0.43	0.45
R-ratio	0.17	0.10	0.10	0.10
Région B				
PO ₄	1.22	0.24	0.25	0.24
P _{tot} (P ₁ +P ₂)	0.69	0.47	0.51	0.29
Z _{cop}	0.13	0.41	0.43	0.41
R-ratio	0.26	0.30	0.30	0.30

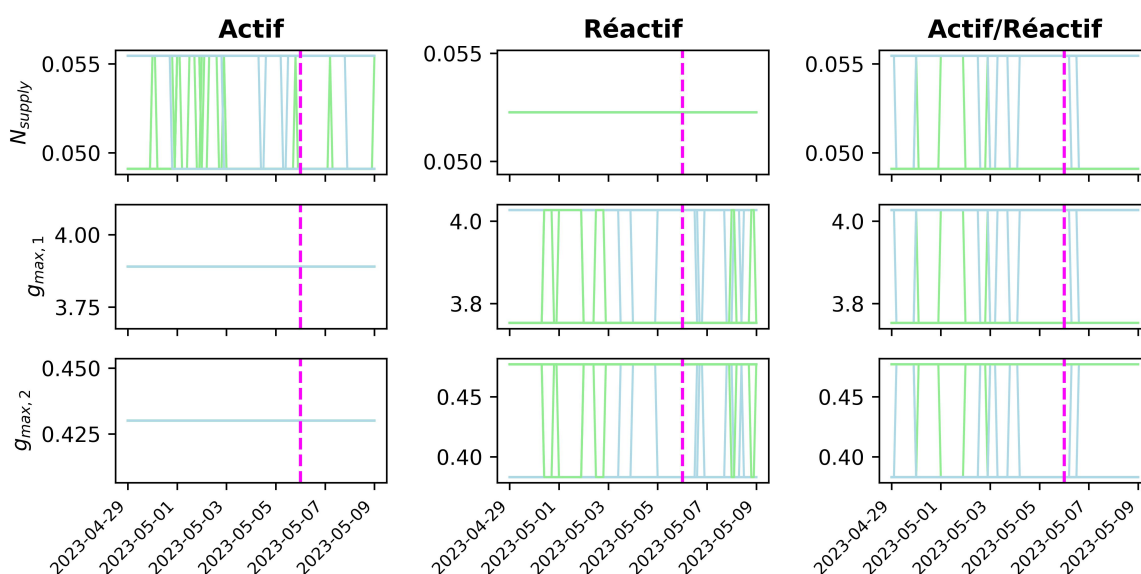


FIGURE 5.5. – Exemple de séries temporelles pour 20 particules sélectionnées aléatoirement dans les simulations du 29 avril, illustrant l'évolution de N_{supply} [$\text{mmolC m}^{-3} \text{ j}^{-1}$], $g_{max,1}$ et $g_{max,2}$ [j^{-1}] selon les trois scénarios. Les courbes vertes correspondent aux particules initialement relâchées dans la région B, tandis que les courbes bleues correspondent à celles relâchées dans la région A. La fréquence de transition des valeurs de paramètres est le résultat des passages successifs des particules numériques au travers du front.

5.1.3. Implémentation des scénarios

Les simulations sont initialisées aux différentes dates comprises entre le 25 avril et le 6 mai, couvrant la période des CFT et des LS. Pour chaque jour d'initialisation, les trajectoires Lagrangiennes sont calculées sur une période d'advection s'étendant jusqu'au 6 mai, avec un pas de temps de 0,1 jour. La durée totale d'advection, soit 12 jours (du 25 avril au 6 mai), est cohérente avec l'échelle temporelle caractéristique des fronts de fine-échelle (MCWILLIAMS, 2019).

Pour rappel, le front identifié lors de BioSWOT-Med correspond à la zone de transition entre une région cyclonique (A) et une région anticyclonique (B). Les cartes d'ADT indiquent que ce front est associé à une valeur d'ADT d'environ $-0,05$ m, seuil spatialement cohérent avec le gradient de salinité mesuré le long de la trajectoire du navire (figure 5.6). Ce critère en ADT est utilisé dans la suite pour définir différents scénarios numériques.

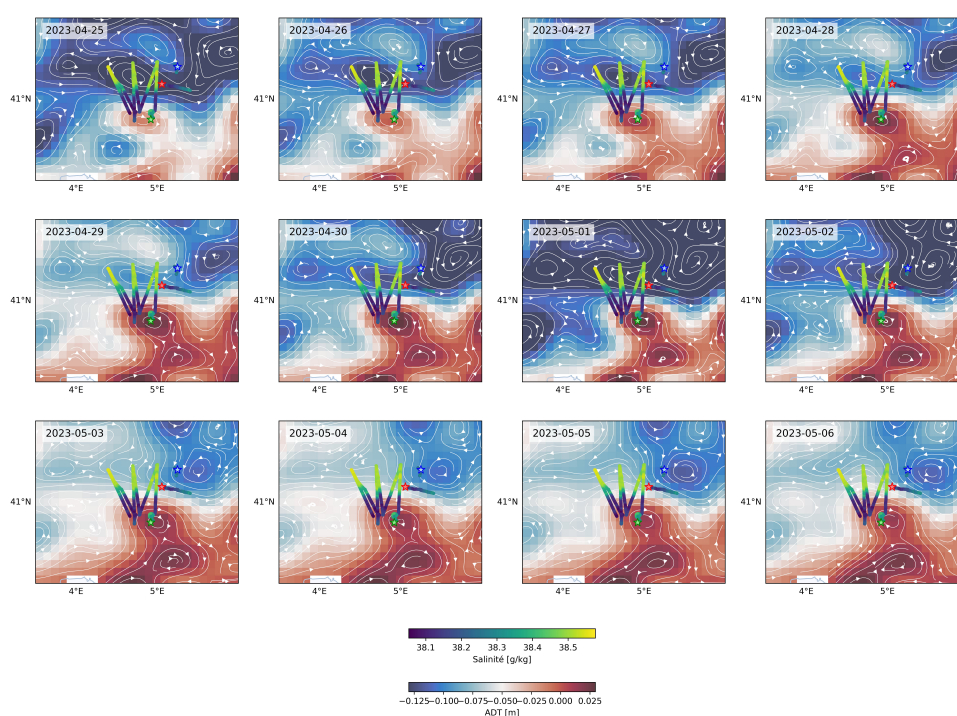


FIGURE 5.6. – Cartes de l'ADT (cf. produit MIOST, [tableau 2.1](#)) aux dates d'initialisation et d'advection des simulations Lagrangiennes (du 24 avril au 6 mai). La salinité mesurée sur le CFT et aux LS (indiquées par des étoiles) est également affichée.

Sous l'hypothèse de transition hydrodynamique les particules Lagrangiennes associées à des valeurs d'ADT inférieures à $-0,05$ m (figure 5.6) sont attribuées à la région A, tandis que celles

dont les valeurs dépassent ce seuil sont associées à la région B (figure 5.7). Les particules numériques représentant les régions A et B sont initialisées à partir de la salinité moyenne mesurée aux stations A2 (38,49 g/kg) et B2 (38,15 g/kg), respectivement.

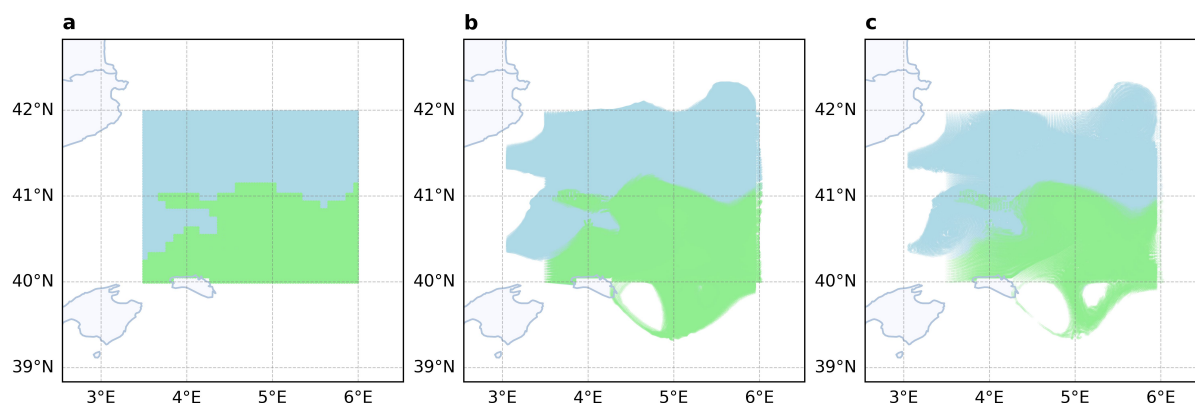


FIGURE 5.7. – Cartes des positions de l'ensemble des particules numériques pour l'hypothèse « transition hydrodynamique ». **a** Positions initiales. **b** Trajectoires. **c** Positions finales au 6 mai. Les points bleus correspondent au label A et les verts au label B.

Sous l'hypothèse de focalisation hydrodynamique les particules associées au front sont définies comme celles initialement localisées dans une bande d'ADT autour de la valeur seuil de $-0,05$ m (figure 5.6) comprise entre $-0,06$ m et $-0,04$ m (figure 5.8), et caractérisées par la salinité moyenne de la station F2 (38,30 g/kg). Les particules sont initialement placées à l'ouest de la station F2 (longitude $< 4,5^\circ\text{E}$), de manière à tester l'hypothèse selon laquelle la station F2 est alimentée par advection (figure 5.8a).

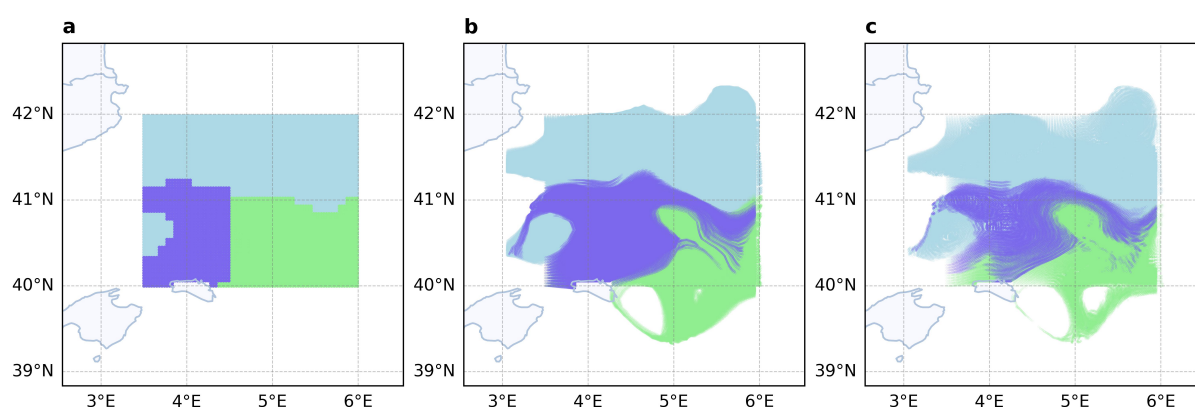


FIGURE 5.8. – Même figure que figure 5.7 mais pour l'hypothèse de focalisation hydrodynamique. Les points violets correspondent à la masse d'eau piégée dans le front.

La figure 5.9 présente les cartes Eulériennes du 6 mai de salinité (utilisé comme traceur passif) pour ces deux hypothèses, ainsi que la comparaison avec la salinité mesurée *in situ*.

Cette figure montre que le front est en effet une zone de transition et de mélange entre les propriétés passives des régions A et B. L'hypothèse de focalisation hydrodynamique permet de reproduire le signal de salinité autour de 38,38 g/kg retrouvé *in situ* dans le front (figure 5.9b). De plus, la position finale des particules de cette simulation au-delà de 4.5°E indique la présence de particules d'origine différente à l'Est (figure 5.8c). Ces deux observations numériques indiquent que l'hypothèse d'une advection d'ouest en est d'une communauté d'origine différente est plausible.

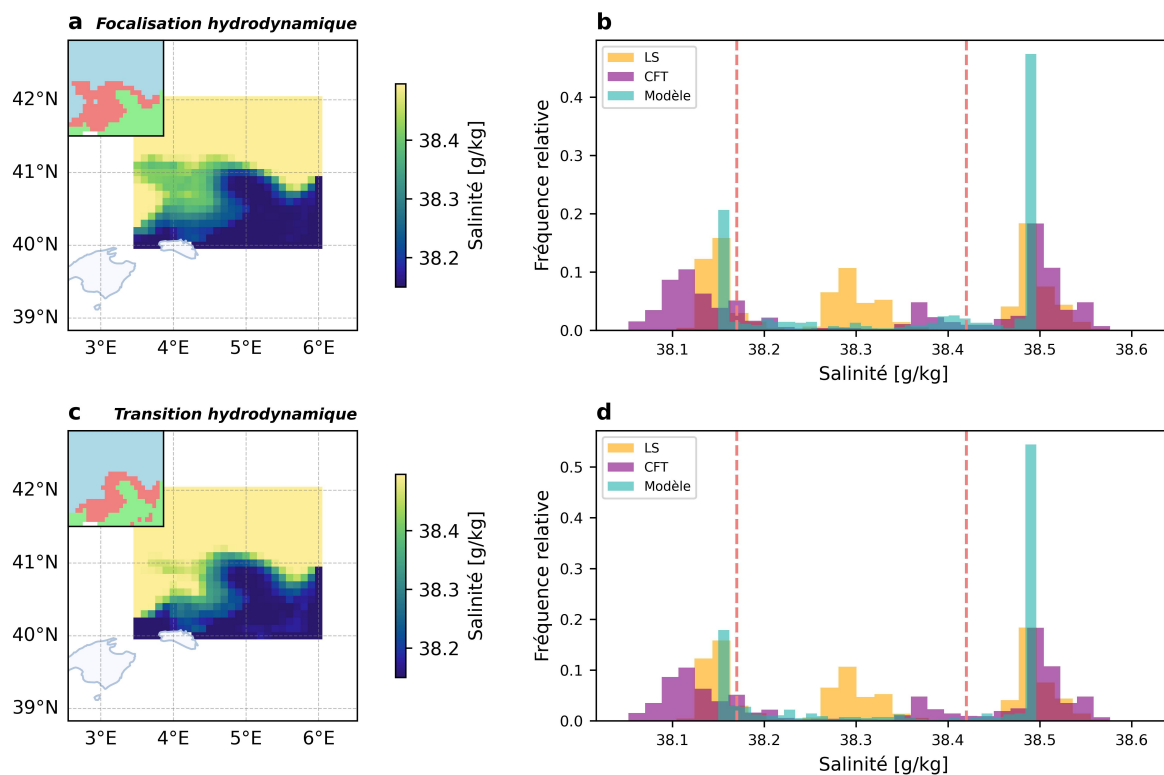


FIGURE 5.9. – Définition de la région frontale à partir du scénario passif. **a-c** Carte de salinité pour l'hypothèse de focalisation hydrodynamique et de transition hydrodynamique. Les fenêtres en haut à gauche représentent les régions A (bleu), F (rouge) et B (vert) définies à partir des seuils de salinité à 38,17 et 38,42 g/kg, définies comme les limites *in situ* du front, calculées à partir du modèle GMM (cf. chapitre 4, figure 4.1). **b-d** Histogrammes de la fréquence relative de la salinité modélisée (bleu) et de la salinité *in situ* mesurée le long des CFT (violet) et durant les LS (orange), pour les deux hypothèses passives. Les lignes verticales rouges indiquent les seuils de salinité à 38,17 et 38,42 g/kg.

5.1.4. Distribution spatiale finale avec simulation du mélange horizontal

L'objectif est de créer des cartes eulériennes de la distribution des traceurs passif et biogéochimique (salinité et variable du modèle NPZ) en extrayant les trajectoires Lagrangiennes au 6 mai, date de la station F2, de chaque simulation. Ces cartes sont obtenues par combinaison des simulations initialisées chaque jour entre le 24 avril et le 6 mai, afin de maximiser la robustesse des résultats. La grille d'initialisation est choisie suffisamment fine, avec un pas de $0,03^\circ$, pour couvrir intégralement la zone d'étude sans lacune. Les cartes du 6 mai sont générées par des histogrammes multidimensionnels à l'aide de la fonction développée sur matlab appelée *histcn* (LUONG, 2025).

Histcn

Histcn permet de construire un histogramme multidimensionnel à partir d'un nuage de points dans un espace à N dimensions. Cela revient à compter le nombre de points tombant dans chaque pixel (bin) d'une grille définie dans l'espace. *Histcn* permet également d'accumuler des valeurs de traceurs associées à ces points dans chaque bin et d'y appliquer des fonctions statistiques telles que la moyenne.

Dans les simulations Lagrangiennes, les particules suivent uniquement l'advection imposée par le champ de courant, sans diffusion. L'application de *Histcn* avec l'opération d'accumulation de la moyenne calcule la moyenne des traceurs (par exemple, la biomasse) dans chaque maille de la grille. Cette valeur correspond à la moyenne spatiale locale, agissant comme un lissage des valeurs.

Ce lissage est équivalent, du point de vue physique, à une diffusion de type Fick : il engendre une tendance à l'homogénéisation des concentrations à petite échelle, similaire à l'effet d'un terme diffusif dans une équation de transport eulérien.

Choix de la maille de grille

Ce travail a été réalisé dans le cadre du stage de Licence 3 de Breandan Cinato.

Les cartes finales, construites avec la fonction *histcn*, utilisent une grille de résolution moins fine que celle employée pour l'initialisation des particules. Des particules initialement situées dans des mailles voisines peuvent ainsi se retrouver agrégées dans une même maille. Cette agrégation permet de calculer la moyenne de leurs propriétés au sein de chaque maille, ce qui confère aux cartes un sens physique : elle simule un effet de mélange local analogue à une diffusion de type Fick. La taille de la maille choisie pour représenter les résultats doit donc être cohérente avec cette diffusion numérique Lagrangienne afin que les cartes reflètent correctement la variabilité spatiale des traceurs.

Les déplacements des particules numériques au cours des simulations sont notés Δx [m]. La variance quadratique moyenne des déplacements, notée Δr^2 [m^2], quantifie l'étalement spatial des particules. La taille de maille effective Δx peut alors être estimée comme la racine carrée de cette variance :

$$\Delta x = \sqrt{\langle(\Delta r)^2\rangle}$$

Avec,

$$\Delta r^2 = 4Dt$$

où D est le coefficient de diffusion [m^2/s] et t le temps de simulation [s].

Le coefficient de diffusion peut être estimé à partir des trajectoires Lagrangiennes (PROVENZALE et al., 2008; DE DOMINICIS et al., 2012; WAGNER et BEALS, 2019). Sous l'hypothèse d'un champ de vitesses aléatoire non corrélé dans le temps (sans mémoire des déplacements passés), le déplacement quadratique moyen des particules croît linéairement avec le temps. Le coefficient de diffusion effectif D_{eff} est alors obtenu comme la pente de la courbe de variance des déplacements en fonction du temps :

$$D_{\text{eff}} = \frac{1}{4} \frac{d}{dt} \langle(\Delta r)^2\rangle$$

Avec,

$$\langle(\Delta r)^2\rangle(t) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left[(x_i(t) - \bar{x}(t))^2 + (y_i(t) - \bar{y}(t))^2 \right]$$

où $x_i(t)$ et $y_i(t)$ sont les coordonnées des particules à l'instant t et $\bar{x}(t)$, $\bar{y}(t)$ sont les coordonnées du barycentre des particules i (longitude et latitude) à l'instant t :

$$\bar{x}(t) = \frac{\sum_{i=1}^N \rho_i x_i(t)}{\sum_{i=1}^N \rho_i}, \quad \bar{y}(t) = \frac{\sum_{i=1}^N \rho_i y_i(t)}{\sum_{i=1}^N \rho_i}$$

L'application de ce calcul sur 12 jours d'advection donne une valeur de D de $349 \text{ m}^2/\text{s}$, cohérente avec d'autres valeurs calculées en mer Méditerranée (DE DOMINICIS et al., 2012). La maille de grille associée correspond alors à 10417 m , soit $\sim 10 \text{ km}$.

5.2. Modélisation de la communauté frontale

Les cartes du 6 mai (date correspondant à la station F2) des variables biogéochimiques simulées pour les scénarios actif, réactif et actif/réactif sont présentées dans la [figure 5.10](#), la [figure 5.11](#) et la [figure 5.12](#). Elles mettent en évidence une distribution bimodale des variables de part et d'autre du front.

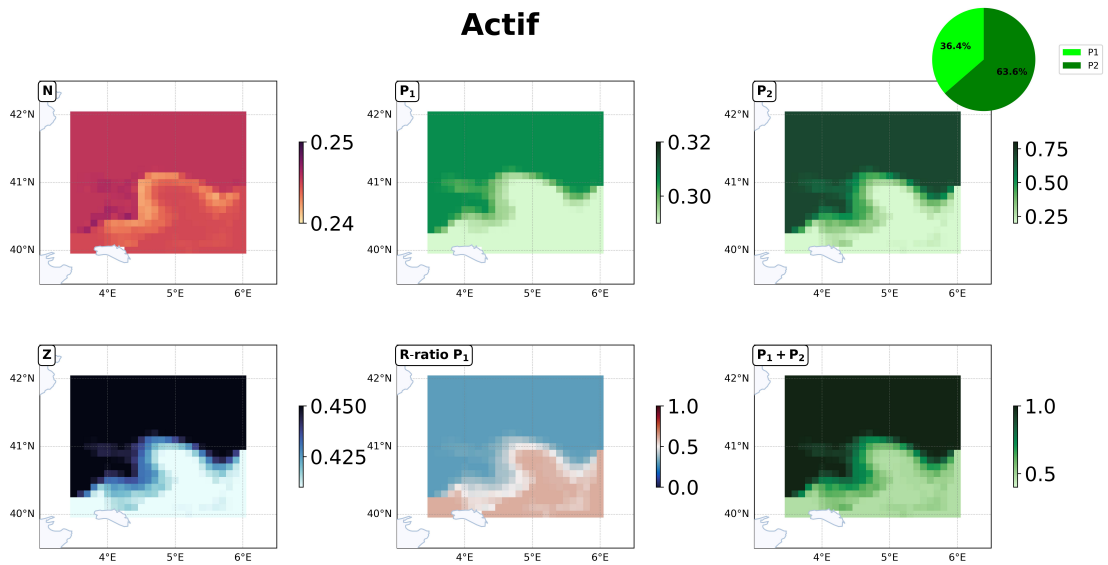


FIGURE 5.10. – Cartes de la concentration et de la biomasse [$mmolC m^{-3}$] de N , P_1 , P_2 , Z et $P_1 + P_2$, ainsi que du R-ratio ($\frac{P_1}{P_1+P_2}$), simulées au 6 mai pour le scénario « actif ». Le diagramme sectoriel en haut à droite indique la proportion moyenne de P_1 et P_2 sur toute la région simulée.

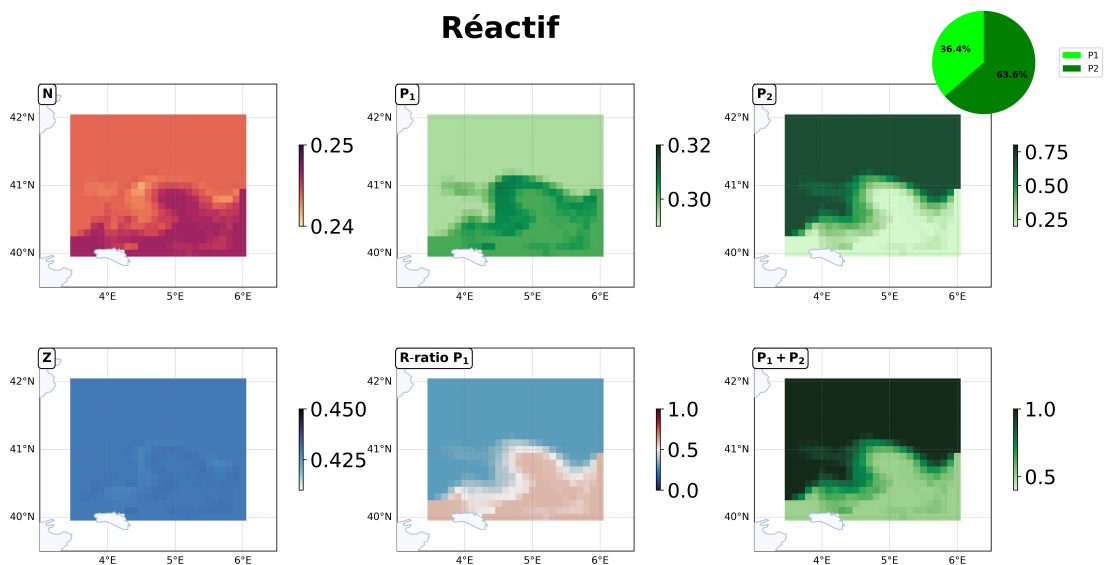


FIGURE 5.11. – Pareil que la figure 5.10 mais pour le scénario « réactif ».

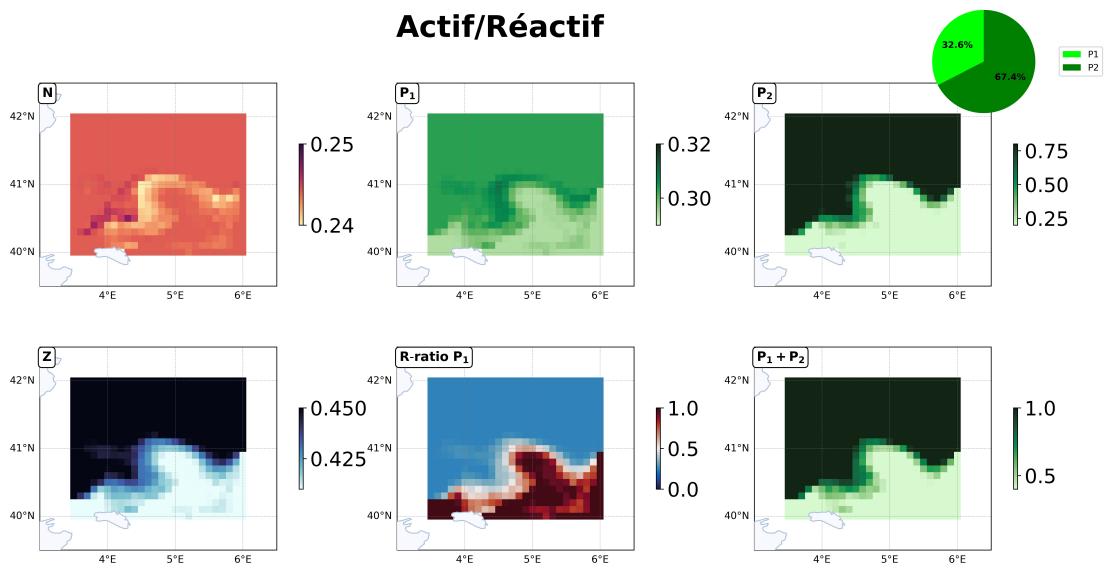


FIGURE 5.12. – Pareil que la figure 5.10 mais pour le scénario « actif/réactif ».

Des similitudes et des différences notables apparaissent entre les scénarios :

- Dans le front, les trois scénarios présentent un minimum de concentration en phosphate (en notant que les différences entre A, B et le front sont très faibles : inférieures à 3%),

- la biomasse phytoplanctonique est généralement transitoire dans le front, avec des valeurs totales, ainsi que pour P_1 et P_2 , plus élevées au nord qu’au sud, à l’exception de P_1 dans le scénario réactif. Par ailleurs, dans les scénarios réactif et actif/réactif, P_1 présente un maximum localisé au niveau du front (similaire à N, les différences de P_1 sont très faibles : inférieures à 6%),
- la biomasse zooplanctonique est intermédiaire dans le front pour les scénarios actif et actif/réactif, mais atteint un minimum dans le scénario réactif entouré d’un maximum,
- Enfin, le R-ratio montre une composition relative distincte dans la région F par rapport aux régions A et B, dans chacun des scénarios. Dans le front, il est proche de 0.5, traduisant une coexistence équilibrée de P_1 et P_2 .

À l’échelle de l’ensemble de la zone d’étude, la composition relative indique que, dans les trois scénarios, P_2 domine la communauté phytoplanctonique totale (cf. diagramme en secteur).

La [figure 5.13](#) illustre un exemple de série temporelle des variables du modèle pour une particule numérique initialement dans la région B, effectuant un aller-retour à travers le front, dans les trois scénarios. Le passage du front modifie le flux de nutriments et les taux de broutage maximal, perturbant ainsi l’état d’équilibre du modèle dans cette région transitoire. Dans cet état dynamique, l’évolution des variables dépend du type de forçage et donc du scénario :

- Scénario actif : l’augmentation de N_{supply} stimule la concentration en nutriments, favorisant P_1 et P_2 . La consommation rapide de N entraîne ensuite une diminution de sa concentration,
- Scénario réactif : $g_{max,1}$ augmente lors du passage dans le front, freinant temporairement P_1 . Par effet cascade, la biomasse zooplanctonique Z est également freinée, conduisant à un minimum dans le front. La diminution de Z permet ensuite une augmentation de P_1 et, par conséquent, une consommation correspondante de N , qui présente alors des minimums locaux dans le front,
- Scénario actif/réactif : lors du passage dans le front, $g_{max,1}$ et N_{supply} augmentent simultanément. Cette combinaison freine initialement P_1 , mais la stimulation en nutriments accélère ensuite la croissance de P_1 et P_2 , de manière comparable au scénario réactif, mais avec une dynamique plus rapide.

Cette figure illustre un seul aller-retour, mais le transport passif contrôle la fréquence des passages à travers le front et, cumulativement, l’occurrence des mécanismes qui produisent une situation donnée ([figure 5.5](#)), comme celle observée sur les cartes du 6 mai. Ces simulations montrent que la dynamique de N , P_1 , P_2 et Z est médiée par le front, qui module les

forçages *bottom-up* et *top-down*, créant ainsi une structuration des communautés entre A et B mais également la formation d'une communauté distincte dans le front lui-même.

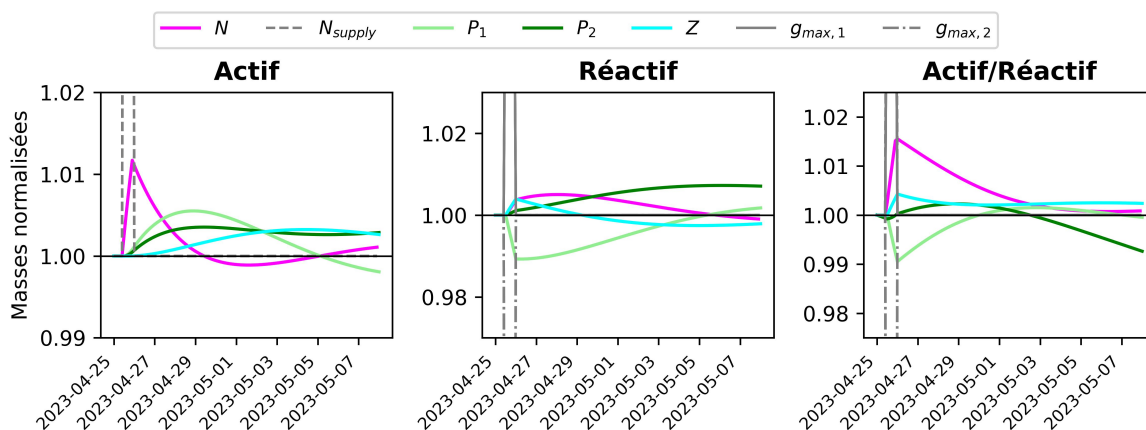


FIGURE 5.13. – Exemples d'une série temporelle initialisée le 25 avril des variables N , P_1 , P_2 et Z [$mmolC m^{-3}$], normalisée par leur valeur à l'équilibre (à t_0). Les courbes concernent une particule initialement dans la région B, faisant un aller-retour à travers le front. Lorsque la particule traverse le front, les valeurs de N_{supply} et $g_{max,i}$ transitionnent (courbes grises pointillées).

Pour évaluer l'influence des trois scénarios (actif, réactif et actif/réactif) sur la structuration biogéochimique de la région frontale, les valeurs de N , P_1 , P_2 et Z de chaque scénario sont comparées à celles obtenues sous mélange passif. Celles-ci sont dérivées du rapport de mélange obtenu à partir de la salinité modélisée, selon la méthode décrite au chapitre 4 (équation 4.1), en remplaçant ici les mesures *in situ* par les valeurs modélisées.

La figure 5.14 montre que, dans le front, la biomasse de P_1 et P_2 se situe entre celle des régions A et B, mais varie selon les scénarios : elle peut être égale, inférieure ou supérieure à la biomasse théorique sous mélange passif. Dans les trois scénarios, la biomasse de P_1 dans le front est proche de la biomasse passive, tandis que celle de P_2 est inférieure. Cela suggère que P_1 contrairement à P_2 est plus avantagé dans le front. Sans le scénario actif/réactif, P_1 et P_2 ont une biomasse dans le front inférieure à celle des deux autres scénarios.

Ces résultats indiquent que, quelle que soit la variabilité du forçage en jeu (*bottom-up* et/ou *top-down*), P_2 est défavorisé par les conditions frontales (barre rouge plus petite que la barre hachurée). Cependant, la différence avec la biomasse théorique reste faible pour chaque scénario et pour les deux phytoplanctons, soulignant la part importante du transport passif.

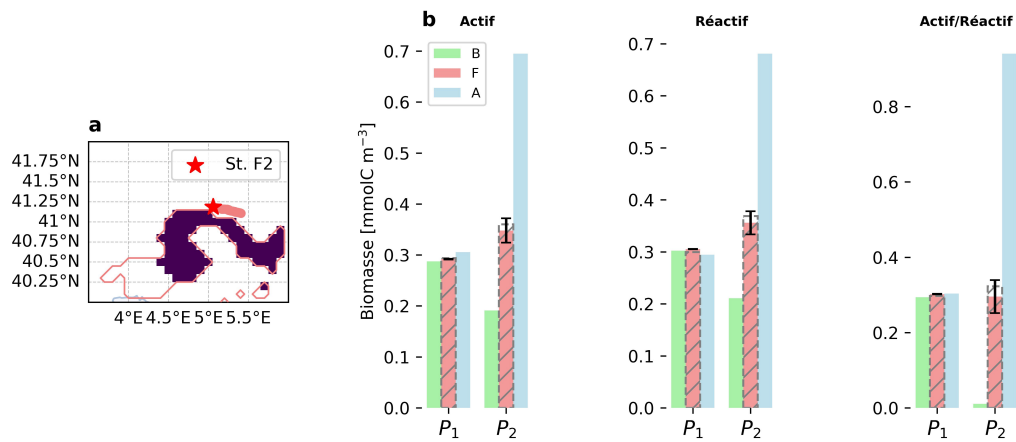


FIGURE 5.14. – Biomasse moyenne des communautés phytoplanctoniques dans les régions A, F et B modélisées. **a** Carte des pixels sélectionnés comme étant les plus proches de la station F2. **b** Composition relative moyenne de P_1 et de P_2 dans les régions A, F et B et pour les trois scénarios actif, réactif et actif/réactif. Les barres d’erreur représentent l’intervalle à 95% de la moyenne calculé sur tous les pixels identifiés dans **a**. Les barres hachurées en gris représentent la biomasse théorique moyenne sous mélange conservatif.

Afin de quantifier plus précisément les variations de biomasse associées aux différents scénarios, l’anomalie relative [%] est définie comme suit :

$$\text{Anomalie} = \frac{\text{var}_{\text{NPZ}} - \text{var}_{\text{passif}}}{\text{var}_{\text{passif}}} \times 100$$

Où, var_{NPZ} correspond à la valeur de concentration ou de biomasse obtenue avec le modèle Lagrangien couplé au modèle NPZ, tandis que $\text{var}_{\text{passif}}$ représente la valeur théorique obtenue uniquement sous l’effet du mélange passif.

La [figure 5.15](#) illustre, pixel par pixel, l’anomalie des variables du modèle NPZ pour chaque scénario. Ces cartes révèlent des variations par rapport au transport passif, certaines valeurs dépassant celles observées avec le seul mélange passif, tandis que d’autres y sont inférieures. En particulier, l’anomalie de P_2 peut dépasser 50% en valeur absolue, ce qui souligne que les forçages du modèle NPZ, à la fois *bottom-up* et *top-down*, façonnent une communauté distincte dans cette zone frontale.

P_2 est inférieure à la valeur théorique sous mélange passif dans les trois scénarios (anomalie < 0), tandis que P_1 est équivalent (anomalie proche de 0). Ces cartes révèlent, notamment pour P_2 , que la distribution de la biomasse n’est pas homogène dans le front : certains pixels

présentent une anomalie nulle, d'autres des valeurs positives pouvant atteindre plus de 10% en valeur absolue (P_2 dans le scénario actif). Cela est également observé pour Z qui présente une faible anomalie positive ou négative répartie de façon dichotomique dans le front. Cette hétérogénéité spatiale résulte du couplage entre la fréquence de passage des particules à travers le front, générant des perturbations plus ou moins fréquentes dans le modèle et modulant ainsi N_{supply} et $g_{max,1}/g_{max,2}$, avec pour conséquence des réponses dynamiques et corrélées des variables N , P_1 , P_2 et Z .

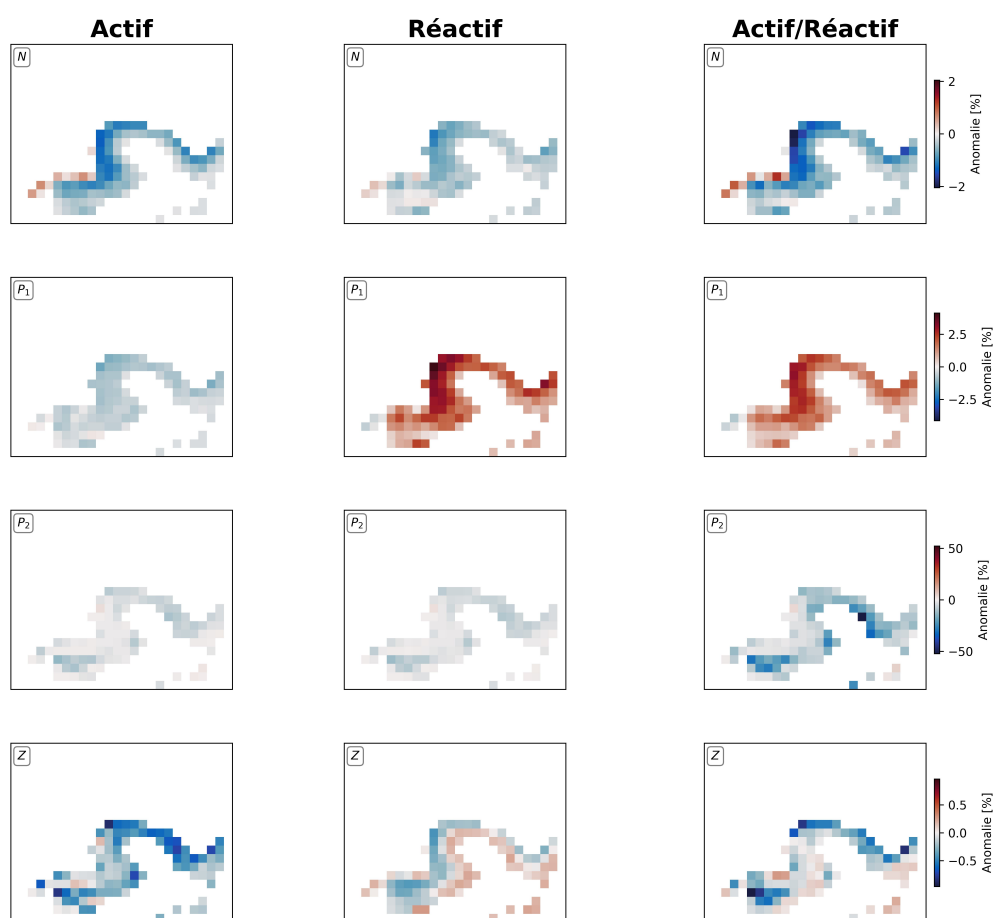


FIGURE 5.15. – Cartes du front pour le 6 mai montrant, pour chaque scénario (actif, réactif et actif/réactif), la variation relative des variables N , P_1 , P_2 et Z par rapport aux valeurs théoriques sous mélange passif.

Les simulations présentées ici, bien que basées sur une paramétrisation encore préliminaire, montrent que le transport passif, ainsi que les forçages *bottom-up* et *top-down* contrastés, constituent trois ingrédients conduisant à la formation d'une communauté frontale.

Le transport passif joue un rôle central : d'une part, il contrôle la distribution du phytoplancton, expliquant ainsi une part importante de la biomasse au niveau du front (figure 5.14) ; d'autre part, il influence la fréquence des transitions des flux biogéochimiques (figure 5.5). La distribution de la biomasse à l'intérieur du front diffère de celle d'un traceur passif tel que la salinité (figure 5.16), ce qui souligne l'importance des transitions des flux biogéochimiques.

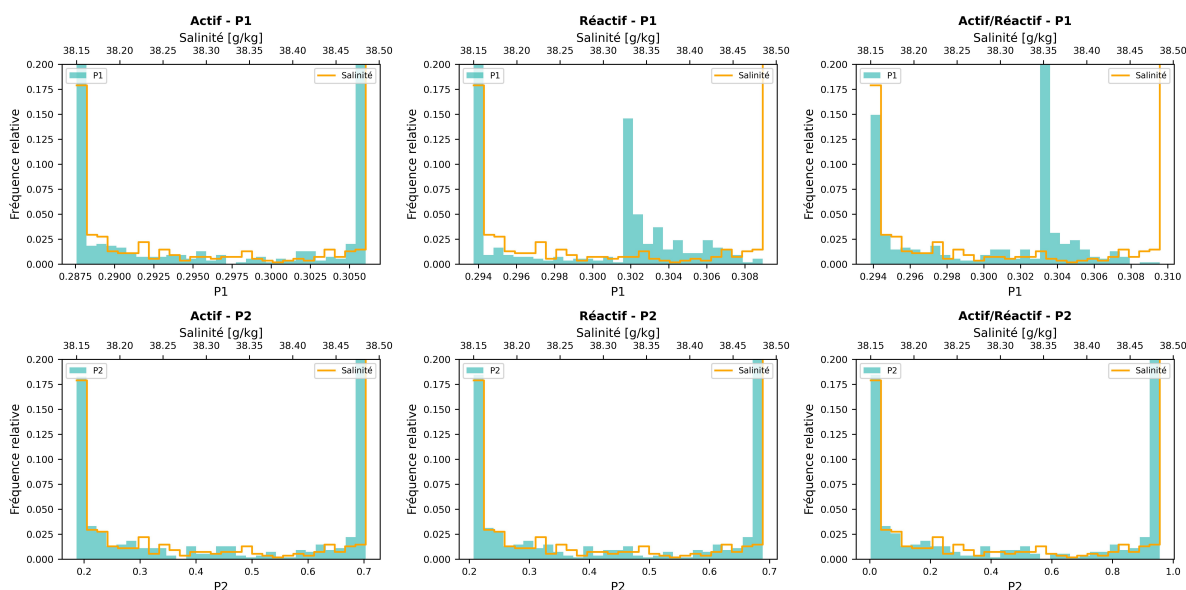


FIGURE 5.16. – Histogrammes de la fréquence relative de la biomasse de P_1 (haut) et P_2 (bas) et de la salinité (courbe bleue) pour les trois scénarios actif, réactif et actif/réactif. Les deux valeurs extrêmes des histogrammes correspondent à celles des régions A et B, le reste correspond au front..

5.3. Confrontation aux observations *in situ* et interprétation

En comparaison avec les observations *in situ*, le modèle reproduit, dans les trois scénarios, une répartition bimodale de la biomasse totale, avec une biomasse plus importante au nord qu'au sud du front. De plus, les cartes du R-ratio modélisé montrent que dans le front il y a une composition communautaire distincte des régions A et B, suggérant que l'ensemble des scénarios est capable de reproduire une communauté frontale.

Les réponses différenciées de P_1 et P_2 selon les scénarios (figure 5.14) permettent de comparer leur comportement avec celui des PFT observés *in situ*. Durant la campagne, certains PFT étaient défavorisés dans le front (catégories E- et T, T1/T2), tandis que d'autres ne l'étaient pas (catégorie E+).

Dans le modèle, P_1 et P_2 reproduisent des comportements analogues : dans les trois scénarios, P_1 se comporte comme un E+ et P_2 comme un E- ou T. Les données *in situ* ont montré que les E+ (dont HflrPico, HfNano considérés comme P_1 et HsNano considéré comme P_2) sont des PFT minoritaires, c'est-à-dire moins abondants que les autres. Cette caractéristique se retrouve de façon similaire dans les simulations, mais cette fois avec la biomasse : dans les trois scénarios P_1 représente une fraction plus faible de la biomasse totale et se comporte comme un E+ (figure 5.17). Il y a peu de différence entre les scénarios actif et réactif. Le scénario actif/réactif montre cependant des différences à la fois dans le front et dans les régions A et B. Cela montre que la combinaison des différents forçages influence la dynamique du système NPZ, et d'autant plus lorsqu'une variation du *bottom-up* est combinée à une variation du contrôle *top-down* (scénario actif/réactif).

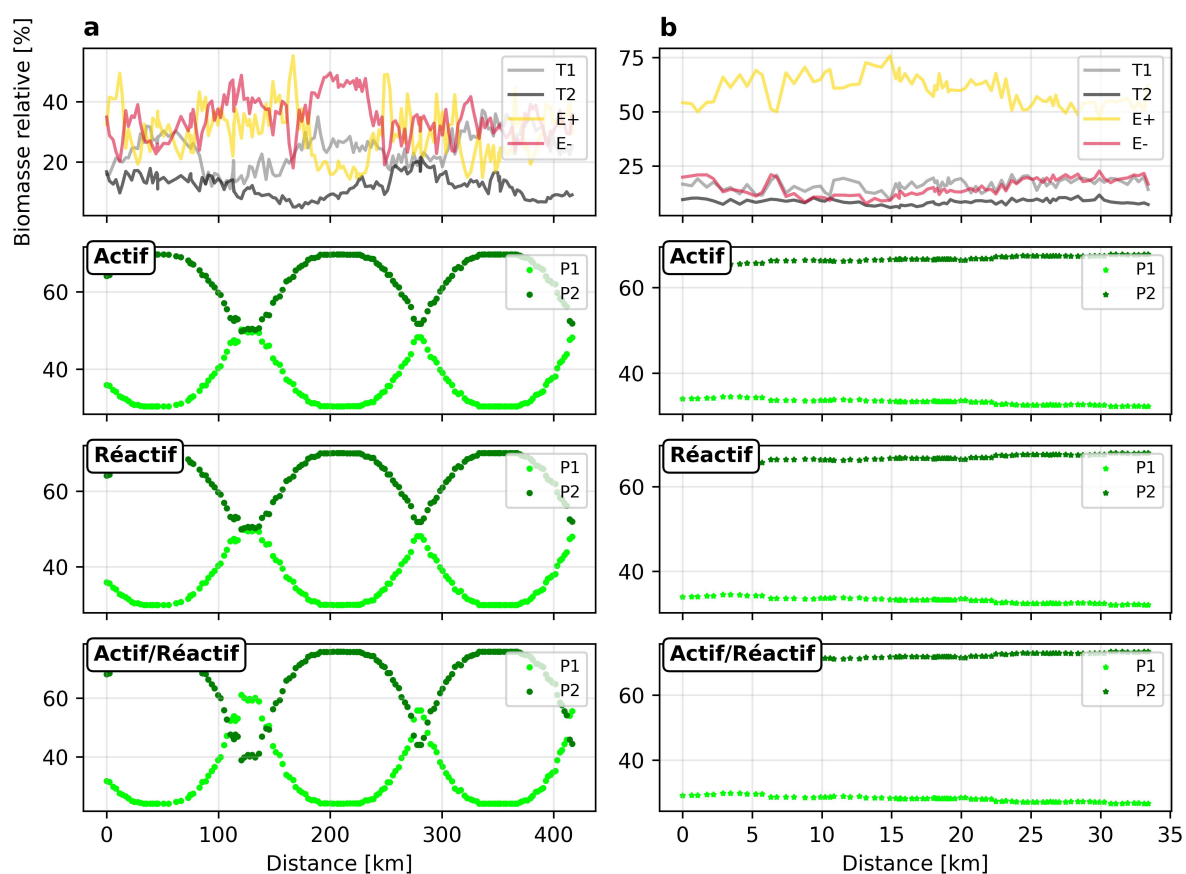


FIGURE 5.17. – Évolution de la biomasse relative *in situ* des groupes E+, E-, T1 et T2, ainsi que de la biomasse relative modélisée de P_1 et P_2 . **a** Le long des CFT; **b** le long de la station F2 pour les pixels de la figure 5.14a. Les valeurs modélisées correspondent aux moyennes des pixels du modèle situés dans un rayon de 0,5° autour de chaque point d'échantillonnage *in situ*.

Ces résultats suggèrent que chacun des scénarios proposés pourrait contribuer à expliquer la

structuration de la communauté frontale observée durant la campagne. Cependant, répondre de manière précise à la question « Quel mécanisme sous-tend la communauté frontale observée durant BioSWOT-Med? » nécessite d'estimer plus précisément ces paramètres à partir des données *in situ* afin d'identifier le scénario le plus probable.

Il est toutefois déjà possible de tirer quelques conclusions. Même sans prendre en compte la dynamique verticale - par exemple la subduction des cellules moins flottantes et le maintien en surface des cellules flottantes (mécanisme de subduction ségrégative) - des comportements distincts de P_1 et P_2 apparaissent dans le front. La communauté frontale pourrait émerger de l'interaction entre les perturbations hydrodynamiques liées à la nature transitoire du front en surface et les forçages biogéochimiques des transitions (au travers des scénarios actif, réactif, et actif/réactif), qui perturbent les interactions trophiques et entraînent des variations temporelles de la composition de la communauté (PCT temporelle), générant ainsi des signaux biologiques spécifiques au front (figure 5.17). Le mécanisme de protection face à la prédation ne semble ici pas être clé car P_2 qui attire moins le prédateur commun se comporte dans le front comme un E- ou T. P_1 agit cependant comme un E+ et est donc le gagnant de la communauté frontale. Dans le modèle, son avantage se traduit par une affinité plus élevée pour les nutriments par rapport à P_2 . Autrement dit, cet avantage nutritionnel constitue un mécanisme clé pour façonner la communauté frontale. Cependant, cela contraste avec les observations *in situ*, qui montrent que les OraPicoProk (*Synechococcus*) sont considérés comme E- malgré leur affinité pour les nutriments, en raison de leur petite taille. Ce décalage pourrait refléter une paramétrisation de P_1 et P_2 qui ne correspond pas de façon réaliste aux types de phytoplancton observés. Le modèle permet néanmoins de simuler la formation d'une communauté frontale, caractérisée par des différences de composition relative avec des PFT « gagnants » et des PFT « perdants ».

Le transport passif se révèle ici comme un facteur déterminant, puisque les écarts de biomasse entre les différents scénarios restent faibles par rapport à la biomasse théorique (figure 5.14). D'après ce modèle, il constitue donc le mécanisme principal expliquant la formation de la communauté frontale. Le front étudié lors de BioSWOT-Med peut ainsi être qualifié de « passif » quant à son influence sur les communautés planctoniques (PRANTS, 2022).

PLUMMER et al. (2023) ont montré que la dispersion passive des individus structure les communautés frontales : dans les zones de divergence positive, les groupes rares et faiblement compétitifs bénéficient d'un avantage car leurs concurrents sont dispersés, ce qui facilite leur propagation ; à l'inverse, dans les zones de convergence, ces mêmes groupes sont comprimés

et subissent l'arrivée continue de nouvelles populations, limitant leur succès. Cela souligne que même en l'absence de changements directs de ressources ou d'interactions trophiques, des transitions de communautés peuvent se produire. Cependant, le front échantillonné durant BioSWOT-Med et simulé ici est un front convergent, favorisant les groupes rares (E+). En comparaison avec les résultats de PLUMMER et al. (2023), cela suggère que les mécanismes *bottom-up* et *top-down* jouent un rôle significatif dans la structuration et la formation de la communauté frontale.

Le front se manifeste ici comme une zone de coexistence équilibrée, avec des R-ratio proches de 0,5, ce qui suggère que ces structures hydrodynamiques favorisent la diversité fonctionnelle. Comme expliqué par BEHRENFELD et al. (2014), dans un environnement strictement fermé où les nutriments sont progressivement épuisés, la compétition conduit à l'exclusion des espèces les moins compétitives. En revanche, lorsque les ressources sont renouvelées ou redistribuées, la dynamique change : aucune espèce ne peut réduire durablement les nutriments à un niveau critique pour ses concurrentes, et la coexistence devient possible. Les fronts océaniques s'inscrivent alors dans ce second cas. En contrôlant la distribution des nutriments et des communautés planctoniques, ils perturbent les flux biogéochimiques et créent une zone de transition entre régimes contrastés, ce qui empêche une exclusion compétitive stricte et favorise la coexistence d'espèces aux stratégies différentes.

Comme souligné dans le [chapitre 3](#) et également par BEHRENFELD et al. (2014), la coexistence ne dépend pas seulement de l'acquisition des ressources mais aussi des pertes par prédation. Les taux de broutage sont dépendants de la taille des cellules et de leur abondance (WARD et al., 2014), ce qui empêche les espèces les plus compétitives d'accaparer l'ensemble des ressources. Ainsi, les structures de communauté phytoplanctonique observées dans une région frontale résultent d'un double contrôle : d'une part par l'apport et la redistribution des nutriments, et d'autre part par les pressions sélectives exercées par les prédateurs, comme discuté au [chapitre 3](#). Ici, il est montré que la composition de la communauté frontale qui en émerge dépend de la nature des masses d'eau et des communautés planctoniques présentes de part et d'autre du front.

Les fronts représentent alors un exemple concret où la vision classique de la compétition (basée sur la théorie que l'espèce la plus efficace pour exploiter une ressource limitante devrait exclure les autres) ne s'applique pas. Dans les simulations présentées ici avec un seul nutriment et deux classes de phytoplancton, la coexistence est maintenue : aucune des deux espèces ne parvient à exclure l'autre, en raison de la perturbation locale des flux de ressources (scénario actif) et/ou des taux de broutage (scénarios réactif et actif/réactif). La

diversité ne résulte pas uniquement de la capacité d'une espèce à capter les ressources, mais de l'ensemble des interactions écologiques, incluant les pertes par prédation et les adaptations multiples (FOLLOWS et al., 2007; BEHRENFELD et BOSS, 2014). Les fronts, en modulant localement ces facteurs, renforcent ainsi la coexistence et le maintien de la diversité fonctionnelle au sein des communautés phytoplanctoniques, y compris dans des environnements oligotrophes qui, en l'absence de fronts, seraient proches d'un état quasi-équilibré (MARTIN et al., 2001).

5.4. Conclusions et perspectives

Ce chapitre propose un modèle couplé de croissance-advection qui, malgré ses formulations simples, parvient à reproduire des conditions contrastées et à intégrer de manière réaliste les mécanismes *top-down* et *bottom-up*. Ce modèle met en évidence l'existence d'une communauté spécifique au niveau du front, caractérisée par une coexistence équilibrée entre des groupes fonctionnels distincts, qui ont des comportements comparables à ceux des E+, E- et T définis au [chapitre 4](#) par rapport à leur réponse à la présence du front.

Les mécanismes proposés dans le [chapitre 4](#) pour expliquer cette communauté frontale ont été partiellement testés ici. Le mécanisme de focalisation hydrodynamique apparaît plausible, au vu des résultats de la simulation passive correspondante, qui montre une signature de salinité dans le front liée à l'advection d'une masse d'eau initialisée à l'ouest de la zone. Le mécanisme de subduction ségrégative n'est pas exclu, mais il ne semble pas être un mécanisme principal, puisque, même sans prendre en compte la dynamique verticale, une communauté frontale distincte est observée. Le mécanisme de défense contre la prédation reste envisageable pour permettre la survie des P_2 mais pas pour permettre leur distinction en tant que E+. Toutefois, il a été étudié uniquement à travers des taux de broutage différenciés de part et d'autre du front, sans variation au sein du front lui-même. Néanmoins, ces résultats montrent que, même en considérant uniquement des conditions transitoires des forçages, une communauté phytoplanctonique frontale peut émerger. Ces résultats suggèrent donc que la transition hydrodynamique entre deux régions distinctes pourrait être suffisante pour engendrer la formation d'une communauté frontale.

Pour approfondir ces résultats et mieux relier le modèle aux observations, plusieurs améliorations sont nécessaires. En premier lieu, un ajustement plus précis des paramètres clés, tels que les flux de nutriments et les taux de broutage maximaux, doit être réalisé à partir d'estimations *in situ*. Par ailleurs, des tests de sensibilité des résultats de simulation doivent être

effectués afin de vérifier l'influence de ces paramètres sur les dynamiques modélisées. Les autres paramètres du modèle pourraient également être ajustés en intégrant, par exemple, la plasticité phénotypique. La prise en compte de cette plasticité permet aux modèles de mieux reproduire les transitions entre stratégies écologiques au sein d'un même taxon, reflétant ainsi la capacité des organismes à s'adapter à des conditions environnementales variables et à diversifier leurs niches fonctionnelles (LITCHMAN et al., 2012). Il serait également intéressant d'intégrer les variations nyctémérales du phytoplancton et du zooplancton, puisque les observations *in situ* montrent des différences notables entre le jour et la nuit (DURANSON et al., 2025, stage Alexandre Champ, 2025). De plus, l'introduction de classes de taille supplémentaires pour le phytoplancton et le zooplancton permettrait d'affiner la comparaison avec les PFT identifiés durant la campagne et donc de mieux associer les mécanismes sous-jacents aux observations. Enfin, des conditions variables dans le front lui-même avec par exemple des taux de broutage distincts pourraient permettre de mieux étudier le mécanisme de défense contre la prédation.

Les simulations Lagrangiennes pourraient par ailleurs être affinées en intégrant la dynamique *in situ*, en combinant les vitesses horizontales mesurées le long des trajectoires des bouées dérivantes avec celles dérivées des observations SWOT. Ce produit combiné, SWOT + vitesses des dériveurs, a été mis en place lors du stage de Lou Byrnes (stage Lou Byrnes, 2025).

En conclusion, ce modèle simple et modulable permet de tester facilement des hypothèses à partir d'observations *in situ*. Sa flexibilité permet d'ajouter de nouvelles conditions, informations ou équations, offrant un outil efficace pour explorer différents mécanismes et l'adapter à différentes observations. L'intégration des données SWOT rend possible l'analyse à fine-échelle, en calculant des trajectoires Lagrangiennes qui capturent la variabilité spatio-temporelle des processus physiques et biologiques.

6. Conclusion générale

« *It is a challenge to find food for marine inhabitants in the desolate open ocean. Fortunately, there exist circulation features, ocean fronts, where vigorous physical processes contribute to biological activity at all levels of the food chain, from phyto- and zooplankton to small and large pelagic fish, seabirds and top predators.* » (PRANTS, 2022)

D'après les chapitres précédents et la littérature associée, les fronts océaniques agissent comme des catalyseurs de modifications des communautés phytoplanctoniques, tant à grande qu'à fine-échelle. À fine-échelle, et en particulier dans les régions oligotrophes, ils jouent un rôle dans le fonctionnement des écosystèmes en favorisant l'émergence de niches écologiques nouvelles et en contribuant au maintien de la diversité, même dans des environnements relativement stables et peu variables sur le plan biologique.

Dans ce dernier chapitre, une synthèse globale des résultats des trois chapitres est présentée pour répondre à la question posée en introduction : Comment les communautés phytoplanctoniques se structurent-elles dans les fronts de fine-échelle en régions oligotrophes ? Cette section expose également les hypothèses nouvelles qui émergent de l'intégration de mes résultats dans le cadre de la littérature existante. Dans un second temps, les points méthodologiques clés de cette thèse sont rappelés, afin de mettre en perspective la robustesse et la portée des résultats obtenus. Enfin, une conclusion générale est proposée, accompagnée des perspectives scientifiques ouvertes à l'issue de ces travaux et d'une réflexion personnelle.

Sommaire

6.1	La vie phytoplanctonique dans les fronts de fine-échelle en région oligotrophe	192
6.2	Approches et méthodes	195
6.3	Conclusion et perspectives	197

6.1. La vie phytoplanctonique dans les fronts de fine-échelle en région oligotrophe

Les campagnes PROTEVSMED-SWOT et BioSWOT-Med ont toutes deux permis d'échantillonner à haute résolution des fronts océaniques en mer Méditerranée, région typiquement oligotrophe. La première a ciblé un front éphémère de fine-échelle, caractéristique de la dynamique chaotique du bassin sud-occidental, tandis que la seconde s'est concentrée sur un front climatologique persistant, le front Nord-Baléares, marqué par une variabilité spatio-temporelle de fine-échelle. La structure des communautés phytoplanctoniques au sein des fronts n'avait jusqu'à présent jamais été documentée à haute résolution spatiale et temporelle en région oligotrophe. Cette thèse s'appuyant sur les données de ces campagnes combinées à la modélisation numérique met en évidence qu'en mer Méditerranée, les changements de communautés phytoplanctoniques de fine-échelle en surface se traduisent par une modification de la composition relative des groupes fonctionnels. Les résultats montrent que ces modifications sont induites par les gradients abrupts des propriétés physiques et biogéochimiques associés aux fronts, lesquels génèrent des zones de transition entre deux régimes hydrologiques et écologiques distincts. L'effet de la zone de transition sur les communautés phytoplanctoniques se manifeste à deux échelles : d'une part, à l'échelle des masses d'eau séparées par le front, qui hébergent chacune une communauté distincte ; d'autre part, au sein même du front, où se développe une communauté particulière dans laquelle la contribution des groupes phytoplanctoniques peu abondants (non-dominants) s'accroît.

Comprendre les mécanismes reliant la dynamique physique des fronts aux processus biologiques et biogéochimiques est essentiel pour expliquer cette structuration des communautés phytoplanctoniques à fine-échelle. Au niveau d'un front, le transport passif des traceurs physico-chimiques apparaît comme un mécanisme central : il contribue à la formation de la zone de transition et maintient, au cours de la frontogénèse, un régime biogéochimique transitoire. Les interactions biogéochimiques sont étudiées dans cette thèse par le biais d'une approche de modélisation simplifiée, intégrant le contrôle *bottom-up* (ressources) et le contrôle *top-down* (prédation) de la dynamique phytoplanctonique. Ainsi, selon leur intensité respective, ces contrôles associés à la dynamique frontale réorganisent les communautés par un mécanisme de seuil-cascade, traduisant la propagation au sein de la chaîne trophique d'un signal initialement lié à l'apport en nutriments, et conduisant à la coexistence de différents types de phytoplancton ainsi qu'à la modification de la composition relative de la communauté. La dynamique physique des fronts, en modulant la distribution spatio-temporelle des conditions environnementales comme l'apport en nutriments, régule alors

l'expression de ces contrôles et détermine *in fine* la structuration et la variabilité locale des communautés phytoplanctoniques. Autrement dit, les processus passifs, actifs et réactifs sont étroitement liés dans la structuration de la communauté frontale. Le transport passif joue un rôle central en modulant la distribution spatiale des organismes planctoniques ainsi que celle des traceurs physico-chimiques. À son tour, les flux nutritifs impliqués dans le processus actif et les taux de prédation impliqués dans le processus réactif sont influencés par ce transport passif. L'interaction de ces trois processus crée finalement la structure spécifique des communautés frontales. À fine-échelle, les changements de composition des communautés sont alors principalement dictés par la présence de « catalyseurs physiques », tels que les fronts océaniques. Par ailleurs, la composition taxonomique des communautés est sous l'influence des paramètres écologiques modulant les contrôles *bottom-up* et *top-down*, notamment les taux de croissance et les pressions de prédation.

Dans cette thèse, il est démontré que l'existence de cette communauté repose sur une reconfiguration de l'assemblage au sein des communautés phytoplanctoniques, suggérant des avantages écologiques propres à certains groupes fonctionnels de phytoplancton. Ce résultat est particulièrement mis en avant dans le [chapitre 4](#), où la communauté frontale est caractérisée par une contribution relative plus importante de groupes aux caractéristiques distinctes : minoritaires en abondance et présentant, contrairement à ce qui est attendu en milieu oligotrophe, une corrélation nulle ou négative entre l'abondance et le biovolume cellulaire.

La réponse apportée par ce travail de thèse à la question centrale — Comment les communautés phytoplanctoniques se structurent-elles dans les fronts de fine-échelle en régions oligotrophes? — peut être synthétisée comme suit :

En régions oligotrophes, les communautés phytoplanctoniques frontales présentent une composition relative significativement différente, avec une contribution accrue des groupes non-dominants par rapport aux eaux adjacentes. Cette différenciation résulte de la frontogénèse, qui induit localement une perturbation physique se traduisant par des modifications des forçages biogéochimiques, notamment l'apport en nutriments et les taux de prédation. Dans ces environnements faiblement énergétiques, la réponse du phytoplancton ne se manifeste pas par une accumulation de biomasse, mais par un réarrangement des communautés, au sein duquel les différences physiologiques entre groupes fonctionnels peuvent être déterminantes, conduisant à l'émergence d'une niche écologique frontale spécifique.

Cette réponse, étayée par la précision et la richesse du jeu de données BioSWOT-Med ainsi

que par l'approche de modélisation complémentaire, est confortée par deux études récentes. GRAY et al. (2025) montrent, à partir de données globales de chlorophylle-a et de température à haute résolution sur cinq années, que dans les régions oligotrophes et peu dynamiques la variabilité de la chlorophylle-a est dominée par les petites échelles, probablement en raison d'interactions biologiques plus complexes que dans les régions plus dynamiques. Cela suggère que la composition des communautés planctoniques y est particulièrement sensible aux forçages écologiques ou biologiques, et que la formation de niches écologiques de fine-échelle y joue un rôle majeur. De manière cohérente, LIN et al. 2024, en combinant les trajectoires de bouées dérivantes avec des estimations satellitaires de chlorophylle-a et de biomasse dans différents types de régions, indiquent que, dans les régions oligotrophes, les structures physiques de submeso-échelle favorisent principalement des ajustements physiologiques du phytoplancton plutôt qu'une accumulation de biomasse, à l'inverse de ce qui est observé dans les environnements plus énergétiques.

Un point central à cette réorganisation des communautés de fine-échelle concerne la nature des espèces qui composent les communautés frontales. Les fronts agissent comme des catalyseurs de changements communautaires, mais cette « réaction » ne peut s'opérer qu'en raison des différences écologiques et physiologiques entre les espèces qui répondent à la perturbation physique qu'ils induisent. La contribution plus élevée des groupes non dominants (désignés ici comme E+) au sein du front pourrait s'expliquer par des stratégies de niche contrastées. Les espèces généralistes présentent généralement une large distribution spatiale et une large tolérance environnementale, tandis que les spécialistes sont plus restreints spatialement et sont adaptés à des conditions écologiques spécifiques. Dans ce cadre, une hypothèse serait que les groupes E+ se comportent comme des généralistes, caractérisés par des niches larges, capables de tolérer les variations environnementales et de se développer dans les conditions dynamiques associées aux fronts. À l'inverse, les groupes dominants (E- et T) adoptent des stratégies de spécialistes, mieux adaptées au milieu oligotrophe environnant et donc potentiellement désavantagés dans les zones frontales. Une hypothèse plus précise pourrait être que la circulation verticale induite par les fronts réduit l'exposition quotidienne à la lumière par rapport aux eaux adjacentes plus stables, ce qui favorise les groupes capables d'ajuster rapidement leur physiologie de capture de la lumière, une capacité souvent associée à une large tolérance écologique.

Par ailleurs, quelques études ont mis en évidence des différences écologiques entre groupes dominants et non-dominants, notamment en termes de répartition spatiale (SER-GIACOMI et al., 2018; PIGANI, 2025). À l'échelle globale, les groupes dominants présentent des structures spatiales marquées, reflétant leur adaptation aux conditions environnementales locales.

En revanche, les groupes non-dominants suivent de manière beaucoup plus proche les prédictions des modèles neutres (i.e. les espèces sont écologiquement équivalentes), suggérant que leur abondance et leur distribution sont largement déterminées par des processus stochastiques, incluant la dispersion par les courants, plutôt que par la sélection sur leurs traits physiologiques. Cette fraction non-dominante est souvent composée d'organismes à croissance lente, parfois sous forme de stades de repos, pour lesquels la compétition locale est peu pertinente, notamment en milieu oligotrophe. Si l'on exclut les espèces dominantes, la distribution d'abondance des espèces restantes suit une loi de puissance quasi universelle, stable à l'échelle mondiale, indiquant que le nombre d'espèces décroît de façon régulière avec leur abondance. L'exposant de cette loi, comparable à celui observé dans des écosystèmes soumis à des variations intermittentes, suggère que les abondances locales des espèces non-dominantes reflètent la variabilité spatio-temporelle de l'environnement océanique. Les espèces dominantes, en revanche, échappent à ce cadre neutre et présentent des écarts significatifs par rapport aux prédictions de la neutralité, soulignant l'importance de l'adaptation physiologique aux conditions locales dans la structuration des communautés planctoniques.

Ces différentes études permettent d'émettre l'hypothèse que les groupes E+, qui sont non-dominants, correspondent à des espèces généralistes, dont la contribution aux communautés frontales résulte à la fois d'une réponse passive aux structures physiques telles que les fronts et d'une réponse active, physiologique, des espèces dominantes aux conditions frontales. La variabilité physique de fine-échelle dans des environnements *a priori* peu favorables comme en régions oligotrophes, crée des conditions où le phytoplancton parvient à se maintenir en tirant parti de la diversité des stratégies écologiques portées par les différentes espèces.

6.2. Approches et méthodes

La dynamique des communautés phytoplanctoniques de fine-échelle résulte d'un couplage complexe entre interactions biologiques et réponses aux perturbations environnementales. À cette complexité s'ajoute la difficulté d'échantillonner l'océan et ses compartiments biologiques avec une résolution suffisante pour détecter la variabilité de fine-échelle. Pour surmonter ces limites, cette thèse a combiné une approche Lagrangienne avec une méthodologie numérique volontairement simplifiée, dans le but de tester des hypothèses ciblées et d'isoler les mécanismes fondamentaux.

L'approche Lagrangienne s'est révélée particulièrement efficace pour caractériser *in situ* les communautés biologiques. La mise en place de la stratégie Lagrangienne adaptative et

multidisciplinaire, intégrant des instruments de mesure à haute résolution pour les propriétés physiques (thermosalinographe) et pour les communautés phytoplanctoniques (cytométrie en flux automatisée), a permis de constituer un jeu de données d'une résolution spatiale et temporelle suffisante pour aborder la question de la structure des communautés frontales à fine-échelle. Cette stratégie offre des observations et un échantillonnage plus « naturels », dans la mesure où le jeu de données se place du point de vue des organismes planctoniques transportés par les courants, et ne se limite pas à la perception ponctuelle des approches eulériennes classiques. En conséquence, les résultats obtenus sont plus généralisables, ici aux zones oligotrophes dans leur ensemble, plutôt qu'à la seule région d'étude des campagnes. Couplée au développement d'un modèle de croissance phytoplanctonique intégré ensuite dans des simulations Lagrangiennes, cette démarche a fourni une base solide et originale pour garantir la robustesse des données et les interpréter.

La cytométrie en flux automatisée s'avère un outil particulièrement adapté pour l'échantillonnage des communautés phytoplanctoniques dans le cadre d'une stratégie Lagrangienne *in situ*. La haute fréquence d'échantillonnage et l'analyse en temps quasi-réel permettent de caractériser, le long de la trajectoire du navire (dans le cas des transects cross-frontaux) ou de celle des masses d'eau (dans le cas des stations Lagrangiennes), la dynamique spatio-temporelle des communautés phytoplanctoniques. L'ampleur du jeu de données obtenu autorise en outre des analyses statistiques robustes. Ainsi, les résultats issus de la cytométrie en flux fournissent des informations spatiales et temporelles sur dynamique biologique régionale, comme l'illustrent les travaux de cette thèse. Combinées aux données locales de CTD, de nutriments, de taxonomie et de diversité, ces observations permettront par la suite de reconstituer l'histoire de la dynamique planctonique ayant eu lieu durant BioSWOT-Med.

Le recours à un modèle Nutriments-Phytoplancton-Zooplancton volontairement simplifié est limitant si l'objectif est de décrire finement les relations entre groupes fonctionnels, les dynamiques liées à différents nutriments ou encore le rôle de plusieurs prédateurs. Cependant, dans le cadre de cette thèse, l'objectif était d'évaluer comment différents scénarios – passif, actif et réactif – se manifestent pour façonner une communauté frontale. Cette approche épurée constitue un pas essentiel pour démêler les mécanismes dominants avant d'aborder, dans des travaux ultérieurs, un degré de complexité supérieur du couplage biophysique. De plus, l'approche mécanistique mobilisée pour l'interprétation des observations *in situ* constitue un cadre complémentaire qui bénéficie à la fois à la compréhension des processus écologiques et à l'amélioration du modèle. Celui-ci permet d'analyser les données à partir d'hypothèses initiales et d'étendre des cadres théoriques déjà établis — tels que la compétition pour les ressources ou le contrôle des proies par les prédateurs — à des contextes plus

spécifiques, appliqués ici à l'échelle et à la dynamique d'un front océanique de fine-échelle. Réciproquement, les observations *in situ* contraignent les paramètres clés du modèle, notamment les flux de nutriments ainsi que les taux de croissance et de prédation. Les écarts entre les prédictions et les données mesurées mettent en évidence les limites du modèle et orientent les ajustements nécessaires, dont la nature pourra être explorée dans la suite au sein du jeu de données, comme par exemple ici les traits physiologiques de groupes caractérisant les groupes dominants et non-dominants.

Enfin, une avancée majeure a résidé dans l'apport des données de la mission satellite SWOT. D'une part, elles ont permis de cibler, lors de la campagne BioSWOT-Med, un front de fine-échelle de manière à acquérir un jeu de données biophysiques particulièrement complet, y compris dans le front. D'autre part, elles ont rendu possible le calcul de trajectoires Lagrangiennes intégrant la dynamique physique de fine-échelle, offrant ainsi une vision à la fois synoptique et fidèle des conditions rencontrées *in situ*.

6.3. Conclusion et perspectives

La vie dans l'océan est régie par la nature chaotique du fluide et s'organise au travers d'une multitude d'échelles spatio-temporelles. La compréhension émergente des phénomènes de fine-échelle révèle non seulement la nature multi-échelle des processus biophysiques, mais aussi leur rôle crucial, pourtant difficile à appréhender, dans le fonctionnement des écosystèmes marins.

Ma thèse apporte des pièces à l'immense puzzle que constitue le couplage biophysique à fine-échelle. Elle s'inscrit notamment dans le projet BioSWOT-Med, en fournissant une analyse approfondie des communautés phytoplanctoniques de surface dans la région du front Nord-Baléares. Les travaux en cours menés par les autres équipes de ce projet permettront de compléter, dans un futur proche, mes résultats en intégrant l'étude détaillée des phénomènes physiques (ex. vitesses verticales), des compartiments biogéochimiques (nutriments, bactéries, virus, zooplancton), ainsi qu'une analyse taxonomique fine (microscopie, OMICS) et ce, dans les trois dimensions de l'espace. La combinaison de ces travaux visera à reconstruire l'histoire biophysique d'un front de fine-échelle, dont nous avons croisé et suivi le chemin durant la campagne.

Ma thèse sera poursuivie par le projet SPACE-RODEO (*Satellite Phytoplankton Analysis in an Ordered and Disordered Turbulent Ocean*), dont l'objectif est d'étendre cette étude à l'échelle globale. Ce projet combine une approche statistique, décrite dans GARCIA et al. (2026), les

données de plusieurs campagnes océanographiques dédiées à l'étude des phénomènes de fine-échelle et les observations satellites à haute résolution (SWOT et couleur de l'eau), afin de mieux comprendre la singularité des communautés phytoplanctoniques frontales.

Pour conclure, cette thèse et l'ensemble des travaux récents sur les fronts de fine-échelle, et en particulier en régions oligotrophes convergent vers une idée importante : ces structures océaniques ne sont pas de simples zones de transition physique, mais constituent des zones de *hotspots* de diversité propices à la formation de refuges biologiques, où des espèces et des groupes fonctionnels minoritaires peuvent persister malgré des environnements oligotrophes et stables. PRANTS (2022) suggèrent même de considérer dans le futur les fronts océaniques comme des aires marines protégées, servant d'outil potentiel pour la conservation face aux pressions anthropiques.

Cette fonction de refuge soulève deux questions intrigantes :

- Dans le domaine de l'écologie, les fronts océaniques pourraient-ils favoriser l'émergence de dynamiques compatibles avec la théorie de la neutralité, en imposant un forçage physique sur la distribution des abondances plus déterminant que les différences physiologiques et fonctionnelles entre espèces?
- Dans le domaine de l'évolution, les fronts de fine-échelle ont-ils pu, sur le long terme, limiter l'extinction de certaines espèces ou favoriser la persistance de stratégies écologiques rares?

L'étude à haute résolution de ces zones offre alors un cadre nouveau pour explorer comment le couplage biophysique influence la résilience écologique et l'évolution biogéographique des océans. Compte tenu du rôle central des structures physiques de fine-échelle dans la structuration des communautés phytoplanctoniques, représentant la base des réseaux trophiques, de telles études acquièrent également une portée sociétale. En effet, des observations récentes, dans le contexte du réchauffement climatique global, mettent en évidence une relation cohérente entre l'évolution de l'activité frontale et celle de la biomasse phytoplanctonique de surface (YANG et al., 2023). Le réchauffement océanique tend à atténuer l'intensité et la fréquence des fronts et à réduire la productivité dans les régions chaudes et subtropicales, tandis qu'il favorise des dynamiques frontales renforcées et une productivité accrue aux hautes latitudes.

J'aimerais terminer ce manuscrit sur une réflexion plus personnelle. En tant qu'humains, nous avons la volonté de comprendre le monde. Une volonté nourrie, il me semble, à la fois par l'instinct de survie et par la curiosité. Pour le comprendre, nous l'observons par le

biais de nos sens et par celui d'instruments que nous avons développés avec nos propres cerveaux. En effet, à partir du moment où l'on cherche à comprendre quelque chose qui est en dehors de nous-mêmes - attention, par là je ne dis pas que se comprendre soi-même est aisé - nous nous retrouvons inévitablement biaisés par une compréhension dont l'essence est humaine. Même les instruments de mesure, robotisés ou non, possède ce biais car ils ont été conceptualisés par des humains pour mesurer des choses que nous pensons déjà pouvoir trouver. Autrement dit, est-il possible d'imaginer, d'étudier et, finalement, de comprendre ce qui échappe initialement aux sens et à la conscience humaine? À cette question, je n'ai évidemment pas de réponse. Toutefois, je pense que si l'on souhaite se rapprocher au plus près de la « compréhension », il peut être nécessaire de se placer, voire de se comporter, au plus proche de notre objet d'étude. Si l'on étudie des organismes vivants, il faudrait alors se plier à leur mode de vie et, très souvent, faire preuve de patience. En effet, la vie sauvage ne se conforme pas aisément à nos sociétés humaines actuelles, où la monétisation du savoir tend à orienter la production intellectuelle vers une optimisation du temps au service du profit et au détriment du temps parfois long, et dans tout les cas différent, nécessaire à la vie et donc à son étude. Par exemple, comprendre le plancton invite à le considérer dans sa propre dynamique spatio-temporelle et dans le milieu de vie « aqua-chaotique » dans lequel il évolue, différent du monde terrestre dans lequel nous évoluons. Une façon d'étudier le vivant pour mieux le comprendre est, selon moi, de combiner des approches qui considèrent l'histoire - sur une échelle de temps définie et adaptée - possible des entités vivantes, comme l'approche Lagrangienne et les approches probabilistes. L'approche Lagrangienne permet d'étudier l'histoire et les trajectoires individuelles des entités, et les approches probabilistes permettent de quantifier la distribution de ces trajectoires et d'évaluer la probabilité des événements, mêmes rares, au cours de cette histoire. Je pense que ce genre d'approche, en dehors de leurs aspects purement scientifiques nous aident également à développer notre sensibilité à percevoir et ressentir le monde dont nous faisons partie, nous permettant alors de nous y fondre naturellement et de mieux l'étudier et le comprendre.

Bibliographie

- ACHA, E. M., PIOLA, A., IRIBARNE, O., & MIANZAN, H. (2015). *Ecological processes at marine fronts : oases in the ocean* [<https://doi.org/10.1007/978-3-319-15479-4>]. Springer. (Cf. p. 17).
- ADAN, A., ALIZADA, G., KIRAZ, Y., BARAN, Y., & NALBANT, A. (2017). Flow cytometry : basic principles and applications [<https://doi.org/10.3109/07388551.2015.1128876>]. *Critical reviews in biotechnology*, 37(2), 163-176 (cf. p. 32).
- AGAWIN, N. S., DUARTE, C. M., & AGUSTÍ, S. (2000). Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production [<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0591>]. *Limnology and oceanography*, 45(3), 591-600 (cf. p. 14).
- ALLEN, J., CORNELL, J., MOORE, M., CRISP, N., & DUNNING, J. (2002). Operational oceanography using the 'new' SeaSoar ocean undulator. *Sea Technol*, 43(4), 35-40 (cf. p. 51).
- ALLEN, J. T., BROWN, L., SANDERS, R., MARK MOORE, C., MUSTARD, A., FIELDING, S., LUCAS, M., RIXEN, M., SAVIDGE, G., HENSON, S., et al. (2005). Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic [<https://doi.org/10.1038/nature03948>]. *Nature*, 437(7059), 728-732 (cf. p. 23).
- ALLEN, T., & HOEKSTRA, T. W. (1995). Sustainability : A matter of human values in a material setting. *General Technical Report RM.*, (266-268), 5 (cf. p. 13).
- ARMENGOL, L., CALBET, A., FRANCHY, G., RODRÍGUEZ-SANTOS, A., & HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (2019). Planktonic food web structure and trophic transfer efficiency along a productivity gradient in the tropical and subtropical Atlantic Ocean [<https://doi.org/10.1038/s41598-019-38507-9>]. *Scientific reports*, 9(1), 2044 (cf. p. 12, 158).
- AUGER, P.-A., DIAZ, E., ULSES, C., ESTOURNEL, C., NEVEUX, J., JOUX, E., PUJO-PAY, M., & NAUDIN, J. (2011). Functioning of the planktonic ecosystem on the Gulf of Lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition : a field data and 3-D modelling combined approach [<https://doi.org/10.5194/bg-8-3231-2011>]. *Biogeosciences*, 8(11), 3231-3261 (cf. p. 77, 113).
- AUMONT, O., ÉTHÉ, C., TAGLIABUE, A., BOPP, L., & GEHLEN, M. (2015). PISCES-v2 : an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies [<https://doi.org/10.5194/>

- [gmd-8-2465-2015](#)]. *Geoscientific Model Development Discussions*, 8(2), 1375-1509 (cf. p. 113).
- AYATA, S.-D., IRISSON, J.-O., AUBERT, A., BERLINE, L., DUTAY, J.-C., MAYOT, N., NIEBLAS, A.-E., D'ORTENZIO, F., PALMIERI, J., REYGONDEAU, G., et al. (2018). Regionalisation of the Mediterranean basin, a MERMEX synthesis [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.09.016>]. *Progress in Oceanography*, 163, 7-20 (cf. p. 38).
- AYATA, S.-D. (2013). Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models : should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas? [<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.12.010>]. *Journal of Marine Systems*, 125, 29-40 (cf. p. 113).
- AZAM, F., FENCHEL, T., FIELD, J. G., GRAY, J. S., MEYER-REIL, L.-A., THINGSTAD, F., et al. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. [<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226125534-024>]. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 10(3), 257-263 (cf. p. 12).
- BAKLOUTI, M., PAGÈS, R., ALEKSEENKO, E., GUYENNON, A., & GRÉGORI, G. (2021). On the benefits of using cell quotas in addition to intracellular elemental ratios in flexible-stoichiometry Plankton functional type models. Application to the Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102634>]. *Progress in Oceanography*, 197, 102634 (cf. p. 77).
- BARBAULT, R., & HOCHBERG, M. (1992). Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. (cf. p. 13).
- BARRAL, Q.-B., ZAKARDJIAN, B., DUMAS, F., GARREAU, P., TESTOR, P., & BEUVIER, J. (2021). Characterization of fronts in the Western Mediterranean with a special focus on the North Balearic Front [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102636>]. *Progress in Oceanography*, 197, 102636 (cf. p. 39, 41, 113, 119).
- BARRILLON, S., FUCHS, R., PETRENKO, A. A., COMBY, C., BOSSE, A., YOHIA, C., FUDA, J.-L., BHAIRY, N., CYR, F., DOGLIOLI, A. M., et al. (2023). Phytoplankton reaction to an intense storm in the north-western Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.5194/bg-20-141-2023>]. *Biogeosciences*, 20(1), 141-161 (cf. p. 30).
- BASU, S., & MACKEY, K. R. (2018). Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump : Their responses to a changing climate [<https://doi.org/10.3390/su10030869>]. *Sustainability*, 10(3), 869 (cf. p. 10).
- BEHRENFELD, M., BISSON, K., BOSS, E., & GRAFF, J. (2025). Conceptualizing phytoplankton communities in the absence of resource based competitive exclusion [<https://doi.org/10.1038/s41598-025-07680-5>]. *Scientific Reports*, 15(1), 23846 (cf. p. 15, 188).

Bibliographie

- BEHRENFELD, M. J., & BOSS, E. S. (2014). Resurrecting the ecological underpinnings of ocean plankton blooms [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-052913-021325>]. *Annual review of marine science*, 6, 167-194 (cf. p. 188, 189).
- BEHRENFELD, M. J., BOSS, E. S., & HALSEY, K. H. (2021). Phytoplankton community structuring and succession in a competition-neutral resource landscape [<https://doi.org/10.1038/s43705-021-00011-5>]. *ISME Communications*, 1(1), 1-8 (cf. p. 15, 76, 159).
- BELKIN, I. M. (2021). Remote sensing of ocean fronts in marine ecology and fisheries [<https://doi.org/10.3390/rs13050883>]. *Remote sensing*, 13(5), 883 (cf. p. 22).
- BERLINE, L., RAMMOU, A.-M., DOGLIOLI, A., MOLCARD, A., & PETRENKO, A. (2014). A connectivity-based eco-regionalization method of the Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111978>]. *PloS one*, 9(11), e111978 (cf. p. 38, 114).
- BERTRAND, J.-C., BONIN, P., CAUMETTE, P., GATTUSO, J.-P., GRÉGORI, G., GUYONEAUD, R., LE ROUX, X., MATHERON, R., & POLY, F. (2014). Biogeochemical cycles [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9118-2_14]. In *Environmental microbiology : fundamentals and applications : microbial ecology* (p. 511-617). Springer. (Cf. p. 10).
- BETHOUX, J., GENTILI, B., MORIN, P., NICOLAS, E., PIERRE, C., & RUIZ-PINO, D. (1999). The Mediterranean Sea : a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic [[https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00023-3)]. *Progress in Oceanography*, 44(1-3), 131-146 (cf. p. 35).
- BIANCHI, C. N., & MORRI, C. (2000). Marine biodiversity of the Mediterranean Sea : situation, problems and prospects for future research [[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)]. *Marine pollution bulletin*, 40(5), 367-376 (cf. p. 34).
- BIANCHI, C. N., MORRI, C., CHIANTORE, M., MONTEFALCONE, M., PARRAVICINI, V., & ROVERE, A. (2012). Mediterranean Sea biodiversity between the legacy from the past and a future of change. *Life in the Mediterranean Sea : a look at habitat changes*, 1, 55 (cf. p. 34).
- BLANKE, B., & RAYNAUD, S. (1997). Kinematics of the Pacific equatorial undercurrent : An Eulerian and Lagrangian approach from GCM results [[https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1997\)027<1038:KOTPEU>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1997)027<1038:KOTPEU>2.0.CO;2)]. *Journal of Physical Oceanography*, 27(6), 1038-1053 (cf. p. 78).
- BORGNINO, M., ARRIETA, J., BOFFETTA, G., DE LILLO, F., & TUVAL, I. (2019). Turbulence induces clustering and segregation of non-motile, buoyancy-regulating phytoplankton [<https://doi.org/10.1098/rsif.2019.0324>]. *Journal of the Royal Society Interface*, 16(159), 20190324 (cf. p. 156).
- BOSC, E., BRICAUD, A., & ANTOINE, D. (2004). Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4

- years of SeaWiFS observations [<https://doi.org/10.1029/2003GB002034>]. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(1) (cf. p. 40).
- BOTSFORD, L. W., LAWRENCE, C. A., DEVER, E. P., HASTINGS, A., & LARGIER, J. (2003). Wind strength and biological productivity in upwelling systems : an idealized study [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2003.00265.x>]. *Fisheries Oceanography*, 12(4-5), 245-259 (cf. p. 78).
- BOYD, P. W. (2015). Toward quantifying the response of the oceans' biological pump to climate change [<https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00077>]. *Frontiers in Marine Science*, 2, 77 (cf. p. 23).
- BRODEUR, R. D., & PEARCY, W. G. (1992). Effects of environmental variability on trophic interactions and food web structure in a pelagic upwelling ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 84, 101-119 (cf. p. 7).
- BROOKS, S. (1934). Oceanic currents and the migration of pelagic birds [<https://doi.org/10.2307/1363853>]. *The Condor*, 36(5), 185-190 (cf. p. 6).
- BUNIAK, L. (2024). Impact des structures océaniques de fine échelle sur la distribution du phosphate et du nitrate dans la couche euphotique [Rapport de stage]. (Cf. p. 63).
- CADIER, M., ANDERSEN, K. H., VISSER, A. W., & KIØRBOE, T. (2019). Competition–defense tradeoff increases the diversity of microbial plankton communities and dampens trophic cascades [<https://doi.org/10.1111/oik.06101>]. *Oikos*, 128(7), 1027-1040 (cf. p. 158).
- CALBET, A., & LANDRY, M. R. (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems [<https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0051>]. *Limnology and Oceanography*, 49(1), 51-57 (cf. p. 76).
- CAPET, X., ROULLET, G., KLEIN, P., & MAZE, G. (2016). Intensification of upper-ocean submesoscale turbulence through Charney baroclinic instability [<https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0050.1>]. *Journal of Physical Oceanography*, 46(11), 3365-3384 (cf. p. 155).
- CHAIX, É. (1890). La circulation océanique générale. *Le Globe. Revue genevoise de géographie*, 29(1), 1-26 (cf. p. 3).
- CHENILLAT, F., RIVIÈRE, P., & OHMAN, M. D. (2021). On the sensitivity of plankton ecosystem models to the formulation of zooplankton grazing [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252033>]. *PloS one*, 16(5), e0252033 (cf. p. 82).
- CHISHOLM, S. W., OLSON, R. J., ZETTLER, E. R., GOERICKE, R., WATERBURY, J. B., & WELSCHMEYER, N. A. (1988). A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone [<https://doi.org/10.1038/334340a0>]. *Nature*, 334(6180), 340-343 (cf. p. 30).

- CLARKE, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure [<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>]. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143 (cf. p. 70).
- CLARKE, K. R., & WARWICK, R. (2001). Change in marine communities. *An approach to statistical analysis and interpretation*, 2, 1-168 (cf. p. 71).
- CLARKE, K., & GREEN, R. (1988). Statistical design and analysis for a 'biological effects' study [<https://www.jstor.org/stable/24827586>]. *Marine Ecology Progress Series*, 213-226 (cf. p. 70, 71).
- CLAYTON, S., NAGAI, T., & FOLLOWS, M. J. (2014). Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu020>]. *Journal of Plankton Research*, 36(4), 1017-1030 (cf. p. 21, 148).
- COTTÉ, C., D'OVIDIO, F., DRAGON, A.-C., GUINET, C., & LÉVY, M. (2015). Flexible preference of southern elephant seals for distinct mesoscale features within the Antarctic Circumpolar Current [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.011>]. *Progress in Oceanography*, 131, 46-58 (cf. p. 22).
- CUNNINGHAM, A., & BUONNACORSI, G. A. (1992). Narrow-angle forward light scattering from individual algal cells : implications for size and shape discrimination in flow cytometry [<https://doi.org/10.1093/plankt/14.2.223>]. *Journal of plankton research*, 14(2), 223-234 (cf. p. 62, 110).
- DARWIN, C. (1889). *Journal of Researches Into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of HMS" Beagle" Round the World : Under the Command of Capt. Fitz Roy, RN* (T. 1). Ward, Lock; Company. (Cf. p. 17).
- DAVIS, R. E. (1985). Drifter observations of coastal surface currents during CODE : The method and descriptive view [<https://doi.org/10.1029/JC090iC03p04741>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 90(C3), 4741-4755 (cf. p. 63).
- DE DOMINICIS, M., LEUZZI, G., MONTI, P., PINARDI, N., & POULAIN, P.-M. (2012). Eddy diffusivity derived from drifter data for dispersion model applications [<https://doi.org/10.1007/s10236-012-0564-2>]. *Ocean Dynamics*, 62(9), 1381-1398 (cf. p. 178).
- DE VERNEIL, A., FRANKS, P., & OHMAN, M. (2019). Frontogenesis and the creation of fine-scale vertical phytoplankton structure [<https://doi.org/10.1029/2018JC014645>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 124(3), 1509-1523 (cf. p. 148, 155, 157, 158).
- DELLA PENNA, A., DE MONTE, S., KESTENARE, E., GUINET, C., & D'OVIDIO, F. (2015). Quasi-planktonic behavior of foraging top marine predators [<https://doi.org/10.1038/srep18063>]. *Scientific reports*, 5(1), 18063 (cf. p. 22).

- DEMARCO, H., REYGONDEAU, G., ALVAIN, S., & VANTREPOTTE, V. (2012). Monitoring marine phytoplankton seasonality from space [<https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.09.019>]. *Remote sensing of environment*, 117, 211-222 (cf. p. 14).
- DEMERS, S., DAVIS, K., & CUCCI, T. L. (1989). A flow cytometric approach to assessing the environmental and physiological status of phytoplankton [<https://doi.org/10.1002/cyto.990100521>]. *Cytometry : The Journal of the International Society for Analytical Cytology*, 10(5), 644-652 (cf. p. 30).
- DIBARBOURE, G., ANADON, C., BRIOL, F., CADIER, E., CHEVRIER, R., DELEPOULLE, A., FAUGÈRE, Y., LALOUE, A., MORROW, R., PICOT, N., et al. (2025). Blending 2D topography images from the Surface Water and Ocean Topography (SWOT) mission into the altimeter constellation with the Level-3 multi-mission Data Unification and Altimeter Combination System (DUACS) [<https://doi.org/10.5194/os-21-283-2025>]. *Ocean Science*, 21(1), 283-323 (cf. p. 29).
- DICKEY, T. D. (2003). Emerging ocean observations for interdisciplinary data assimilation systems [[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(03\)00011-3](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(03)00011-3)]. *Journal of Marine Systems*, 40, 5-48 (cf. p. 6).
- DOGLIOLI. (2015). OSCAHR cruise, RV Téthys II [<https://doi.org/10.17600/15008800>]. (Cf. p. 39).
- DOGLIOLI & GREGORI. (2023). BioSWOT-Med cruise, RV L'Atalante [<https://doi.org/10.17600/18002392>]. (Cf. p. 58).
- D'ORTENZIO, F., & RIBERA D'ALCALÀ, M. (2009). On the trophic regimes of the Mediterranean Sea : a satellite analysis [<https://doi.org/10.5194/bg-6-139-2009>]. *Biogeosciences*, 6(2), 139-148 (cf. p. 38, 40, 42).
- D'OVIDIO, F., DE MONTE, S., ALVAIN, S., DANDONNEAU, Y., & LÉVY, M. (2010). Fluid dynamical niches of phytoplankton types [<https://doi.org/10.1073/pnas.1004620107>]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(43), 18366-18370 (cf. p. 20, 21, 111).
- D'OVIDIO, F., DELLA PENNA, A., TRULL, T. W., NENCIOLI, F., PUJOL, M.-I., RIO, M.-H., PARK, Y.-H., COTTÉ, C., ZHOU, M., & BLAIN, S. (2015). The biogeochemical structuring role of horizontal stirring : Lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen Plateau [<https://doi.org/10.5194/bg-12-5567-2015>]. *Biogeosciences*, 12(19), 5567-5581 (cf. p. 49).
- D'OVIDIO, F., FERNÁNDEZ, V., HERNÁNDEZ-GARCÍA, E., & LÓPEZ, C. (2004). Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents [<https://doi.org/10.1029/2004GL020328>]. *Geophysical Research Letters*, 31(17) (cf. p. 49).

Bibliographie

- D'OVIDIO, E., PASCUAL, A., WANG, J., DOGLIOLI, A. M., JING, Z., MOREAU, S., GRÉGORI, G., SWART, S., SPEICH, S., CYR, F., et al. (2019). Frontiers in fine-scale in situ studies : Opportunities during the SWOT fast sampling phase [<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00168>]. *Frontiers in Marine Science*, 6, 168 (cf. p. 28, 40).
- DROOP, M. R. (1983). 25 years of algal growth kinetics a personal view [<https://doi.org/10.1515/botm.1983.26.3.99>] (cf. p. 74).
- DU, C., LIU, Z., KAO, S.-J., & DAI, M. (2017). Diapycnal fluxes of nutrients in an oligotrophic oceanic regime : The South China Sea [<https://doi.org/10.1002/2017GL074921>]. *Geophysical Research Letters*, 44(22), 11-510 (cf. p. 169).
- DUARTE, C. M., REGAUDIE-DE-GIOUX, A., ARRIETA, J. M., DELGADO-HUERTAS, A., & AGUSTÍ, S. (2013). The oligotrophic ocean is heterotrophic [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172337>]. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 551-569 (cf. p. 12).
- DUBELAAR, G. B., & JONKER, R. R. (2000). Flow cytometry as a tool for the study of phytoplankton [<https://doi.org/10.3989/scimar.2000.64n2135>]. *Scientia Marina*, 64(2), 135-156 (cf. p. 30).
- DUGENNE, M. (2017). *Dynamique du phytoplancton en mer Méditerranée : Approches par mesures à haute fréquence, modélisation, et statistiques bayésiennes* [thèse de doct., PhD Thesis, Aix-Marseille Université. 293]. (Cf. p. 162).
- DUMAS, F. (2018). PROTEVSMED₅WOT₂₀₁₈LEG2cruise, RV *Beautemps – Beaupré* [https://doi.org/10.17183/protevsmed_swot_2018_leg2]. (Cf. p. 54).
- DURANSON, M., BERLINE, L., GUILLOUX, L., DELLA PENNA, A., OHMAN, M. D., GASTAUER, S., COTTE, C., BANARU, D., GARCIA, T., BERTA, M., et al. (2025). Fine scale zooplankton distribution across the North Balearic Front during late spring [<https://doi.org/10.5194/egusphere-2025-1125>]. *EGUsphere [preprint]* (cf. p. 159, 169, 190).
- DUTKIEWICZ, S., CERMENO, P., JAHN, O., FOLLOWS, M. J., HICKMAN, A. E., TANIGUCHI, D. A., & WARD, B. A. (2020). Dimensions of marine phytoplankton diversity [<https://doi.org/10.5194/bg-17-609-2020>]. *Biogeosciences*, 17(3), 609-634 (cf. p. 14, 15, 160).
- DUTKIEWICZ, S., FOLLETT, C. L., FOLLOWS, M. J., HENDERIKX-FREITAS, F., RIBALET, F., GRADOVILLE, M. R., COESEL, S. N., FARNELID, H., FINKEL, Z. V., IRWIN, A. J., et al. (2024). Multiple biotic interactions establish phytoplankton community structure across environmental gradients [<https://doi.org/10.1002/lno.12555>]. *Limnology and Oceanography* (cf. p. 112).
- EDWARDS, A. M. (2001). Adding detritus to a nutrient–phytoplankton–zooplankton model : a dynamical-systems approach [<https://doi.org/10.1080/02681119608806231>]. *Journal of Plankton Research*, 23(4), 389-413 (cf. p. 98).
- ELTON, C. S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press. (Cf. p. 7).

- ESCUQUIER, R., MOURRE, B., JUZA, M., & TINTORÉ, J. (2016). Subsurface circulation and mesoscale variability in the Algerian subbasin from altimeter-derived eddy trajectories [<https://doi.org/10.1002/2016JC011760>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 121(8), 6310-6322 (cf. p. 39).
- ESTRADA, M., VARELA, R. A., SALAT, J., CRUZADO, A., & ARIAS, E. (1999). Spatio-temporal variability of the winter phytoplankton distribution across the Catalan and North Balearic fronts (NW Mediterranean). [<https://doi.org/10.1093/plankt/21.1.1>]. *Journal of Plankton Research*, 21(1) (cf. p. 42).
- FALKOWSKI, P. G., KATZ, M. E., KNOLL, A. H., QUIGG, A., RAVEN, J. A., SCHOFIELD, O., & TAYLOR, F. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton [<https://doi.org/10.1126/science.1095964>]. *science*, 305(5682), 354-360 (cf. p. 13).
- FASHAM, M. J., BALIÑO, B. M., BOWLES, M. C., ANDERSON, R., ARCHER, D., BATHMANN, U., BOYD, P., BUESSELER, K., BURKILL, P., BYCHKOV, A., et al. (2001). A new vision of ocean biogeochemistry after a decade of the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS). *Ambio*, 2001(Sp. No. 10), 4-31 (cf. p. 11).
- FAY, A., & MCKINLEY, G. (2014). Global open-ocean biomes : mean and temporal variability [<https://doi.org/10.5194/essd-6-273-2014>]. *Earth System Science Data*, 6(2), 273-284 (cf. p. 12, 13).
- FELIP, M., ANDREATTA, S., SOMMARUGA, R., STRASKRÁBOVÁ, V., & CATALAN, J. (2007). Suitability of flow cytometry for estimating bacterial biovolume in natural plankton samples : comparison with microscopy data [<https://doi.org/10.1128/AEM.00733-07>]. *Applied and environmental microbiology*, 73(14), 4508-4514 (cf. p. 126).
- FINKEL, Z. V., BEARDALL, J., FLYNN, K. J., QUIGG, A., REES, T. A. V., & RAVEN, J. A. (2010). Phytoplankton in a changing world : cell size and elemental stoichiometry [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbp098>]. *Journal of plankton research*, 32(1), 119-137 (cf. p. 8).
- FLATEN, G. A. F., SKJOLDAL, E. F., KROM, M. D., LAW, C. S., MANTOURA, R. F. C., PITTA, P., PSARRA, S., TANAKA, T., TSELEPIDES, A., WOODWARD, E. M. S., et al. (2005). Studies of the microbial P-cycle during a Lagrangian phosphate-addition experiment in the Eastern Mediterranean [<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.08.010>]. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 52(22-23), 2928-2943 (cf. p. 112, 114).
- FOLADORI, P., QUARANTA, A., & ZIGLIO, G. (2008). Use of silica microspheres having refractive index similar to bacteria for conversion of flow cytometric forward light scatter into biovolume [<https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.06.026>]. *Water research*, 42(14), 3757-3766 (cf. p. 52).

- FOLLOWS, M. J., DUTKIEWICZ, S., GRANT, S., & CHISHOLM, S. W. (2007). Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean [<https://doi.org/10.1126/science.1138544>]. *science*, 315(5820), 1843-1846 (cf. p. 189).
- FRANKS, P. J. (1992). Phytoplankton blooms at fronts : patterns, scales, and physical forcing mechanisms. *Rev. Aquat. Sci*, 6(2), 121-137 (cf. p. 33, 114).
- FRANKS, P. J. (2002). NPZ models of plankton dynamics : their construction, coupling to physics, and application [<https://doi.org/10.1023/A:1015874028196>]. *Journal of Oceanography*, 58(2), 379-387 (cf. p. 72).
- FREILICH, M., & MAHADEVAN, A. (2021). Coherent pathways for subduction from the surface mixed layer at ocean fronts [<https://doi.org/10.1029/2020JC017042>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 126(5), e2020JC017042 (cf. p. 20, 155).
- FREILICH, M. A., & MAHADEVAN, A. (2019). Decomposition of vertical velocity for nutrient transport in the upper ocean [<https://doi.org/10.1175/JPO-D-19-0002.1>]. *Journal of Physical Oceanography*, 49(6), 1561-1575 (cf. p. 18).
- FROIDEVAUX, H. (1892). Les courants de la mer du Nord. *Annales de géographie*, 2(5), 120-120 (cf. p. 3).
- FUCHS, R., THYSSEN, M., CREACH, V., DUGENNE, M., IZARD, L., LATIMIER, M., LOUCHAR, A., MARREC, P., RIJKEBOER, M., GRÉGORI, G., et al. (2022). Automatic recognition of flow cytometric phytoplankton functional groups using convolutional neural networks [<https://doi.org/10.1002/lom3.10493>]. *Limnology and Oceanography : Methods*, 20(7), 387-399 (cf. p. 161).
- GANGRADE, S., & MANGOLTE, I. (2024). Patchiness of plankton communities at fronts explained by Lagrangian history of upwelled water parcels [<https://doi.org/10.1002/lno.12654>]. *Limnology and Oceanography*, 69(9), 2123-2137 (cf. p. 158).
- GARCIA, T., OMS, L., MILHAUD, X., DOGLIOLI, A. M., MESSIÉ, M., VANDEKERKHOVE, P., LACOUR, C., GRÉGORI, G., & POMMERET, D. (2026). A statistical approach to unveil phytoplankton adaptation to ocean fronts [<https://doi.org/10.5194/ascmo-12-21-2026>]. *Advances in Statistical Climatology, Meteorology and Oceanography*, 12(1), 21-41 (cf. p. 163, 197).
- GARREAU, P., DUMAS, F., LOUAZEL, S., STEGNER, A., & LE VU, B. (2018). High-resolution observations and tracking of a dual-core anticyclonic eddy in the Algerian Basin [<https://doi.org/10.1029/2017JC013667>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 123(12), 9320-9339 (cf. p. 39).
- GRAND, L. (2025). Étude par approche cytométrique de l'influence des structures océaniques de fine échelle sur la distribution du bactérioplancton en Méditerranée occidentale — Campagne océanographique BioSWOT Med. (Cf. p. 63, 164).

- GRANT, S. R. (2014). *Phosphorus uptake kinetics and growth of marine osmotrophs* [thèse de doct., [Honolulu] :[University of Hawaii at Manoa],[August 2014]]. (Cf. p. 77).
- GRAY, P. C., BOSS, E., BOURDIN, G., & LEHAHN, Y. (2025). Emergent patterns of patchiness differ between physical and planktonic properties in the ocean [<https://doi.org/10.1038/s41467-025-56794-x>]. *Nature Communications*, 16(1), 1808 (cf. p. 43, 153, 194).
- GRAY, P. C., SAVELYEV, I., CASSAR, N., LÉVY, M., BOSS, E., LEHAHN, Y., BOURDIN, G., THOMPSON, K. A., WINDLE, A., GRONNIGER, J., et al. (2024). Evidence for kilometer-scale biophysical features at the Gulf Stream front [<https://doi.org/10.1029/2023JC020526>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 129(3), e2023JC020526 (cf. p. 20, 23, 148, 153).
- GROVER, J. P. (1990). Resource competition in a variable environment : phytoplankton growing according to Monod's model [<https://doi.org/10.1086/285131>]. *The American Naturalist*, 136(6), 771-789 (cf. p. 14, 82).
- GURNEY, K. R., BAKER, D., RAYNER, P., & DENNING, S. (2008). Interannual variations in continental-scale net carbon exchange and sensitivity to observing networks estimated from atmospheric CO₂ inversions for the period 1980 to 2005 [<https://doi.org/10.1029/2007GB003082>]. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(3) (cf. p. 12).
- HALLER, G., & YUAN, G. (2000). Lagrangian coherent structures and mixing in two-dimensional turbulence [[https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(00\)00142-1](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(00)00142-1)]. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 147(3-4), 352-370 (cf. p. 49).
- HERNÁNDEZ-CARRASCO, I., & ORFILA, A. (2018). The role of an intense front on the connectivity of the western Mediterranean Sea : The cartagena-Tenes front [<https://doi.org/10.1029/2017JC013613>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 123(6), 4398-4422 (cf. p. 39).
- HERNÁNDEZ-CARRASCO, I., ALOU-FONT, E., DUMONT, P.-A., CABORNERO, A., ALLEN, J., & ORFILA, A. (2020). Lagrangian flow effects on phytoplankton abundance and composition along filament-like structures [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102469>]. *Progress in Oceanography*, 189, 102469 (cf. p. 153).
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, N., ARÍSTEGUI, J., MONTERO, M. F., VELASCO-SENOVILLA, E., BALTAR, F., MARRERO-DÍAZ, Á., MARTÍNEZ-MARRERO, A., & RODRÍGUEZ-SANTANA, Á. (2020). Drivers of plankton distribution across mesoscale eddies at submesoscale range [<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00667>]. *Frontiers in Marine Science*, 7, 667 (cf. p. 20).
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, N., SANTANA-FALCÓN, Y., ESTRADA-ALLIS, S., & ARÍSTEGUI, J. (2021). Short-term spatiotemporal variability in picoplankton induced by a submesoscale front south of gran Canaria (Canary Islands) [<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.592703>]. *Frontiers in Marine Science*, 8, 592703 (cf. p. 23, 152, 153).

- HOLT, R. D., & BONSALE, M. B. (2017). Apparent competition [<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628>]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 447-471 (cf. p. 109).
- HUBBELL, S. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography : a synopsis of the theory and. *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context : 14th Special Symposium of the British Ecological Society*, 14, 393 (cf. p. 15).
- HUOT, Y., BABIN, M., BRUYANT, E., GROB, C., TWARDOWSKI, M., & CLAUSTRE, H. (2007). Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences discussions*, 4(2), 707-745 (cf. p. 9).
- JOËL, A. (2024). Characterization of oceanic fine-scale dynamics in the Western Mediterranean Sea during the BioSWOT-Med campaign [Rapport de stage]. (Cf. p. 64).
- JOËL, A., DOGLIOLI, A., BOSSE, A., BOURUET-AUBERTOT, P., BUNIAK, L., CAPET, X., D'OVIDIO, F., GREGORI, G. J., MARTELLUCCI, R., MAURI, E., et al. (2025). Ocean circulation modulating the nutricline at regional and fine scales : a case study in the Northwestern Mediterranean Sea. *Authorea Preprints* (cf. p. 168).
- JOHNSON, P. W., & SIEBURTH, J. M. (1979). Chroococcoid cyanobacteria in the sea : a ubiquitous and diverse phototrophic biomass 1 [<https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.5.0928>]. *Limnology and oceanography*, 24(5), 928-935 (cf. p. 30).
- JONES, D. C., HOLT, H. J., MEIJERS, A. J., & SHUCKBURGH, E. (2019). Unsupervised clustering of Southern Ocean Argo float temperature profiles [<https://doi.org/10.1029/2018JC014629>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 124(1), 390-402 (cf. p. 68).
- KAVANAUGH, M. T., HALES, B., SARACENO, M., SPITZ, Y. H., WHITE, A. E., & LETELIER, R. M. (2014). Hierarchical and dynamic seascapes : A quantitative framework for scaling pelagic biogeochemistry and ecology [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.10.013>]. *Progress in Oceanography*, 120, 291-304 (cf. p. 12).
- KRAMER, S. J., BOLAÑOS, L. M., CATLETT, D., CHASE, A. P., BEHRENFELD, M. J., BOSS, E. S., CROCKFORD, E. T., GIOVANNONI, S. J., GRAFF, J. R., HAËNTJENS, N., et al. (2024). Toward a synthesis of phytoplankton community composition methods for global-scale application [<https://doi.org/10.1002/lom3.10602>]. *Limnology and Oceanography : Methods*, 22(4), 217-240 (cf. p. 29).
- LANDRY, M. R., & HASSETT, R. P. (1982). Estimating the grazing impact of marine microzooplankton [<https://doi.org/10.1007/BF00397668>]. *Marine biology*, 67(3), 283-288 (cf. p. 76).
- LAPEYRE, G., KLEIN, P., & HUA, B. L. (2006). Oceanic restratification forced by surface frontogenesis [<https://doi.org/10.1175/JPO2923.1>]. *Journal of Physical Oceanography*, 36(8), 1577-1590 (cf. p. 18).

- LE GUILLOU, F., CHAPRON, B., & RIO, M.-H. (2025). VarDyn : Dynamical joint-reconstructions of sea surface height and temperature from multi-sensor satellite observations [<https://doi.org/10.1029/2024MS004689>]. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 17(4), e2024MS004689 (cf. p. 50, 51).
- LEE, G.-B., HUNG, C.-I., KE, B.-J., HUANG, G.-R., HWEL, B.-H., & LAI, H.-F. (2001). Hydrodynamic focusing for a micromachined flow cytometer [<https://doi.org/10.1115/1.1385514>]. *Journal of fluids engineering*, 123(3), 672-679 (cf. p. 32).
- LEHAHN, Y., D'OVIDIO, F., & KOREN, I. (2018). A satellite-based Lagrangian view on phytoplankton dynamics [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063204>]. *Annual review of marine science*, 10(1), 99-119 (cf. p. 22).
- LEHMAN, J. T. (1991). Interacting growth and loss rates : The balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities [<https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.8.1546>]. *Limnology and Oceanography*, 36(8), 1546-1554 (cf. p. 82).
- LEHMAN, J. T. (2002). Mixing patterns and plankton biomass of the St. Lawrence Great Lakes under climate change scenarios [[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(02\)70607-2](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(02)70607-2)]. *Journal of Great Lakes Research*, 28(4), 583-596 (cf. p. 82).
- LÉVY, M., COUESPEL, D., HAËCK, C., KEERTHI, M. G., MANGOLTE, I., & PREND, C. J. (2024). The impact of fine-scale currents on biogeochemical cycles in a changing ocean [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-020723-020531>]. *Annual Review of Marine Science*, 16(1), 191-215 (cf. p. 17, 23, 148).
- LÉVY, M., FERRARI, R., FRANKS, P. J., MARTIN, A. P., & RIVIÈRE, P. (2012). Bringing physics to life at the submesoscale [<https://doi.org/10.1029/2012GL052756>]. *Geophysical Research Letters*, 39(14) (cf. p. 82).
- LÉVY, M., FRANKS, P. J., & SMITH, K. S. (2018). The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems [<https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>]. *Nature communications*, 9(1), 4758 (cf. p. 18, 24, 25, 42, 72, 82, 154).
- LÉVY, M., HAËCK, C., MANGOLTE, I., CASSIANIDES, A., & EL HOURANY, R. (2025). Shift in phytoplankton community composition over fronts [<https://doi.org/10.1038/s43247-025-02553-1>]. *Communications Earth & Environment*, 6(1), 591 (cf. p. 23).
- LÉVY, M., KLEIN, P., & TREGUIER, A.-M. (2001). Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. 59(4), 535-565 (cf. p. 22, 155).
- LI, W., RAO, D. S., HARRISON, W., SMITH, J., CULLEN, J., IRWIN, B., & PLATT, T. (1983). Autotrophic picoplankton in the tropical ocean [<https://doi.org/10.1126/science.219.4582.292>]. *Science*, 219(4582), 292-295 (cf. p. 30).

Bibliographie

- LIN, S., YUAN, H., ZHU, C., LUO, H., & ZHANG, W. (2024). Niche features and assembly mechanisms of microeukaryotic generalists and specialists along a north–south gradient of a subtropical coastal sea [<https://doi.org/10.3354/meps14647>]. *Mar Ecol Prog Ser*, 742, 35-57 (cf. p. 194).
- LINDEMANN, C., FIKSEN, Ø., ANDERSEN, K. H., & AKSNES, D. L. (2016). Scaling laws in phytoplankton nutrient uptake affinity [<https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00026>]. *Frontiers in Marine Science*, 3, 26 (cf. p. 76).
- LIONELLO, P., & SCARASCIA, L. (2018). The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming [<https://doi.org/10.1007/s10113-018-1290-1>]. *Regional Environmental Change*, 18(5), 1481-1493 (cf. p. 34).
- LITCHMAN, E., de TEZANOS PINTO, P., KLAUSMEIER, C. A., THOMAS, M. K., & YOSHIYAMA, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton [<https://doi.org/10.1007/s10750-010-0341-5>]. *Fifty years after the “Homage to Santa Rosalia” : Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems*, 15-28 (cf. p. 7).
- LITCHMAN, E., EDWARDS, K. F., KLAUSMEIER, C. A., & THOMAS, M. K. (2012). Phytoplankton niches, traits and eco-evolutionary responses to global environmental change [<https://doi.org/10.3354/meps09912>]. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 235-248 (cf. p. 190).
- LITCHMAN, E., & KLAUSMEIER, C. A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton [<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>]. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39(1), 615-639 (cf. p. 13, 76).
- LONGHURST, A., SATHYENDRANATH, S., PLATT, T., & CAVERHILL, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data [<https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1245>]. *Journal of plankton Research*, 17(6), 1245-1271 (cf. p. 12).
- LONGHURST, A. R. (2010). *Ecological geography of the sea*. Elsevier. (Cf. p. 13).
- LOREAU, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning : recent theoretical advances [<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x>]. *Oikos*, 91(1), 3-17 (cf. p. 16).
- LORENZEN, C. J. (1966). A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 13(2), 223-227 (cf. p. 19).
- LOVEJOY, T., & PADUA, M. T. J. (1980). Scientific Help Towards Saving Amazonian Species? *Environmental Conservation*, 7(4), 288-288 (cf. p. 11).
- LUONG, B. (2025). N-dimensional histogram [Available at : <https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/23897-n-dimensional-histogram> (accessed September 24, 2025)]. (Cf. p. 177).

- MACFARLAND, T. W., & YATES, J. M. (2016). Mann–whitney u test [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30634-6_4]. In *Introduction to nonparametric statistics for the biological sciences using R* (p. 103-132). Springer. (Cf. p. 70).
- MAHADEVAN, A. (2005). Spatial heterogeneity and its relation to processes in the upper ocean. In *Ecosystem function in heterogeneous landscapes* (p. 165-182). Springer. (Cf. p. 13, 113).
- MAHADEVAN, A. (2016). The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>]. *Annual review of marine science*, 8, 161-184 (cf. p. 18, 82).
- MAHADEVAN, A., & ARCHER, D. (2000). Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean [<https://doi.org/10.1029/1999JC900216>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 105(C1), 1209-1225 (cf. p. 22, 105).
- MANGOLTE, I., LÉVY, M., DUTKIEWICZ, S., CLAYTON, S., & JAHN, O. (2022). Plankton community response to fronts : winners and losers [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbac010>]. *Journal of Plankton Research*, 44(2), 241-258 (cf. p. 23, 82, 109, 153).
- MANGOLTE, I., LÉVY, M., HAËCK, C., & OHMAN, M. D. (2023). Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts [<https://doi.org/10.5194/bg-20-3273-2023>] (cf. p. 17, 23, 107, 109, 114, 148, 153, 157, 163).
- MARAÑÓN, E., CERMENO, P., LATASA, M., & TADONLÉKÉ, R. D. (2012). Temperature, resources, and phytoplankton size structure in the ocean [<https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.5.1266>]. *Limnology and Oceanography*, 57(5), 1266-1278 (cf. p. 76).
- MARAÑÓN, E., STEELE, J., THORPE, A., & TUREKIAN, K. (2009). Phytoplankton size structure. *Elements of physical oceanography : A derivative of the encyclopedia of ocean sciences*, 85 (cf. p. 151).
- MARREC, P., GRÉGORI, G., DOGLIOLI, A. M., DUGENNE, M., DELLA PENNA, A., BHAIRY, N., CARIOU, T., HÉLIAS NUNIGE, S., LAHBIB, S., ROUGIER, G., et al. (2018). Coupling physics and biogeochemistry thanks to high-resolution observations of the phytoplankton community structure in the northwestern Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.5194/bg-15-1579-2018>]. *Biogeosciences*, 15(5), 1579-1606 (cf. p. 30, 39).
- MARTIN, A. (2005). The kaleidoscope ocean [<https://doi.org/10.1098/rsta.2005.1663>]. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 363(1837), 2873-2890 (cf. p. 19).
- MARTIN, A. P., RICHARDS, K. J., & FASHAM, M. J. (2001). Phytoplankton production and community structure in an unstable frontal region [[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00084-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00084-1)]. *Journal of Marine Systems*, 28(1-2), 65-89 (cf. p. 22, 155, 189).

Bibliographie

- MAYOT, N., D'ORTENZIO, F., RIBERA D'ALCALÀ, M., LAVIGNE, H., & CLAUSTRE, H. (2016). Inter-annual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites [<https://doi.org/10.5194/bg-13-1901-2016>]. *Biogeosciences*, 13(6), 1901-1917 (cf. p. 38, 40, 42).
- MCGILL, B. J., ENQUIST, B. J., WEIHER, E., & WESTOBY, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185 (cf. p. 14).
- MCGILLICUDDY JR, D. J. (2016). Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>]. *Annual Review of Marine Science*, 8(1), 125-159 (cf. p. 82).
- MCWILLIAMS, J. C. (2016). Submesoscale currents in the ocean [<https://doi.org/10.1098/rspa.2016.0117>]. *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 472(2189), 20160117 (cf. p. 17-19).
- MCWILLIAMS, J. C. (2019). A survey of submesoscale currents [<https://doi.org/10.1186/s40562-019-0133-3>]. *Geoscience Letters*, 6(1), 3 (cf. p. 106, 174).
- MCWILLIAMS, J. C. (2021). Oceanic frontogenesis [<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032320-120725>]. *Annual Review of Marine Science*, 13, 227-253 (cf. p. 18, 94, 105).
- MENDEN-DEUER, S., & LESSARD, E. J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton [<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>]. *Limnology and oceanography*, 45(3), 569-579 (cf. p. 53, 54, 162).
- MESSIÉ, M., & CHAVEZ, F. P. (2017). Nutrient supply, surface currents, and plankton dynamics predict zooplankton hotspots in coastal upwelling systems [<https://doi.org/10.1002/2017GL074322>]. *Geophysical Research Letters*, 44(17), 8979-8986 (cf. p. 77, 78, 168).
- MESSIÉ, M., PETRENKO, A., DOGLIOLI, A. M., ALDEBERT, C., MARTINEZ, E., KOENIG, G., BONNET, S., & MOUTIN, T. (2020). The delayed island mass effect : How islands can remotely trigger blooms in the oligotrophic ocean [<https://doi.org/10.1029/2019GL085282>]. *Geophysical Research Letters*, 47(2), e2019GL085282 (cf. p. 77, 78).
- MESSIÉ, M., SANCHO-GALLEGOS, D. A., FIECHTER, J., SANTORA, J. A., & CHAVEZ, F. P. (2022). Satellite-based Lagrangian model reveals how upwelling and oceanic circulation shape krill hotspots in the California Current System [<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.835813>]. *Frontiers in Marine Science*, 9, 835813 (cf. p. 77, 78).
- MILLOT, C., TAUPIER-LETAGE, I., & BENZOHRRA, M. (1990). The Algerian eddies [[https://doi.org/10.1016/0012-8252\(90\)90003-E](https://doi.org/10.1016/0012-8252(90)90003-E)]. *Earth-Science Reviews*, 27(3), 203-219 (cf. p. 36, 39).
- MILLOT, C., & TAUPIER-LETAGE, I. (2005). Circulation in the Mediterranean sea [<https://doi.org/10.1007/b107143>]. *The Mediterranean Sea*, 29-66 (cf. p. 35, 36, 41).

- MOLINARI, R., & KIRWAN JR, A. (1975). Calculations of differential kinematic properties from Lagrangian observations in the western Caribbean Sea. *Journal of Physical Oceanography*, 5(3), 483-491 (cf. p. 64, 122).
- MONOD, J. (1942). Diauxie et respiration au cours de la croissance des cultures de *B. coli*. *Annales de L'Institut Pasteur*, 68, 548-550 (cf. p. 74).
- MORÁN, X. A. G., LÓPEZ-URRUTIA, Á., CALVO-DÍAZ, A., & LI, W. K. (2010). Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean [<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01960.x>]. *Global Change Biology*, 16(3), 1137-1144 (cf. p. 16).
- MOREL, A., CLAUSTRE, H., & GENTILI, B. (2010). The most oligotrophic subtropical zones of the global ocean : similarities and differences in terms of chlorophyll and yellow substance [<https://doi.org/10.5194/bg-7-3139-2010>]. *Biogeosciences*, 7(10), 3139-3151 (cf. p. 11).
- MOREL, F. M. (1987). Kinetics of nutrient uptake and growth in phytoplankton 1. *Journal of phycology*, 23(1), 137-150 (cf. p. 10).
- MORROW, R., BLURMSTEIN, D., & DIBARBOURE, G. (2018). Fine-scale altimetry and the future SWOT mission [<https://doi.org/10.17125/gov2018.ch08>]. *New frontiers in operational oceanography*, 191-226 (cf. p. 28).
- MORROW, R., FU, L.-L., ARDHUIN, F., BENKIRAN, M., CHAPRON, B., COSME, E., D'OVIDIO, F., FARRAR, J. T., GILLE, S. T., LAPEYRE, G., et al. (2019). Global observations of fine-scale ocean surface topography with the surface water and ocean topography (SWOT) mission [<https://doi.org/10.17125/gov2018.ch08>]. *Frontiers in Marine Science*, 6, 232 (cf. p. 17).
- MOURIÑO, B., FERNÁNDEZ, E., & ALVES, M. (2004). Thermohaline structure, ageostrophic vertical velocity fields and phytoplankton distribution and production in the northeast Atlantic subtropical front [<https://doi.org/10.1029/2003JC001990>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 109(C4) (cf. p. 23).
- MOUTIN, T., & RAIMBAULT, P. (2002). Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise) [[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00062-3](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00062-3)]. *Journal of marine systems*, 33, 273-288 (cf. p. 11, 36, 74, 159).
- MUNK, W. H. (1950). On the wind-driven ocean circulation. *Journal of Atmospheric Sciences*, 7(2), 80-93 (cf. p. 4).
- MUNKES, B., LÖPTIEN, U., & DIETZE, H. (2021). Cyanobacteria blooms in the Baltic Sea : a review of models and facts [<https://doi.org/10.5194/bg-18-2347-2021>]. *Biogeosciences*, 18(7), 2347-2378 (cf. p. 77).

- NIEBLAS, A.-E., DRUSHKA, K., REYGONDEAU, G., ROSSI, V., DEMARCQ, H., DUBROCA, L., & BONHOMMEAU, S. (2014). Defining Mediterranean and Black Sea biogeochemical subprovinces and synthetic ocean indicators using mesoscale oceanographic features [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111251>]. *PloS one*, 9(10), e111251 (cf. p. 38).
- NIHOUL, J. C., & DJENIDI, S. (1996). *Coupled physical, chemical and biological models*. Royal Academy of Belgium. (Cf. p. 32).
- NOVELLI, G., GUIGAND, C. M., COUSIN, C., RYAN, E. H., LAXAGUE, N. J., DAI, H., HAUS, B. K., & ÖZGÖKMEN, T. M. (2017). A biodegradable surface drifter for ocean sampling on a massive scale [<https://doi.org/10.1175/JTECH-D-17-0055.1>]. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 34(11), 2509-2532 (cf. p. 63).
- OLITA, A., SPARNOCCHIA, S., CUSÍ, S., FAZIOLI, L., SORGENTE, R., TINTORÉ, J., & RIBOTTI, A. (2014). Observations of a phytoplankton spring bloom onset triggered by a density front in NW Mediterranean [<https://doi.org/10.5194/os-10-657-2014>]. *Ocean Science*, 10(4), 657-666 (cf. p. 40, 42).
- OLSON, R., VAULOT, D., & CHISHOLM, S. (1985). Marine phytoplankton distributions measured using shipboard flow cytometry. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 32(10), 1273-1280 (cf. p. 30).
- OMS, L., MESSIÉ, M., DOGLIOLI, A., JOEL, A., LEBLANC, K., BERTA, M., GRAND, L., PULIDO-VILLENA, E., & GRÉGORI, G. (2026). *Flow cytometry dataset from the BioSWOT-Med cruise*. SEANOE. <https://doi.org/10.17882/111629> (cf. p. 117).
- OMS, L., MESSIÉ, M., POGGIALE, J.-C., GRÉGORI, G., & DOGLIOLI, A. (2024). Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean : A Mediterranean Sea case study [<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2024.104021>]. *Journal of Marine Systems*, 246, 104021 (cf. p. 81, 117).
- PALMIÉRI, J., DUTAY, J.-C., D'ORTENZIO, F., HOUPERT, L., MAYOT, N., & BOPP, L. (2018). The Mediterranean subsurface phytoplankton dynamics and their impact on Mediterranean bioregions [<https://doi.org/10.5194/bg-2018-423>]. *Biogeosciences Discussions*, 2018, 1-38 (cf. p. 38).
- PASCUAL, A., RUIZ, S., OLITA, A., TROUPIN, C., CLARET, M., CASAS, B., MOURRE, B., POULAIN, P.-M., TOVAR-SANCHEZ, A., CAPET, A., et al. (2017). A multiplatform experiment to unravel meso- and submesoscale processes in an intense front (AlborEx) [<https://doi.org/10.1002/2016JC012611>]. *Frontiers in Marine Science*, 4, 39 (cf. p. 20, 39).
- PEPERZAK, L., ZETSCHKE, E.-M., GOLLASCH, S., ARTIGAS, L. F., BONATO, S., CRÉACH, V., VRÉ, P. d., DUBELAAR, G. B., HENNEGHEN, J., HESS-ERGA, O.-K., et al. (2018). Comparing flow cytometry and microscopy in the quantification of vital aquatic organisms in

- ballast water, *Journal of Marine Engineering & Technology* [<https://doi.org/10.1080/20464177.2018.1525806>] (cf. p. 62, 110).
- PETRENKO, A. A., DOGLIOLI, A. M., NENCIOLI, E., KERSALÉ, M., HU, Z., & D'OVIDIO, F. (2017). A review of the LATEX project : mesoscale to submesoscale processes in a coastal environment [<https://doi.org/10.1007/s10236-017-1040-9>]. *Ocean Dynamics*, 67(3), 513-533 (cf. p. 20).
- PIGANI, E. (2025). *Modeling Macroecological Patterns in Marine Ecosystems : From Community Structures to Gene Expressions* [thèse de doct., The Open University] [<https://doi.org/10.21954/ou.ro.00103750>]. (Cf. p. 194).
- PLATT, T., RAO, D. S., & IRWIN, B. (1983). Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, 301(5902), 702-704 (cf. p. 30).
- PLUMMER, A., FREILICH, M., BENZI, R., CHOI, C. J., SUDEK, L., WORDEN, A. Z., TOSCHI, F., & MAHADEVAN, A. (2023). Oceanic frontal divergence alters phytoplankton competition and distribution [<https://doi.org/10.1029/2023JC019902>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 128(8), e2023JC019902 (cf. p. 187, 188).
- POGGIALE, J.-C., BAKLOUTI, M., QUEGUINER, B., & KOIJMAN, S. (2010). How far details are important in ecosystem modelling : the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton-zooplankton interactions [<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.01.005>]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1557), 3495-3507 (cf. p. 75).
- POLOVINA, J. J., HOWELL, E. A., & ABECASSIS, M. (2008). Ocean's least productive waters are expanding [<https://doi.org/10.1029/2007GL031745>]. *Geophysical Research Letters*, 35(3) (cf. p. 16).
- PRAIRIE, J. C., SUTHERLAND, K. R., NICKOLS, K. J., & KALTENBERG, A. M. (2012). Biophysical interactions in the plankton : A cross-scale review [<https://doi.org/10.1215/21573689-1964713>]. *Limnology and Oceanography : Fluids and Environments*, 2(1), 121-145 (cf. p. 82).
- PRANTS, S. (2022). Marine life at Lagrangian fronts [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102790>]. *Progress in Oceanography*, 204, 102790 (cf. p. 18, 187, 191, 198).
- PRIEUR, L., & SOURNIA, A. (1994). "Almofront-1" (April-May 1991) : an interdisciplinary study of the Almeria-Oran geostrophic front, SW Mediterranean Sea [[https://doi.org/10.1016/0924-7963\(94\)90046-9](https://doi.org/10.1016/0924-7963(94)90046-9)]. *Journal of Marine Systems*, 5(3-5), 187-203 (cf. p. 40).
- PRINCE, E. K., & POULSON-ELLESTAD, K. L. (2018). Predator-Prey Interactions in the Marine Plankton : The Role of Signals, Cues, and Defensive Compounds. In *Chemical Ecology* (p. 291-328). CRC Press. (Cf. p. 158).

- PROVENZALE, A., BABIANO, A., BRACCO, A., PASQUERO, C., & WEISS, J. (2008). Coherent vortices and tracer transport [https://doi.org/10.1007/978-3-540-75215-8_5]. In *Transport and Mixing in Geophysical Flows : Creators of Modern Physics* (p. 101-118). Springer. (Cf. p. 178).
- PULIDO-VILLENA, E., DESBOEUF, K., DJAOUDI, K., VAN WAMBEKE, F., BARRILLON, S., DOGLIOLI, A., PETRENKO, A., TAILLANDIER, V., FU, F., GAILLARD, T., et al. (2021). Phosphorus cycling in the upper waters of the Mediterranean Sea (PEACETIME cruise) : relative contribution of external and internal sources [<https://doi.org/10.5194/bg-18-5871-2021>]. *Biogeosciences*, 18(21), 5871-5889 (cf. p. 35-37, 75, 76, 98, 169).
- QUERE, C. L., 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 [<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x>]. *Global Change Biology*, 11(11), 2016-2040 (cf. p. 14).
- RAICK, C., SOETAERT, K., & GRÉGOIRE, M. (2006). Model complexity and performance : how far can we simplify? [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.001>]. *Progress in Oceanography*, 70(1), 27-57 (cf. p. 114).
- RAVEN, J. (1998). The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful : the picophytoplankton [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00233.x>]. *Functional ecology*, 12(4), 503-513 (cf. p. 9, 76).
- REYDONDEAU, G., GUIEU, C., BENEDETTI, F., IRISSON, J.-O., AYATA, S.-D., GASPARINI, S., & KOUUBI, P. (2017). Biogeochemical regions of the Mediterranean Sea : An objective multidimensional and multivariate environmental approach [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.11.001>]. *Progress in oceanography*, 151, 138-148 (cf. p. 38).
- REYDONDEAU, G., LONGHURST, A., MARTINEZ, E., BEAUGRAND, G., ANTOINE, D., & MAURY, O. (2013). Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean [<https://doi.org/10.1002/gbc.20089>]. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(4), 1046-1058 (cf. p. 12).
- REYNOLDS, D. (2015). Gaussian mixture models [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7488-4_196]. In *Encyclopedia of biometrics* (p. 827-832). Springer. (Cf. p. 68).
- RIANDEY, V., CHAMPALBERT, G., CARLOTTI, F., TAUPIER-LETAGE, I., & THIBAUT-BOTHA, D. (2005). Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997 [<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.004>]. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 52(11), 2029-2048 (cf. p. 39).
- RICHARDSON, P. L. (1980). Gulf Stream ring trajectories. *Journal of Physical Oceanography*, 10(1), 90-104 (cf. p. 4).

- RIVIÈRE, P., & PONDAVEN, P. (2006). Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region [<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.02.005>]. *Journal of Marine Systems*, 60(3-4), 345-364 (cf. p. 22, 112).
- ROLLAND, R., BOURUET-AUBERTOT, P., CUYPERS, Y., BOSSE, A., PETRENKO, A., MAYTIE, T., PONTE, A., BARRILLON, S., BERTA, M., MOURRE, B., et al. (2025). Near-inertial wave trapping inside a fine-scale anticyclonic eddy during the BioSWOT-Med 2023 cruise : turbulence and energy flux [<https://doi.org/10.22541/essoar.175087428.89625935/v1>]. *ESS Open Archive* (cf. p. 119, 131, 160).
- ROSSI, V., SER-GIACOMI, E., LÓPEZ, C., & HERNÁNDEZ-GARCÍA, E. (2014). Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves [<https://doi.org/10.1002/2014GL059540>]. *Geophysical Research Letters*, 41(8), 2883-2891 (cf. p. 38).
- ROUSSELET, L., D'OVIDIO, F., IZARD, L., DELLA PENNA, A., PETRENKO, A., BARRILLON, S., NENCIOLI, F., & DOGLIOLI, A. (2025). A Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises (SPASSOv2. 0) : tracking fine scale features for physical and biogeochemical studies [<https://doi.org/10.1175/JTECH-D-24-0071.1>]. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* (cf. p. 48, 50, 148).
- RUIZ, S., PASCUAL, A., GARAU, B., FAUGÈRE, Y., ALVAREZ, A., & TINTORÉ, J. (2009). Mesoscale dynamics of the Balearic Front, integrating glider, ship and satellite data [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055523>]. *Journal of Marine Systems*, 78, S3-S16 (cf. p. 39).
- RYAN, J. P., MCMANUS, M. A., & SULLIVAN, J. M. (2010). Interacting physical, chemical and biological forcing of phytoplankton thin-layer variability in Monterey Bay, California [<https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.10.017>]. *Continental Shelf Research*, 30(1), 7-16 (cf. p. 21).
- SAILLEY, S. F., VOGT, M., DONEY, S. C., AITA, M. N., BOPP, L., BUITENHUIS, E. T., HASHIOKA, T., LIMA, I., LE QUÉRÉ, C., & YAMANAKA, Y. (2013). Comparing food web structures and dynamics across a suite of global marine ecosystem models [<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.006>]. *Ecological Modelling*, 261, 43-57 (cf. p. 114).
- SALGADO-HERNANZ, P., RACAULT, M.-F., FONT-MUÑOZ, J., & BASTERRETxea, G. (2019). Trends in phytoplankton phenology in the Mediterranean Sea based on ocean-colour remote sensing [<https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.10.036>]. *Remote Sensing of Environment*, 221, 50-64 (cf. p. 40).
- SARMIENTO, J. L., SLATER, R., BARBER, R., BOPP, L., DONEY, S., HIRST, A., KLEYPAS, J., MATEAR, R., MIKOLAJEWICZ, U., MONFRAY, P., et al. (2004). Response of ocean ecosystems to climate warming [<https://doi.org/10.1029/2003GB002134>]. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(3) (cf. p. 12).

- SCHMOKER, C., HERNÁNDEZ-LEÓN, S., & CALBET, A. (2013). Microzooplankton grazing in the oceans : impacts, data variability, knowledge gaps and future directions [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbt023>]. *Journal of Plankton Research*, 35(4), 691-706 (cf. p. 76).
- SER-GIACOMI, E., ZINGER, L., MALVIYA, S., DE VARGAS, C., KARSENTI, E., BOWLER, C., & DE MONTE, S. (2018). Ubiquitous abundance distribution of non-dominant plankton across the global ocean [<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0587-2>]. *Nature ecology & evolution*, 2(8), 1243-1249 (cf. p. 194).
- SHAPIRO, H. M. (2005). *Practical flow cytometry*. John Wiley & Sons. (Cf. p. 30).
- SHCHERBINA, A. Y., SUNDERMEYER, M. A., KUNZE, E., D'ASARO, E., BADIN, G., BIRCH, D., BRUNNER-SUZUKI, A.-M. E., CALLIES, J., KUEBEL CERVANTES, B. T., CLARET, M., et al. (2015). The LatMix summer campaign : Submesoscale stirring in the upper ocean [<https://doi.org/10.1175/BAMS-D-14-00015.1>]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 96(8), 1257-1279 (cf. p. 20).
- SIEBURTH, J. M., SMETACEK, V., & LENZ, J. (1978). Pelagic ecosystem structure : Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and oceanography*, 23(6), 1256-1263 (cf. p. 8, 9).
- SIEGELMAN, L., O'TOOLE, M., FLEXAS, M., RIVIÈRE, P., & KLEIN, P. (2019). Submesoscale ocean fronts act as biological hotspot for southern elephant seal [<https://doi.org/10.1038/s41598-019-42117-w>]. *Scientific reports*, 9(1), 5588 (cf. p. 22).
- 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 [<https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>]. *Biogeosciences*, 7(5), 1543-1586 (cf. p. 36, 37).
- SOSIK, H. M., OLSON, R. J., & ARMBRUST, E. V. (2010). Flow cytometry in phytoplankton research [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9268-7_8]. In *Chlorophyll a Fluorescence in aquatic sciences : methods and applications* (p. 171-185). Springer. (Cf. p. 30).
- SPALL, S., & RICHARDS, K. (2000). A numerical model of mesoscale frontal instabilities and plankton dynamics—I. Model formulation and initial experiments [[https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00081-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00081-3)]. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 47(7), 1261-1301 (cf. p. 22, 155).
- STAL, L. J. (2007). Cyanobacteria : diversity and versatility, clues to life in extreme environments. In *Algae and cyanobacteria in extreme environments* (p. 659-680). Springer. (Cf. p. 31).

Bibliographie

- STELMAKH, L., et al. (2013). Microzooplankton grazing impact on phytoplankton blooms in the coastal seawater of the southern Crimea (Black Sea) [<https://doi.org/10.5376/ijms.2013.03.0015>]. *International Journal of Marine Science*, 3 (cf. p. 76).
- STOMMEL, H. (1957). A survey of ocean current theory. *Deep Sea Research (1953)*, 4, 149-184 (cf. p. 4).
- STROM, S. L., MACRI, E. L., & OLSON, M. B. (2007). Microzooplankton grazing in the coastal Gulf of Alaska : Variations in top-down control of phytoplankton [<https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.4.1480>]. *Limnology and Oceanography*, 52(4), 1480-1494 (cf. p. 76).
- SVERDRUP, H. U. (1947). Wind-driven currents in a baroclinic ocean; with application to the equatorial currents of the eastern Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 33(11), 318-326 (cf. p. 4).
- SWINGLAND, I. R. (2001). Biodiversity, definition of. *Encyclopedia of biodiversity*, 1, 377-391 (cf. p. 11).
- TAUPIER-LETAGE, I., PUIILLAT, I., MILLOT, C., & RAIMBAULT, P. (2003). Biological response to mesoscale eddies in the Algerian Basin [<https://doi.org/10.1029/1999JC000117>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 108(C8) (cf. p. 39).
- TAYLOR, A. G., GOERICKE, R., LANDRY, M. R., SELPH, K. E., WICK, D. A., & ROADMAN, M. J. (2012). Sharp gradients in phytoplankton community structure across a frontal zone in the California Current Ecosystem [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbs036>]. *Journal of Plankton Research*, 34(9), 778-789 (cf. p. 21, 23, 112, 148).
- TAYLOR, A. G., & LANDRY, M. R. (2018). Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems [<https://doi.org/10.3354/meps12526>]. *Marine Ecology Progress Series*, 592, 1-17 (cf. p. 156).
- TAYLOR, J. R., & FERRARI, R. (2011). Ocean fronts trigger high latitude phytoplankton blooms [<https://doi.org/10.1017/S0022112008005272>]. *Geophysical Research Letters*, 38(23) (cf. p. 42, 156).
- TESTOR, P., SEND, U., GASCARD, J.-C., MILLOT, C., TAUPIER-LETAGE, I., & BÉRANGER, K. (2005). The mean circulation of the southwestern Mediterranean Sea : Algerian Gyres [<https://doi.org/10.1029/2004JC002861>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 110(C11) (cf. p. 39).
- THINGSTAD, T. (2005). Simulating the response to phosphate additions in the oligotrophic eastern Mediterranean using an idealized four-member microbial food web model [<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.08.016>]. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 52(22-23), 3074-3089 (cf. p. 82, 112).

Bibliographie

- THOMAS, S. D., JONES, D. C., FAUL, A., MACKIE, E., & PAUTHENET, E. (2021). Defining Southern Ocean fronts using unsupervised classification [<https://doi.org/10.5194/os-17-1545-2021>]. *Ocean Science*, 17(6), 1545-1562 (cf. p. 68).
- THYSSEN, M., GRÉGORI, G., CRÉACH, V., LAHBIB, S., DUGENNE, M., AARDEMA, H. M., ARTIGAS, L.-F., HUANG, B., BARANI, A., BEAUGEARD, L., et al. (2022). Interoperable vocabulary for marine microbial flow cytometry [<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.975877>]. *Frontiers in Marine Science*, 9, 975877 (cf. p. 32, 65).
- THYSSEN, M., MATHIEU, D., GARCIA, N., & DENIS, M. (2008). Short-term variation of phytoplankton assemblages in Mediterranean coastal waters recorded with an automated submerged flow cytometer [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbn054>]. *Journal of Plankton Research*, 30(9), 1027-1040 (cf. p. 30).
- TILMAN, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton university press. (Cf. p. 82).
- TILSTONE, G. H., MIGUEZ, B. M., FIGUEIRAS, F., & FERMÍN, E. G. (2000). Diatom dynamics in a coastal ecosystem affected by upwelling : coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes [<https://doi.org/10.3354/meps252089>]. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 23-41 (cf. p. 14).
- TIMMERMANS, K., VAN DER WAGT, B., VELDHUIS, M., MAATMAN, A., & DE BAAR, H. (2005). Physiological responses of three species of marine pico-phytoplankton to ammonium, phosphate, iron and light limitation [<https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.05.003>]. *Journal of sea research*, 53(1-2), 109-120 (cf. p. 77).
- TRÉGUER, P., BOWLER, C., MORICEAU, B., DUTKIEWICZ, S., GEHLEN, M., AUMONT, O., BITTNER, L., DUGDALE, R., FINKEL, Z., IUDICONE, D., et al. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump [<https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>]. *Nature Geoscience*, 11(1), 27-37 (cf. p. 153).
- TRITES, A. W. (2003). Food webs in the ocean : who eats whom and how much. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, 125-141 (cf. p. 7).
- TZORTZIS, R. (2022). *Circulation à fine échelle et impact sur le plancton* [thèse de doct., Aix-Marseille]. (Cf. p. 57).
- TZORTZIS, R., DOGLIOLI, A. M., BARRILLON, S., PETRENKO, A. A., D'OVIDIO, F., IZARD, L., THYSSEN, M., PASCUAL, A., BARCELÓ-LLULL, B., CYR, F., et al. (2021). Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021>]. *Biogeosciences*, 18(24), 6455-6477 (cf. p. 20, 21, 30, 39, 55, 56, 72, 76, 83-85, 87, 110).
- TZORTZIS, R., DOGLIOLI, A. M., BARRILLON, S., PETRENKO, A. A., IZARD, L., ZHAO, Y., D'OVIDIO, F., DUMAS, F., & GREGORI, G. (2023). The contrasted phytoplankton dynamics across a

- frontal system in the southwestern Mediterranean Sea [<https://doi.org/10.5194/bg-20-3491-2023>]. *Biogeosciences*, 20(16), 3491-3508 (cf. p. 73, 83, 86, 112).
- UBELMANN, C., DIBARBOURE, G., GAULTIER, L., PONTE, A., ARDHUIN, F., BALLAROTTA, M., & FAUGÈRE, Y. (2021). Reconstructing ocean surface current combining altimetry and future spaceborne Doppler data [<https://doi.org/10.1029/2020JC016560>]. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 126(3), e2020JC016560 (cf. p. 50, 51).
- UITZ, J., STRAMSKI, D., GENTILI, B., D'ORTENZIO, F., & CLAUSTRE, H. (2012). Estimates of phytoplankton class-specific and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations [<https://doi.org/10.1029/2011GB004055>]. *Global Biogeochemical Cycles*, 26(2) (cf. p. 40, 42).
- VÉLEZ-BELCHÍ, P., & TINTORÉ, J. (2001). Vertical velocities at an ocean front [<https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65s1291>]. *Scientia Marina*, 65(S1), 291-300 (cf. p. 18).
- WAGNER, C. G., & BEALS, R. (2019). Constructing solutions to two-way diffusion problems [<https://doi.org/10.1088/1751-8121/ab03fb>]. *Journal of Physics A : Mathematical and Theoretical*, 52(11), 115204 (cf. p. 178).
- WARD, B. A., DUTKIEWICZ, S., & FOLLOWS, M. J. (2014). Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities : top-down and bottom-up controls [<https://doi.org/10.1093/plankt/fbt097>]. *Journal of Plankton Research*, 36(1), 31-47 (cf. p. 82, 188).
- WARD, B. A., DUTKIEWICZ, S., JAHN, O., & FOLLOWS, M. J. (2012). A size-structured food-web model for the global ocean [<https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.6.1877>]. *Limnology and Oceanography*, 57(6), 1877-1891 (cf. p. 82).
- WELTI, N., STRIEBEL, M., ULSETH, A. J., CROSS, W. F., DEVILBISS, S., GLIBERT, P. M., GUO, L., HIRST, A. G., HOOD, J., KOMINOSKI, J. S., et al. (2017). Bridging food webs, ecosystem metabolism, and biogeochemistry using ecological stoichiometry theory [<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01298>]. *Frontiers in microbiology*, 8, 1298 (cf. p. 7).
- WILLIAMS, R. (2013). *Trophic ecology of Oxygen Minimum Zone zooplankton revealed by carbon and nitrogen stable isotopes*. University of Rhode Island. (Cf. p. 12).
- WILLIAMS, R. J., & MARTINEZ, N. D. (2004). Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs : theory and data. *The American Naturalist*, 163(3), 458-468 (cf. p. 159).
- WILSON, E. O., et al. (1988). *Biodiversity*. National Academies Press. (Cf. p. 11).
- WOLLRAB, S., DIEHL, S., & DE ROOS, A. M. (2012). Simple rules describe bottom-up and top-down control in food webs with alternative energy pathways [<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01823.x>]. *Ecology letters*, 15(9), 935-946 (cf. p. 10).

- WOODSON, C. B., & LITVIN, S. Y. (2015). Ocean fronts drive marine fishery production and biogeochemical cycling [<https://doi.org/10.1073/pnas.1417143112>]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(6), 1710-1715 (cf. p. 22).
- XING, Q., YU, H., WANG, H., & YU, H. (2023). A sliding-window-threshold algorithm for identifying global mesoscale ocean fronts from satellite observations [<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2023.103072>]. *Progress in Oceanography*, 216, 103072 (cf. p. 20).
- YAMAMOTO, T., & HATTA, G. (2004). Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity [<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.011>]. *Ecological Modelling*, 171(3), 247-270 (cf. p. 107).
- YANG, K., MEYER, A., STRUTTON, P. G., & FISCHER, A. M. (2023). Global trends of fronts and chlorophyll in a warming ocean [<https://doi.org/10.1038/s43247-023-01160-2>]. *Communications Earth & Environment*, 4(1), 489 (cf. p. 24, 198).
- YENTSCH, C. M., & POMPONI, S. A. (1986). Automated individual cell analysis in aquatic research. In *International review of cytology* (p. 183-243, T. 105). Elsevier. (Cf. p. 30).
- YENTSCH, C., CUCCI, L., & PHINNEY, u. D. (1984). Flow cytometry and cell sorting : Problems and promises for biological ocean science research. *Marine Phytoplankton and Productivity : Proceedings of the invited lectures to a symposium organized within the 5th conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry—Taormina, Sicily, Italy, September 5–8, 1983*, 141-155 (cf. p. 30).
- YODER, J. A., ACKLESON, S. G., BARBER, R. T., FLAMENT, P., & BALCH, W. M. (1994). A line in the sea. *Nature*, 371(6499), 689-692 (cf. p. 17).
- ZHENG, Y., GONG, X., & GAO, H. (2022). Selective grazing of zooplankton on phytoplankton defines rapid algal succession and blooms in oceans [<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.109947>]. *Ecological Modelling*, 468, 109947 (cf. p. 82).

A. Solution analytique du modèle NPZ

A.1. Solution du modèle simplifié

Les deux équilibres du modèle simplifié sont les suivants :

$$\bar{X}_1 = \begin{pmatrix} P_1^* \\ P_2^* = 0 \\ Z^* = \frac{\gamma \cdot g_{max,1}}{m_q \cdot K_{Z,1}} \cdot P_1^* - \frac{m_n}{m_q} \\ PO4^* = \frac{K_{P,1}}{\mu_{max,1}} \cdot (m_{P,1} + \frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}} \cdot Z_1^*) \end{pmatrix}$$

$$\bar{X}_2 = \begin{pmatrix} P_1^* = 0 \\ P_2^* \\ Z^* = \frac{\gamma \cdot g_{max,2}}{m_q \cdot K_{Z,2}} \cdot P_2^* - \frac{m_n}{m_q} \\ PO4^* = \frac{K_{P,2}}{\mu_{max,2}} \cdot (m_{P,2} + \frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}} \cdot Z_2^*) \end{pmatrix}$$

Les valeurs d'équilibre de P_i sont les solutions d'une équation du second degré :

$$a_i P_i^2 - b_i P_i + c = 0 \quad (A.1)$$

Où,

$$a_i = \epsilon_e \cdot (1 - \gamma) \cdot \frac{g_i^{\max}}{K_i^Z} \cdot A_{1,i} - A_{2,i} \cdot \frac{\mu_{max,i}}{K_{P,i}}$$

$$b_i = \epsilon_e \cdot (1 - \gamma) \cdot \frac{g_i^{\max}}{K_i^Z} \cdot C_1 + m_{P,i} - C_{2,i} \cdot \frac{\mu_{max,i}}{K_{P,i}} + \epsilon_n \cdot m_n \cdot A_{1,i}$$

$$c = N_{supply} - \epsilon_n \cdot m_n \cdot C_1$$

Et,

$$A_{1,i} = \frac{\gamma \cdot g_i^{max}}{m_q \cdot K_i^Z} \quad (\text{A.2})$$

$$C_1 = \frac{m_n}{m_q} \quad (\text{A.3})$$

$$A_{2,i} = \frac{K_{P,i} \cdot \gamma (g_i^{max})^2}{\mu_{max,i} \cdot m_q \cdot (K_i^Z)^2} \quad (\text{A.4})$$

$$C_{2,i} = \frac{K_{P,i}}{\mu_{max,i}} \cdot \left(m_{P,i} - \frac{m_n \cdot g_i^{max}}{m_q \cdot K_i^Z} \right) \quad (\text{A.5})$$

Les solutions de l'équation quadratique sont données par :

$$x_{i,1} = \frac{-b_i - \sqrt{b_i^2 - 4a_i c}}{2a_i}$$

$$x_{i,2} = \frac{-b_i + \sqrt{b_i^2 - 4a_i c}}{2a_i}$$

$$\begin{aligned}
 j_{11} &= -\left(\frac{\mu_{max,1}}{K_{P,1}}\right)P_1 - \left(\frac{\mu_{max,2}}{K_{P,2}}\right)P_2 \\
 j_{12} &= Z \cdot \epsilon_{exc}(1-\gamma) \cdot \left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right) + m_{P,1} - \left(\frac{\mu_{max,1}}{K_{P,1}}\right)PO_4 \\
 j_{13} &= Z \cdot \epsilon_{exc}(1-\gamma) \cdot \left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right) + m_{P,2} - \left(\frac{\mu_{max,2}}{K_{P,2}}\right)PO_4 \\
 j_{14} &= \epsilon_{exc}(1-\gamma) \left[\left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right)P_1 + \left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right)P_2 \right] + \epsilon_e \cdot m_q
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 j_{21} &= \left(\frac{\mu_{max,1}}{K_{P,1}}\right)P_1 \\
 j_{22} &= \left(\frac{\mu_{max,1}}{K_{P,1}}\right)PO_4 - \left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right)Z - m_{P,1} \\
 j_{23} &= 0 \\
 j_{24} &= -\left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right)P_1
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 j_{31} &= \left(\frac{\mu_{max,2}}{K_{P,2}}\right)P_2 \\
 j_{32} &= 0 \\
 j_{33} &= \left(\frac{\mu_{max,2}}{K_{P,2}}\right)PO_4 - \left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right)Z - m_{P,2} \\
 j_{34} &= -\left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right)P_2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 j_{41} &= 0 \\
 j_{42} &= Z \cdot \gamma \cdot \left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right) \\
 j_{43} &= Z \cdot \gamma \cdot \left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right) \\
 j_{44} &= \gamma \left[\left(\frac{g_{max,1}}{K_{Z,1}}\right)P_1 + \left(\frac{g_{max,2}}{K_{Z,2}}\right)P_2 \right] - 2m_q Z - m_n
 \end{aligned}$$

A.2. Solution du modèle complet

Pour résoudre ce système, on introduit la variable

$$y_i = g_i = \frac{P_i}{K_{Z_i} + P_i} \cdot g_{\max,i}$$

qui représente le taux de broutage effectif exercé par le zooplancton sur l'espèce phytoplanctonique $i \in \{1, 2\}$.

En exprimant les concentrations à l'équilibre (P_i^* , Z^* , PO_4^*) en fonction de x et des paramètres du modèle, on obtient une relation polynomiale, en particulier une équation quadratique en x de la forme :

$$ay_i^2 + by_i + c_i = 0$$

Les racines positives x_1 et x_2 de cette équation quadratique fournissent les taux de broutage compatibles avec un état stationnaire.

Les solutions de l'équation quadratique en x sont :

$$y_{i,1} = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac_i}}{2a}$$

$$y_{i,2} = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac_i}}{2a}$$

avec les coefficients :

$$\begin{cases} a = \gamma(1 - \epsilon_e(1 - \gamma)) \\ b = -(1 - \epsilon_e(1 - \gamma) + \epsilon_n\gamma) m_n \\ c_i = \epsilon_n m_n^2 - N_{\text{supply}} \cdot \mu_{\max,i} \cdot m_q \end{cases}$$

où l'indice $i \in \{1, 2\}$ dépend de l'espèce considérée.

Selon ces valeurs, on déduit trois types d'équilibres possibles :

$$\bar{Y}_1 = \begin{pmatrix} P_1^* = \frac{y_1 K_{Z,1}}{g_{\max,1} - y_1} \\ P_2^* = 0 \\ Z^* = \frac{\gamma \cdot y_1 - m_n}{m_e} \\ PO_4^* = \frac{K_{P,1}}{u_{\max,1}} \cdot \frac{y_1 Z^* + m_{P,1} P_1^*}{P_1^*} \end{pmatrix}$$

$$\bar{Y}_2 = \begin{pmatrix} P_1^* = 0 \\ P_2^* = \frac{y_2 K_{Z,2}}{g_{\max,2} - y_2} \\ Z^* = \frac{\gamma \cdot y_2 - m_n}{m_g} \\ PO_4^* = \frac{K_{P,2}}{u_{\max,2}} \cdot \frac{y_2 Z^* + m_{P,2} P_2^*}{P_2^*} \end{pmatrix}$$

$$\bar{Y}_3 = \begin{pmatrix} P_1^* > 0 \\ P_2^* > 0 \\ Z^* > 0 \\ PO_4^* > 0 \end{pmatrix}$$

**B. Fine-scale phytoplankton
community transitions in the
oligotrophic ocean : A
Mediterranean Sea case study**



Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean: A Mediterranean Sea case study

Laurina Oms^{a,*}, Monique Messié^b, Jean-Christophe Poggiale^a, Gérald Grégori^a, Andrea Doglioli^a

^a Aix Marseille Univ., Toulon University, CNRS, IRD, MIO UM 110, Marseille, 13288, France

^b Monterey Bay Aquarium Research Institute, Moss Landing, CA, USA

ARTICLE INFO

Dataset link: https://github.com/OmsLaurina/toolbox_growthmodel

Keywords:

Trophic interactions
Fine-scales
Phytoplankton ecology
NPZ modelling
Cytometry

ABSTRACT

The vast diversity of marine phytoplankton, shaped by intricate water dynamics, remains poorly understood in the oligotrophic ocean. *In situ* studies reveal fine-scale dynamics affecting phytoplankton distribution, leading to abrupt shifts in abundance and biomass referred here as “phytoplankton community transitions” (PCTs). Using a simple nutrient–phytoplankton–zooplankton (NPZ) numerical model, our study proposes a theoretical framework to explain PCTs observed during an oceanographic cruise in the Mediterranean Sea. We consider both a homogeneous and a variable environment, respectively corresponding to the waters on both sides of a front and to the frontal area itself. In the model, PCTs between one community of smaller phytoplankton and one community of bigger phytoplankton are controlled by nutrient supply, but not directly: nutrient supply affects all compartments of the model and creates PCTs by combining bottom-up and top-down controls. This mechanism is observed for both constant (i.e., within a water mass) and pulsed (i.e., in the front) nutrient supply. These results are consistent with *in situ* observations of biomass proportion across a front. This theoretical framework helps to better understand and plan *in situ* observations in oceanic regions characterized by fine-scale dynamics and oligotrophic conditions.

1. Introduction

Understanding phytoplankton behaviour and biodiversity is crucial due to their pivotal role in the biological sequestration of carbon and in controlling the ecological structure of the ocean (Frederiksen et al., 2006). Phytoplankton exhibit vast diversity in shapes, sizes, species and ecological traits, which impacts ocean biogeochemistry and contributes to the stability of ecosystems (Dutkiewicz et al., 2020). Oligotrophic regions (i.e., 60% of the ocean surface (Longhurst, 1998)) represent the planet’s largest cohesive ecosystems (Moutin et al., 2017) and are set to expand with future warming (Polovina et al., 2008). Small phytoplankton, which dominate the trophic base of oligotrophic regions, are expected to be further favoured by rising temperatures (Morán et al., 2010). While oligotrophic regions are nutrient-poor and low-biomass on average, fine-scale dynamics (1–100 km, days–months) can boost primary production there by 10 to 30% (Lévy et al., 2001) and enhance phytoplankton diversity (Lévy, 2015). As a consequence, understanding phytoplankton dynamics at fine scales in oligotrophic regions is essential in order to predict future changes in carbon sequestration and ecosystem structure.

Fine-scales fronts are created by the encounter between water masses of distinct origins with different characteristics such as temperature and salinity (McWilliams, 2021). Frontal dynamics impact biogeochemistry in 3D by influencing transport, both by acting as horizontal barriers and by creating vertical nutrient fluxes (Mahadevan and Archer, 2000) that support more phytoplankton diversity and biomass (Marra et al., 1990; Li et al., 2012; Lévy et al., 2015; Clayton et al., 2017). The influence of fronts extends beyond themselves as they shape the surrounding environment, marking regions of transition or separation between contrasting water patches (Acha et al., 2015). While several studies have highlighted the importance of fine-scale fronts in affecting biology (e.g. Hitchcock et al., 1993; Yoder et al., 1987; Mahadevan, 2016; Lévy et al., 2018; Mangolte, 2022) the processes at play are still relatively unknown.

One reason is that the small size of fronts, their ephemeral characteristics and uncertain dynamics make them challenging to observe *in situ* (Lévy et al., 2012). Only oceanographic cruises specially designed for fine-scale studies can identify and track plankton patches and their boundaries. A large part of the ocean, characterized by

* Corresponding author.

E-mail address: laurina.oms@mio.osupytheas.fr (L. Oms).

oligotrophic conditions and moderate energy, has been understudied. Most fine-scale biological observations were conducted in productive and dynamic regions, such as Western Boundary Currents (WBC) and Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS). Past and recent *in situ* observations in these regions emphasized the mosaic-like nature of the ocean surface, as evidenced by variations in phytoplankton size classes and biomass across frontal areas in the California Current Ecosystem (e.g., Taylor et al., 2012; Li et al., 2012; Gangrade and Franks, 2023). In the equatorial Pacific, large aggregations of diatoms were found within a front (Yoder et al., 1994), and in the Middle Atlantic Bight, increased phytoplankton growth has been linked to nutrient enrichment conditions at fronts (Marra et al., 1990). Nevertheless, the complexity of capturing fine-scale processes requires specialized tools and strategies to achieve sufficient measurement resolution in these areas. Before the SWOT (Sea Water Ocean Topography) satellite launched in 2022, localizing fine-scale structures was challenging. Fine-scale structures could be observed in ocean colour and SST satellite maps, but these measurements are strongly impacted by clouds, and altimetry was cloud-free but too coarse. SWOT dramatically increased altimetry resolution while remaining unaffected by clouds, thus enabling *in situ* sampling to accurately target fine-scale structures of the order of 15 to 30 km (Morrow et al., 2019). An important challenge that this work addresses is the lack of interpretation of pre-SWOT fine-scale observations in oligotrophic areas.

The Mediterranean Sea displays high biodiversity (Bianchi and Morri, 2000) and moderate energy oligotrophic conditions, along with a thermohaline circulation, which make it a miniature model of the global ocean (Bethoux et al., 1999). This contrasts with oceanic areas like WBC or EBUS, where intense dynamics and large nutrient inputs can hide fine-scale coupled dynamics. The Mediterranean Sea oligotrophy is mainly due to the very low concentration of inorganic phosphorus, which is assumed to limit primary production (Moutin and Raimbault, 2002; Siokou-Frangou et al., 2010). The phosphate limitation is driven by a combination of hydrological exchanges, biological processes, and chemical interactions (Moutin and Raimbault, 2002). However, a significant variability in surface phosphate concentrations exists due to physical forcing, such as diapycnal fluxes (Pulido-Villena et al., 2021). The Mediterranean Sea is particularly interesting because, although the phytoplankton community is dominated by picophytoplankton, there is a highly dynamic mosaic of populations that vary on temporal and spatial scales, due in part to its diverse physical structure (Siokou-Frangou et al., 2010). The OSCAHR cruise in the Ligurian Sea (Doglioli, 2015) combined high-resolution measurements of both physical and biological variables, revealing the influence of physical dynamics on the spatial distribution of phytoplankton through cyclonic structure (Marrec et al., 2018). The SHEBEX cruise in the Balearic Sea showed that the Lagrangian properties of the flow have important biological consequences from phytoplankton to high trophic levels (Hernández-Carrasco et al., 2020). The PROTEVSMED-SWOT cruise performed in the south-western Mediterranean Sea showed contrasted phytoplankton communities in two water masses on either side of a front: picophytoplankton (resp. microphytoplankton) were more abundant in the southern (resp. northern) side of the front (Tzortzis et al., 2021).

These studies underscore the intimate connection between fine-scale dynamics and abrupt phytoplankton shifts over relatively limited distances and time, termed here as “phytoplankton community transitions” (PCTs). The presence of PCTs indicates phytoplankton heterogeneity and adaptation to fine-scale dynamics, allowing high diversity even in oligotrophic regions. According to Lévy et al. (2018), three sets of fine-scale processes can explain observed PCTs: (i) passive processes linked to horizontal transport; (ii) active processes linked to vertical transport and (iii) reactive processes linked to biotic interactions, such as zooplankton grazing. Passive processes create so-called fluid dynamical niches (d’Ovidio et al., 2010). Active processes influence nutrient transport, which affects the bottom-up controls on

phytoplankton (Clayton et al., 2014) and, consequently, the trophic chain structure (Poggiale et al., 2013). Reactive processes were shown to be another important component in the structuring of phytoplankton communities by several modelling studies (McCauley and Briand, 1979; Mitra et al., 2007; Adjou et al., 2012; Zheng et al., 2022).

In this work we focus on fine-scale frontal dynamics and associated contrasts in phytoplankton abundances and biomass by asking the question: how do fine-scale dynamics explain PCTs? We explore two hypotheses: (i) fronts influence nutrient fluxes through physical processes (bottom-up control), involving both active and passive processes, and (ii) fronts affect biotic interactions, including zooplankton grazing (top-down control), involving the reactive process. We build our scientific questioning on the *in situ* observed contrasted phytoplankton communities identified by Tzortzis et al. (2021). These were linked to contrasted growth and loss rates (Tzortzis et al., 2023), but a comprehensive explanation of the processes associated to these observations is still lacking.

We address these hypotheses by using a simple model of phytoplankton dynamics. Models are powerful tools to investigate processes where *in situ* observations are incomplete. Modelling studies have been essential for investigating and understanding the connections between fine-scale and phytoplankton dynamics (e.g. Franks, 1992; Lévy et al., 2001, 2015; Barton et al., 2010). In addition, model results motivate the implementation of dedicated oceanographic campaigns, play a pivotal role in shaping their strategies, and help bridge the gap between the feasible resolution of *in situ* observations and the small spatio-temporal scales of marine ecosystem dynamics. The coupling between physics and biology has been explored from models with very simple formulations (e.g. Grover, 1990) to great complexity (e.g. Aumont et al., 2015). NPZ (nutrient–phytoplankton–zooplankton) models are a common tool in oceanography for their ability to have simple formulations, few parameters and various applications (Franks, 2002). Due to their low computational cost, OD NPZ models can quickly test hypotheses across various scenarios, making them valuable for exploring different environmental conditions. This efficiency complements observational data by providing insights that are difficult to capture *in situ*. In this study we used a NPZ model adapted to oligotrophic regions and applied in two scenarios: one with constant forcing simulating homogeneous water masses, and another with pulsed forcing simulating the variable environment of a frontal area. The NPZ model is conceived upon data and results from Tzortzis et al. (2021, 2023), which highlighted significant shifts between two phytoplankton communities. We also conducted further data analysis to enable comparison with the model simulations. The observational data provide essential input for guiding the model, which in turn helps elucidate the mechanisms behind the observed patterns.

The article is structured into three main sections. The Materials and Methods introduce the PROTEVSMED-SWOT cruise, *in situ* biomass calculations, and the NPZ model. The Results section displays findings from both *in situ* data and model simulations, with the latter presented in two parts: constant forcing and pulsed forcing. The Discussion section proposes a theoretical framework for the observed PCTs.

2. Materials and methods

This study combines *in situ* observations with model simulations. We utilize *in situ* data from an oceanographic cruise, in particular flow cytometry measurements, previously analysed by Tzortzis et al. (2021, 2023). Building on these studies, we developed our model and reanalyzed the data by estimating biomass from abundances to enable comparison with the model simulations.

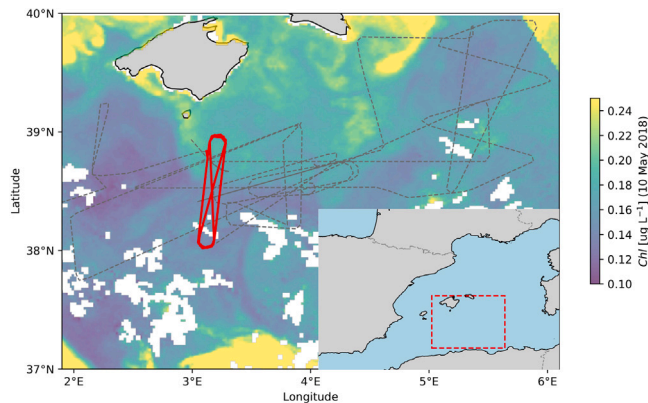


Fig. 1. Surface chlorophyll-a concentrations for 10-May-2018, overlaid by the ship's route. The red segment indicates the sampling from 11-May-2018 to 13-May-2018. The inset map at the bottom of the figure displays the study region, with the red square representing the sampling area.

2.1. In situ cruise and biomass calculation

The PROTEVSMED-SWOT campaign took place aboard the RV Beautemps-Beaupré between 30-April-2018 and 18-May-2018, in the southern Balearic Islands (Dumas, 2018). We crossed a frontal zone that separates different water masses, which were indicated by contrasting satellite chlorophyll concentrations (provided by CLS <https://www.cls.fr/>, Fig. 1). Using an adaptive Lagrangian sampling strategy and high-resolution data from a CTD sensor mounted on a towed vehicle (SeaSoar, Tzortzis et al., 2021) identified two different water masses separated by a front located at 38.5°N: a colder and saltier one to the north (hereafter “northern water mass”) and a warmer and fresher one to the south (hereafter “southern water mass”) (Fig. A.10). Each water mass was also characterized by contrasted abundances of nine phytoplankton clusters identified by underway flow cytometry (Tzortzis et al., 2021). Both water masses were continuously sampled along a designated ship route, defining the region as the “hippodrome” between 11-May-2018 and 13-May-2018 (Fig. 1, red part) allowing each water mass to be visited for a total of 24 h (daily cycle). It is important to note that the front was crossed, but no high-resolution samples were performed during the PROTEVSMED-SWOT cruise.

Phytoplankton abundances are reanalyzed here to be expressed in terms of carbon biomass for comparison with the model. Cell carbon content can be estimated from cell biovolume (corresponding to the 3D space occupied by a cell), enabling measured abundances (cell m^{-3}) to be converted into biomass (mmolC m^{-3}) (Menden-Deuer and Lessard, 2000). The biovolume (BioV [μm^3 /cell]) was calculated by converting optical measurements by flow cytometry according to Eq. (1a) (Foladori et al., 2008; Marrec et al., 2018; Tzortzis et al., 2023). The carbon content (Q_c [mmolC cell $^{-1}$]) was calculated according to Eq. (1b) (Menden-Deuer and Lessard, 2000). The biomass (BioM [mmolC m^{-3}]) was then calculated for each sample by multiplying phytoplankton measured abundances by their estimated average carbon content. This method was applied to the nine phytoplankton clusters characterized by Tzortzis et al. (2021). For the sake of simplicity, we regrouped the nine clusters into three phytoplankton groups defined by cell size:

1. Picophytoplankton, PICO (<2 μm)
2. Nanophytoplankton, NANO (>2 and <20 μm)
3. Microphytoplankton, MICRO (>20 μm)

$$\text{BioV} = \text{FWS}^{\beta_1} \cdot e^{-\beta_0} \quad (1a)$$

$$Q_c = \alpha_0 \cdot \text{BioV}^{\alpha_1} \quad (1b)$$

$$\text{BioM} = \text{abundance} \cdot \bar{Q}_c \quad (1c)$$

The term “FWS” represents the ForWard Scatter, an optical measurement obtained by flow cytometry that is a proxy of the cell size. β_0 and β_1 are the parameters of the log–log regression between the FWS and the biovolume, with values of $\beta_0 = -5.8702$ and $\beta_1 = 0.9228$ (Tzortzis et al., 2023). The parameters α_0 and α_1 of the log–log regression between biovolume and carbon content are specified as follows: for PICO, $\alpha_0 = 0.210$ and $\alpha_1 = 0.939$; for NANO, $\alpha_0 = 0.260$ and $\alpha_1 = 0.860$; and for MICRO, $\alpha_0 = 0.287$ and $\alpha_1 = 0.811$ (Menden-Deuer and Lessard, 2000).

2.2. Model description

The NPZ model was developed for oligotrophic waters and is applied to the Mediterranean Sea to investigate the observed shift between PICO and MICRO phytoplankton communities across the frontal area. The schematic diagram gives a pictorial view of trophic links between state variables and exchanges with the external environment (Fig. 2). The main assumptions used to construct the equations are as follows: there is only one limiting nutrient, with phosphate (PO_4) being the key limiting nutrient in the Mediterranean Sea (Moutin and Raimbault, 2002). Organic matter dynamics and recycling are fast, meaning that the detrital compartment and storage within the plankton are absent. Dead phytoplankton cells do not sink but are instead recycled directly into the nutrient compartment. The uptake equation approximates Droop's growth model (Droop, 1983) using a Monod function (Monod, 1942). The dynamics of phytoplankton are controlled by two factors: nutrient-limited growth with a single nutrient (bottom-up control) and grazing limitation by a single zooplankton group, which has differential grazing rates on each phytoplankton group (top-down control). The choice of a single nutrient and zooplankton group was made to avoid the effects of nutrient co-limitation (Poggiale et al., 2010) and to maintain simplicity.

The model equations are:

$$\frac{dN}{dt} = N_{supply} + \epsilon_e(1 - \gamma)Z \sum g_i + \sum m_{P,i}P_i + \epsilon_n m_n Z - \sum \mu_i P_i \quad (2a)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = \mu_i P_i - g_i Z - m_{P,i}P_i \quad (2b)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z\gamma \sum g_i - m_q Z^2 - m_n Z \quad (2c)$$

N stands for nutrient, P stand for phytoplankton class i , and Z stands for zooplankton. All state variables are masses expressed in mmolC m^{-3} , assuming a C:P molar ratio of 130:1 in phytoplankton in P-depleted conditions (Pulido-Villena et al., 2021). We discretized the equations with an Euler's explicit numerical scheme, with a 0.1-day time step.

The growth rate of phytoplankton class i (μ_i [d^{-1}]) is calculated from a Monod function:

$$\mu_i = \frac{N}{N + K_{P,i}} \mu_{max,i} \quad (3)$$

The grazing rate of zooplankton on phytoplankton class i (g_i [d^{-1}]) is calculated according to the Holling type II response :

$$g_i = \frac{P_i}{P_1 + P_2 + K_{Z,i}} g_{max,i} \quad (4)$$

The detailed definitions of all parameters are provided in Table 1. Parameter values were chosen based on the literature. The two phytoplankton size classes were parameterized to represent picophytoplankton (P_1) and microphytoplankton (P_2). P_1 , as a community of small species, is specialized in nutrient uptake in low-nutrient conditions ($K_{P,1} < K_{P,2}$) while P_2 , as a community of larger species, is specialized in defence against predators ($g_{max,1} > g_{max,2}$). This implies that P_1 should dominate the community in nutrient-poor waters and P_2 should dominate the community in nutrient-rich waters (Thingstad and Rassoulzadegan, 1999; Bohannan and Lenski, 2000).

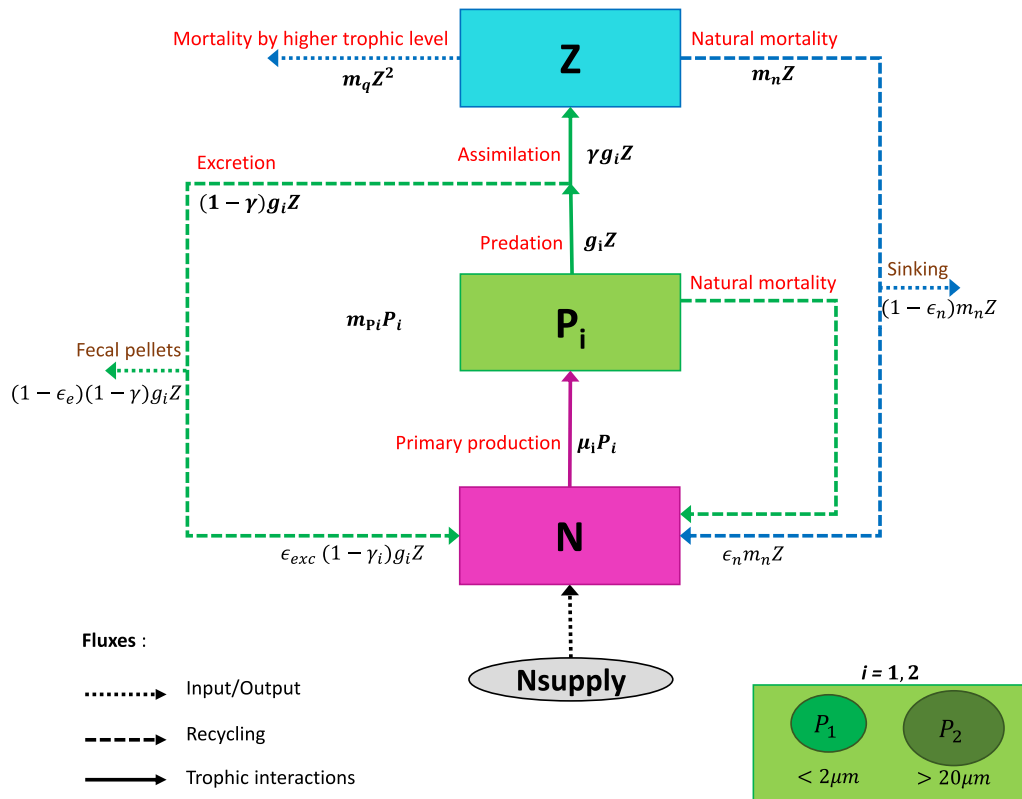


Fig. 2. Model diagram. Model state variables are represented by boxes, biochemical processes by arrows and external forcing by an ellipse. All state variables are masses expressed in mmolC m^{-3} . Note that the colour code: magenta for *N*, light green for *P₁*, dark green for *P₂* and cyan for *Z*, is used throughout this paper.

Table 1
Model parameters with units, associated values and references.

Symbol	Definition	Unit	Value	Reference
$\mu_{max,1}$	<i>P₁</i> maximum growth rate	d^{-1}	1.9872	Baklouti et al. (2021)
$\mu_{max,2}$	<i>P₂</i> maximum growth rate	d^{-1}	2.7648	Baklouti et al. (2021)
$g_{max,1}$	<i>Z</i> maximum grazing rate on <i>P₁</i>	d^{-1}	3.89	Auger et al. (2011)
$g_{max,2}$	<i>Z</i> maximum grazing rate on <i>P₂</i>	d^{-1}	0.43	Auger et al. (2011)
$K_{P,1}$	<i>P₁</i> half-saturation constant	mmolC m^{-3}	1	This article
$K_{P,1,lit}$	Half-saturation constant of <i>Synecho.</i> and small phyto resp.	mmolC m^{-3}	1.82, 6.5	Timmermans et al. (2005) and Munkes et al. (2021)
$K_{P,2}$	<i>P₂</i> half-saturation constant	mmolC m^{-3}	3	This article
$K_{P,2,lit}$	Half-saturation constant of <i>A. formosa</i> and diatoms resp.	mmolC m^{-3}	2.6, 13	Grant (2014) and Munkes et al. (2021)
$K_{Z,1}$	<i>Z</i> half-saturation constant for <i>P₁</i>	mmolC m^{-3}	5	Auger et al. (2011)
$K_{Z,2}$	<i>Z</i> half-saturation constant for <i>P₂</i>	mmolC m^{-3}	20	Auger et al. (2011)
$m_{P,1}$	<i>P₁</i> mortality rate	d^{-1}	0.10	This article
$m_{P,1,lit}$	Mortality rate of <i>P₁</i> in literature	d^{-1}	0.07, 0.16	Baklouti et al. (2021) and Auger et al. (2011)
$m_{P,2}$	<i>P₂</i> mortality rate	d^{-1}	0.2	This article
$m_{P,2,lit}$	Mortality rate of <i>P₂</i> in literature	d^{-1}	0.1, 0.10	Baklouti et al. (2021) and Auger et al. (2011)
m_n	<i>Z</i> natural mortality rate	d^{-1}	0.10	Auger et al. (2011)
m_q	<i>Z</i> quadratic mortality rate	$\text{m}^3(\text{mmolC d})^{-1}$	0.061	Auger et al. (2011)
γ	Conversion coefficient from <i>P</i> to <i>Z</i>	–	0.6	Auger et al. (2011)
ϵ_n	<i>Z</i> natural mortality recycling coefficient	–	0.3	This article
ϵ_e	<i>Z</i> excretion recycling coefficient	–	0.7	Baklouti et al. (2021)
N_{supply}	Nutrient supply	$\text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$	/	/

N_{supply} is the only external forcing in this study (Eq. (2a)). A total phosphate supply in the south-western Mediterranean Sea of $2.10^{-4} \text{ mmolP m}^{-3} \text{d}^{-1}$ was estimated during the 2017 PEACETIME cruise (Guieu and Desboeufs, 2017), corresponding to $0.03 \text{ mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Pulido-Villena et al., 2021). Given the limited availability of other *in situ* measurements in our study region, we assumed a N_{supply} range from a nutrient-poor to a nutrient-rich water mass between 0.01 and $0.10 \text{ mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$, respectively.

2.3. Analysis

We conducted two analyses of the NPZ model. The first analysis focuses on constant forcing, examining equilibrium at steady state.

This helps to elucidate factors influencing PCTs in each sampled water mass on either side of the frontal area, assuming a homogeneous environment with a constant nutrient supply. In the second analysis the model is no longer in steady state and instead focuses on pulsed forcing, examining the response of the state variables after a perturbation. This helps to elucidate the factors influencing PCTs in a simulated variable environment, by considering a frontal system and assuming a pulsed phosphate supplies associated with ageostrophic vertical velocities and/or turbulent mixing enhanced by frontal dynamics (Mahadevan and Archer, 2000; McWilliams, 2021).

The software developed for this work, containing the NPZ model as well as all the calculations mentioned below, is available at: https://github.com/OmsLaurina/toolbox_growthmodel.

2.3.1. Constant forcing

For the steady state analysis (i.e., constant forcing, with value of N_{supply} between 0.01 and 0.1 $\text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$), we analysed the model using a simpler version to understand its qualitative behaviour, specifically focusing on the role of N_{supply} . This simplified formulation was achieved by assuming that concentrations are small relative to half-saturation constants i.e., $N \ll K_{P,i}$ so that $N + K_{P,i} \simeq K_{P,i}$, which lets us approximate equations by removing the variable denominator in the growth rate and grazing rate functions (Eqs. (5) and (6)).

Eq. (3) becomes:

$$\mu_i = \frac{N}{K_{P,i}} \mu_{max,i} \quad (5)$$

Eq. (4) becomes:

$$g_i = \frac{P_i}{K_{Z,i}} g_{max,i} \quad (6)$$

Equilibrium state was reached, following a 2000-day simulation, with constant forcing value of N_{supply} (between 0.01 and 0.1 $\text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$). For both the simplified and full models we determined analytical steady state solutions, except in cases of coexistence of P_1 and P_2 , where the solutions are obtained numerically by running 2000-day simulations (Fig. B.14).

The stability of steady state solutions was analysed for the simplified and full models by calculating the Jacobian matrices associated with these solutions. The dominant eigenvalue of the matrices (complex number, termed λ_{max}) indicates the stability with which perturbations propagate around an equilibrium. If the real part of the dominant eigenvalues is negative, the equilibrium is stable, if not the equilibrium is unstable. The calculation of eigenvalues for different values of N_{supply} within the range defined above, were then used to construct bifurcation diagrams, enabling us to explore how equilibria interact and evolve with different values of N_{supply} .

We evaluated bottom-up forcing on the model outputs using simulations with varying N_{supply} values and top-down forcing with simulations with varying grazing configurations. Grazing configurations were: first, excluding grazing (“no grazing test”, $Z = 0$), second, identical predation (“equal grazing test”, with parameters based on P_1 , i.e. $g_{max,1} = g_{max,2} = 3.89 \text{d}^{-1}$, $K_{Z,1} = K_{Z,2} = 5 \text{mmolC m}^{-3}$, and third, differential predation (default configuration, see Table 1).

Full model sensitivity to parameters under constant forcing was tested following the method used by Messié and Chavez (2017). We examined the effect of varying values of $u_{max,i}$, $K_{P,i}$, $g_{max,i}$ and $K_{Z,i}$, as these parameters dictate bottom-up and top-down forcing on each phytoplankton, ultimately controlling their relative proportions. For each parameter, three runs were performed: first, we used the default parameter value (Table 1); second, half of the default value; and third, twice the default value (others parameters were maintained at their default value). The percentage of variation represents the difference between the outcomes of the third and second runs, divided by the result of the first (average value of the last 200 values in a 2000-day simulation). A positive variation percentage signifies the second run’s value is higher than the third run’s value, while a negative percentage indicates the opposite. This analysis was conducted for the two values of N_{supply} defining the nutrient-poor ($N_{supply} = 0.01 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) and nutrient-rich ($N_{supply} = 0.10 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) water masses for a total of 8 (parameters) \times 3 (runs) \times 2 (N_{supply}) simulations. Figs. B.16 and B.17 in the Appendices show the temporal evolution of state variables at each runs.

2.3.2. Pulsed forcing

To simulate fluctuating forcing within a front, a pulsed N_{supply} was implemented as:

$$N_{supply}(t) = b \cdot (U(t - t_1) - U(t - t_2)) + N_{supply,0} \quad (7)$$

where b is the amplitude of the pulse, t_1 and t_2 are respectively the start and end time of the pulse, and $N_{supply,0}$ is the value of N_{supply} at $t = 0$. $U(x)$ is the step function (or Heaviside function) defined as:

$$U(x) = \begin{cases} 0 & \text{if } x < 0 \\ 1 & \text{if } x \geq 0 \end{cases}$$

We investigated the effect of amplitude and number of pulses on the temporal evolution of the state variables. The analysis started with the coexistence of both phytoplankton species in equivalent proportion, obtained with $N_{supply,0} = 0$.

3. Results

3.1. In situ observations

Fig. 3 displays the biomass of phytoplankton groups presenting a clear contrast across latitude 38.5°N , which was identified as the position of a front between two water masses of different origins (Tzortzis et al., 2021). The biomass contrast across the front was quantified for each phytoplankton size group by calculating the ratio $f_{BioM,j}$ between the average biomass south ($BioM_{S,j}$ [mmolC m^{-3}]) and north ($BioM_{N,j}$ [mmolC m^{-3}]) of the front (Eq. (8)). If $f_{BioM,j} > 1$ the biomass in the south is greater than the biomass in the north, and vice versa if $f_{BioM,j} < 1$.

$$f_{BioM,j} = \frac{BioM_{S,j}}{BioM_{N,j}} \quad (8)$$

where $j = PICO, NANO, MICRO$.

The result indicates that the PICO group was more represented in southern waters ($f_{BioM,PICO} > 1$), while the MICRO group was more represented in northern waters ($f_{BioM,MICRO} < 1$) (Fig. 3). Patterns were inconsistent between the 2 subgroups comprising the NANO group: NANO1 was higher south of the front ($f_{BioM,NANO1} = 1.6$), while the larger NANO2 remained similar on both sides of the front ($f_{BioM,NANO2} = 1.0$) (Fig. A.11). The lack of contrast for NANO across the front justifies our choice of parameterizing the model based on PICO and MICRO. In the following P_1 was considered to represent both NANO1 and PICO, and P_2 the remaining groups (MICRO and NANO2).

3.2. Numerical simulations with constant forcing

Analytical calculations and numerical simulations were carried out to study the stability of the model equilibria. Fig. 4 shows the bifurcation diagrams for both the simplified and full models. With the simplified model (Fig. 4a.) we analytically found two equilibria, each one corresponding to the absence of one of the two phytoplankton groups. The first equilibrium \bar{X}_1 ($P_2 = 0$) is stable up to a value of N_{supply} of $0.055 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (i.e. the bifurcation point), while the second equilibrium \bar{X}_2 ($P_1 = 0$) is unstable up to $0.055 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$. This bifurcation, where two equilibrium points exchange stability as parameters change, is called a “transcritical bifurcation”. Using the full model (Fig. 4b.), we analytically identified two equilibria, each associated with the absence of one of the two phytoplankton groups. The first equilibrium \bar{Y}_1 ($P_2 = 0$) is stable up to a value of N_{supply} of $0.140 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (i.e. bifurcation point), while the second equilibrium \bar{Y}_2 ($P_1 = 0$) is never stable. Additionally, we numerically determined one equilibrium representing the coexistence of both phytoplankton groups. The coexistence equilibrium is always stable, but negative for $N_{supply} < 0.045 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (irrelevant to our investigation). The positive equilibrium is achieved when N_{supply} exceeds $0.045 \text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$.

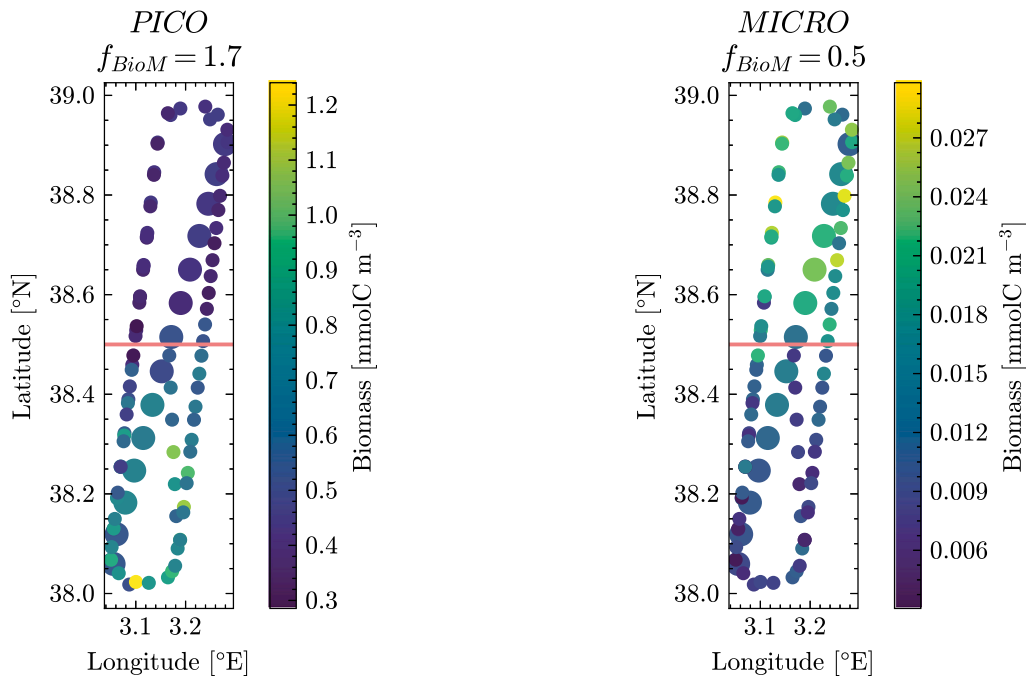


Fig. 3. *In situ* measurements of PICO (left panel) and MICRO (right panel) biomass across the ‘hippodrome’ sampling segment during the PROTEVSMED-SWOT campaign. The coral line represents the estimated position of the front. The value of the biomass factor $f_{BioM,j}$ of each group is reported at the top of each subplot. The larger dots represent the transect analysed by Tzortzis et al. (2021) and corresponding to the sampling period 11-May-2018 02:00 to 11-May-2018 08:40.

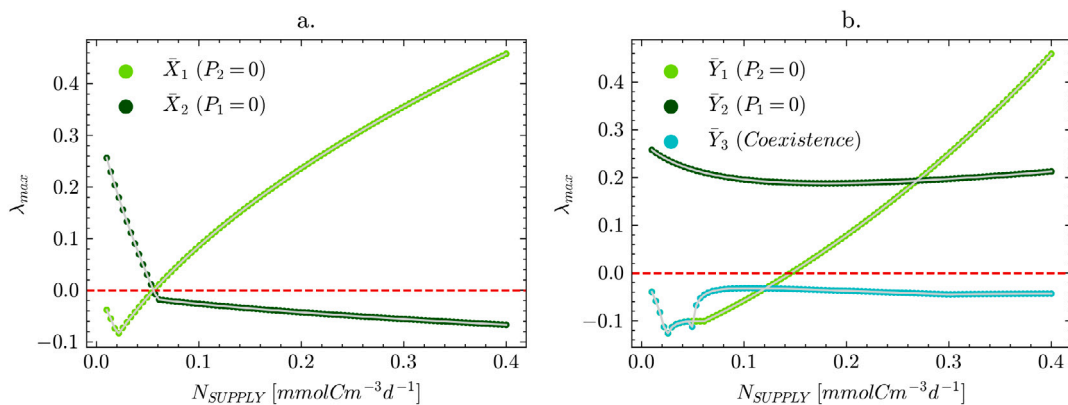


Fig. 4. Bifurcation diagrams representing the dominant eigenvalue λ_{max} calculated for nutrient supply N_{supply} ranging between 0.01 and 0.40 $\text{mmolCm}^{-3}\text{d}^{-1}$. Panel a. shows the results of the simplified model: the light green line represents the first equilibrium (\bar{X}_1) and the dark green line represents the second equilibrium (\bar{X}_2). Panel b. shows the results of the full model: the light green line represents the first equilibrium (\bar{Y}_1), the dark green line represents the second equilibrium (\bar{Y}_2) and the turquoise line represents the third equilibrium (\bar{Y}_3). The dotted red lines represent $\lambda_{max} = 0$. Equilibria are stable when curves are below this red line ($\lambda_{max} < 0$), and unstable when curves are above this red line ($\lambda_{max} > 0$). Bifurcation points correspond to the intersection between the curves and the red line.

3.2.1. Bottom-up vs. top-down controls

We explored the role of bottom-up and top-down controls by calculating the equilibrium values of the system after 2000 days of simulations within the N_{supply} range from 0.01 to 0.10 $\text{mmolCm}^{-3}\text{d}^{-1}$ (Fig. B.14), and defining the R-ratio as:

$$0 \leq R = \frac{P_1}{P_1 + P_2} \leq 1 \quad (9)$$

By definition R-ratio is equal to 0 if $P_1 = 0$ and equal to 1 if $P_2 = 0$.

Fig. 5 shows the Monod curves representing the phosphate uptake kinetics of P_1 and P_2 . The growth rate of P_2 is higher than for P_1 only for $PO_4 > 0.03 \text{ mmolPm}^{-3}$. This implies that PCTs would happen at unrealistic high nutrient concentrations not only higher than represented by the model (shaded area) but also higher than measured *in situ* concentrations (dashed red line) (Pulido-Villena et al., 2021).

The ‘no grazing test’ demonstrates the importance of the presence of zooplankton for observing PCTs. Without zooplankton grazing, P_1

increases indefinitely, no equilibrium is reached and R-ratio is always equal to 1 (Fig. B.12). With the same grazing pressure on both phytoplankton groups, we obtained an equilibrium, but no coexistence. Indeed, P_2 disappears very rapidly and R-ratio becomes equal to 1 (Fig. B.13). These tests demonstrate that differential grazing is necessary to reach equilibria with P_2 survival (R-ratio < 1).

Fig. 6 shows the influence of N_{supply} on system equilibria using the R-ratio and now considering the differential grazing pressure. With low (resp. high) values of N_{supply} , P_1 (resp. P_2) largely dominates and R-ratio tends to 1 (resp. 0). The transition point, i.e. the value of N_{supply} where R-ratio = 0.5, is reached for N_{supply} equal to 0.050 $\text{mmolCm}^{-3}\text{d}^{-1}$. Note that all state variables increase with N_{supply} .

3.2.2. Sensitivity analysis

Fig. 7 illustrates the model’s sensitivity to each of the model’s main parameters. This is represented by the relative variation of each

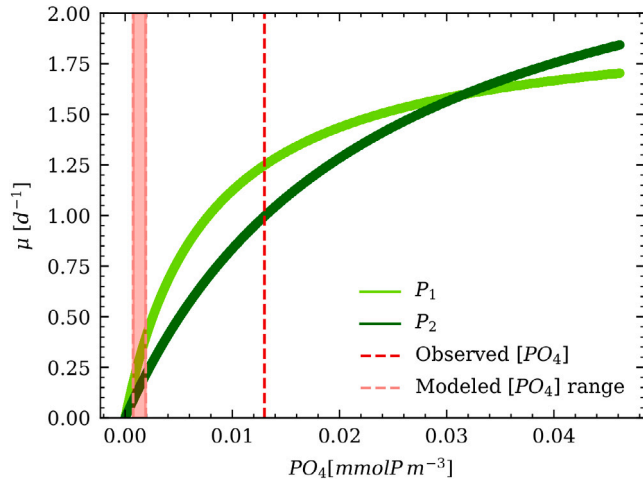


Fig. 5. Theoretical Monod curves representing the growth rates of P_1 and P_2 as a function of N concentration. The shaded area in light red depicts the portion of Monod curves that is constrained by model-predicted values of N_{supply} ranging from 0.01 to 0.10 $\text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$, the resulting concentrations of N range from 7.10^{-4} to 0.002 mmolP m^{-3} . The dashed line in dark red corresponds to the average concentration of 0.013 mmolP m^{-3} measured by Pulido-Villena et al. (2021) in the south-western Mediterranean Sea.

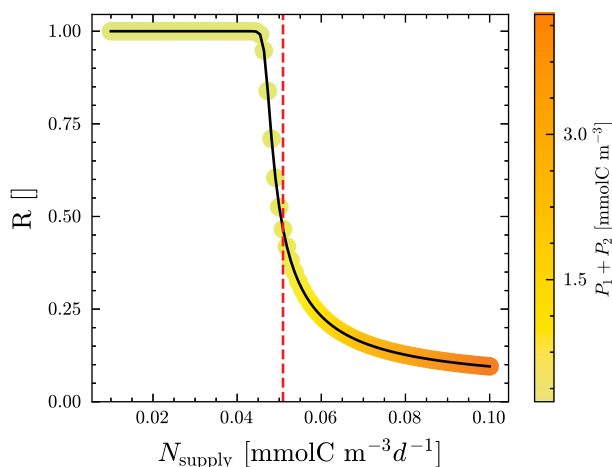


Fig. 6. R-ratio as a function of different values of N_{supply} . The colour bar represent the total biomass ($P_1 + P_2$). The dashed red line corresponds to the value of N_{supply} where the R-ratio is closest to 0.5 (i.e. when P_1 and P_2 are in close proportions), and the dotted grey line correspond to the phosphate supply measured by Pulido-Villena et al. (2021).

state variable N , P_1 and P_2 , as well as the derived variable R-ratio, as a function of changes in parameter values. N_{supply} being the only external forcing, we separate the figure in two plots corresponding to the extreme values of N_{supply} used in this work. Z is not displayed in the figure because its steady state value results from the equilibrium between N_{supply} and the three sink terms (fecal pellets, sinking and quadratic mortality) that are controlled by parameters not investigated in Fig. 7.

For low values of N_{supply} (left panel), the relative variation of N is positive for $K_{P,1}$ and $g_{\text{max},1}$ and negative for $\mu_{\text{max},1}$, which is the most sensitive parameter, and $K_{Z,1}$. By contrast, the relative variation of P_1 is negative for $g_{\text{max},1}$ and positive for $K_{Z,1}$. For high values of N_{supply} (right panel), N and P_1 generally show a much lower sensitivity with respect to P_2 and, as a consequence, R-ratio. The relative variation of P_2 is mainly negative for $\mu_{\text{max},1}$ and $K_{P,2}$. R-ratio is sensitive to all parameters except $g_{\text{max},2}$ and $K_{Z,2}$; the others parameters generate variations of over 1000%, i.e. 20 times more than the default value.

Details of each parameter's effect for each run are outlined in Figs. B.16 and B.17. Oscillations around the equilibrium value were observed for N when $P_{\text{supply}} = 0.1 \text{ mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ (Fig. B.17).

3.3. Pulsed forcing

To simulate the frontal region, where the 3D fine-scale dynamics can generate vertical nutrient injections, we introduced one to three N_{supply} pulses with varying intensities and we analysed state variables and the R-ratio over a 90-day simulation. Initial conditions were set to the model steady state outputs corresponding to P_1 and P_2 coexisting in equivalent proportion ($P_{\text{supply},0} = 0.050 \text{ mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$, Fig. 6).

PCTs were observed for moderate pulsed fluxes and/or multiple pulses (i.e., all situations except for the case of a single very weak pulse), with P_2 becoming dominant over time. For all three simulations (from one to three pulses), N increases after each pulse and then sharply decreases as it is consumed by phytoplankton (Fig. 8, top panels). At the end of the simulations, both phytoplankton groups still coexist, but P_2 is dominant. The dominance by P_1 , as summarized by the R-ratio, depends on the pulse amplitude (Fig. 8, middle panels). However, the timing of transitions remains similar across a range of pulse amplitudes: P_1 dominates until about 20 days, with a peak concentration just after N_{supply} pulses, then the system switches from P_1 to P_2 from 20 to 40 days. The presence of additional pulses shortens the transition phase, leading to stronger P_2 dominance, while P_1 tends to return to its initial concentration (Fig. 8, middle and top panels). Zooplankton biomass is always maximum during the periods of transition from P_1 to P_2 (Fig. 8, bottom panels). The minimum R-ratio value and the maximum Z biomass achieved after pulses are both enhanced with increasing pulse amplitude.

4. Discussion

The cytometry measurements conducted during the PROTEVSMED-SWOT cruise showed contrasted phytoplankton abundances in two distinct water masses (Tzortzis et al., 2021, and Fig. 3). Here, we developed a NPZ model based on the observed contrasts to understand the community dynamics and better explain the observations. We categorized the phytoplankton into two size groups: small phytoplankton P_1 and large phytoplankton P_2 . We hypothesized that fine-scale dynamics, involving hydrodynamic barriers and variations in phosphate flux pulses, generate spatial and temporal PCTs on P_1 and P_2 . We considered two scenarios: a homogeneous environment representing distinct water masses on each side of the front (Section 4.1) and a variable environment representing the narrow frontal area separating the two water masses (Section 4.2). From the *in situ* data we calculated the biomass factor (f_{BioM}) and the *in situ* R-ratio, which provide a more detailed quantification of biomass change along the hippodrome transects, allowing comparison with the model output for the homogeneous environment scenario. In the following, we successively consider hypotheses of bottom-up and top-down controls on PCTs in each scenario.

4.1. Driving mechanisms in homogeneous environments

Our simulations show that N_{supply} drives PCTs (Figs. 4 and 6). A bottom-up control via changes in nutrient fluxes thus seems like a logical hypothesis to explain PCTs. However, Monod curves indicate that increased N_{supply} within a realistic range for the oligotrophic ocean promotes P_1 growth but does not allow PCTs (Fig. 5, shaded red area). Note that the modelled N concentrations are lower than observed, possibly due to the absence of a detrital compartment in the model (Edwards, 2001). Grover (1990) demonstrated in a nutrient-phytoplankton model that homogeneous environments are always entirely dominated by the species with the lowest resource requirements. However, our model results and field observations suggest a more

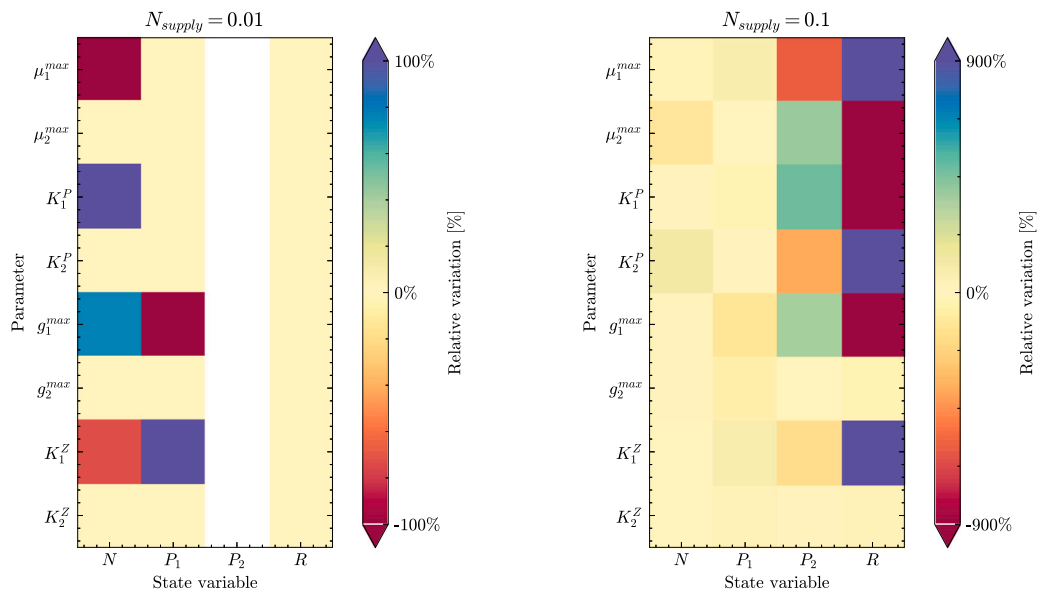


Fig. 7. Sensitivity analysis of key parameters on state variables. The left panel corresponds to the simulations with N_{supply} equal to $0.01 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, and the right panel corresponds to the simulations with N_{supply} equal to $0.10 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. The colours represent the percentage of the relative variation from the default value of the state variables. The white colour for P_2 represents NaN values due to division by 0 (P_2 is equal to 0 for all runs at N_{supply} equal to $0.01 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$).

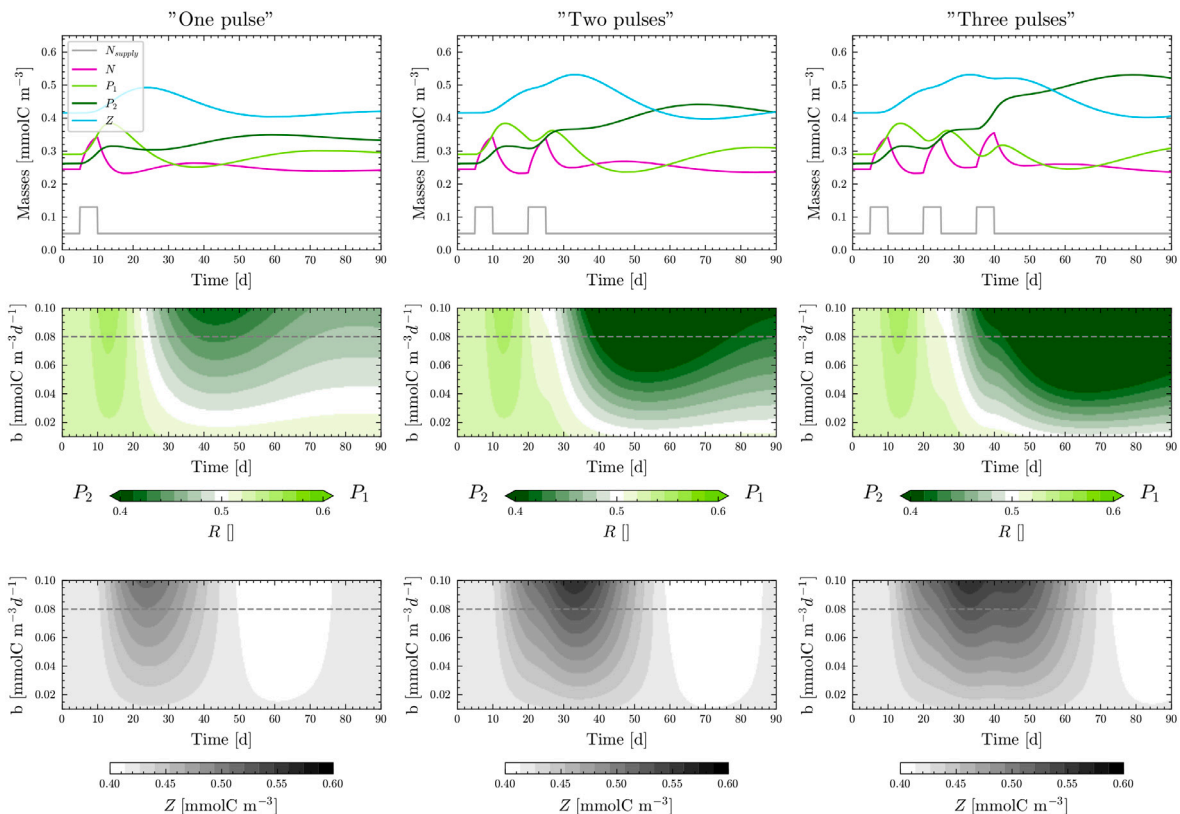


Fig. 8. Response of state variables and R-ratio to a different number of pulses and different amplitudes of N_{supply} over 90-day simulations. The results of the simulations with one, two and three pulses are shown in the left, middle and right columns, respectively. The upper row shows the time evolution of state variables for a pulse amplitude $b = 0.08 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. The middle row shows the R-ratio as a function of the time and the pulse amplitude. The bottom row is the same as the middle one but for Z. The dotted grey lines correspond to the simulation with a pulse amplitude $b = 0.08 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$.

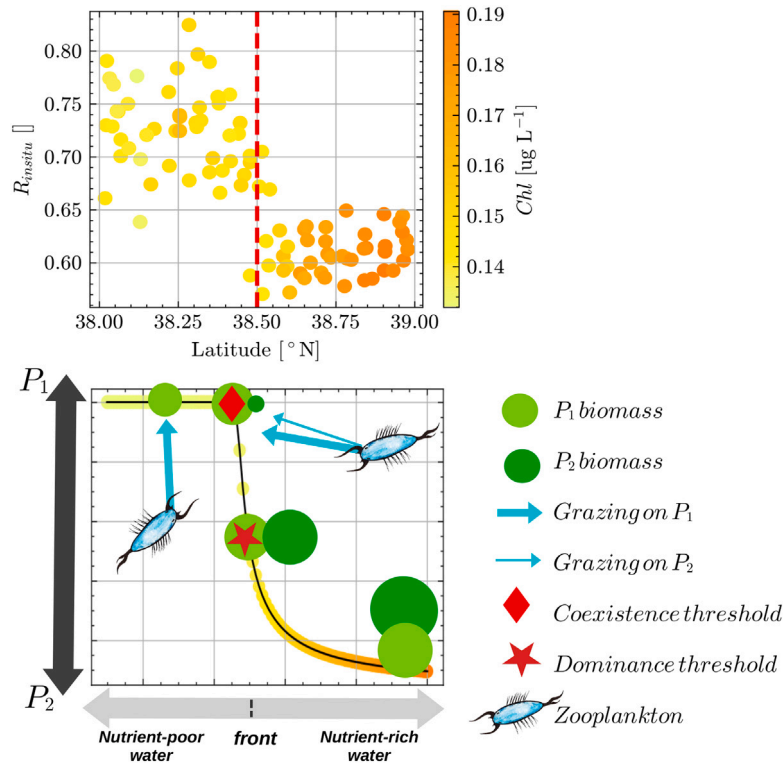


Fig. 9. Top panel: the *in situ* R-ratio, calculated by dividing the biomass of the PICO and NANO1 cytometry groups by the total biomass at each measured points, is plotted as a function of the latitude. The colours represent the chlorophyll concentrations. The dotted red line represents the position of the frontal area (Tzortzis et al., 2021). Bottom panel: the schematic illustrates the proposed mechanism explaining the observed phytoplankton distribution in the two adjacent water masses.

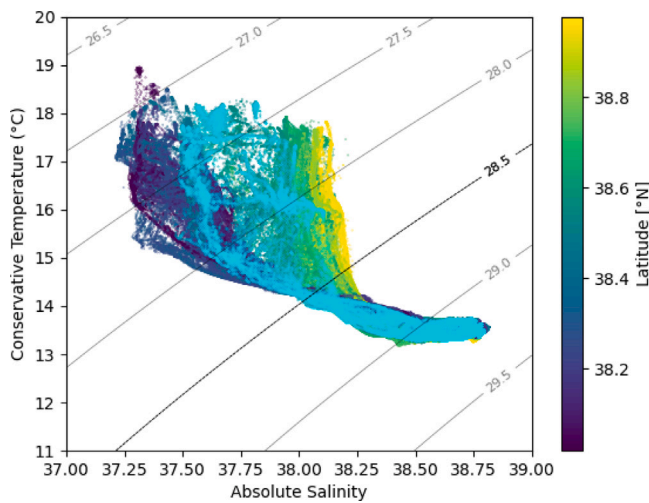


Fig. A.10. Temperature-Salinity diagram of data collected along the hippodrome transects from May 11 to May 13. The colour bar represents latitude. The front, marked in cyan, corresponds to a latitude of 38.5°N (Tzortzis et al., 2021).

frequent occurrence of coexistence with a switch in dominance rather than competitive exclusion. Taken together, these results indicate that the observed PCTs on either side of the front cannot be solely attributed to bottom-up control.

Therefore, we explored the top-down process of zooplankton grazing. Top-down processes were explored by running experiments with no grazing or equal grazing. We found that grazing was necessary for our model to reach equilibrium, leading to stable concentrations and the coexistence of P_1 and P_2 . Grazing is known to play a pivotal role in stabilizing the model and allowing coexistence, while nutrient limitation restrain coexistence (Ward et al., 2014). When grazing rates

are equal, the model only attains one equilibrium, resulting in the complete dominance of P_1 (Fig. B.13).

To reproduce the observed PCTs, differential grazing rates need to be introduced. Different grazing forcing configurations are a key factor in creating phytoplankton successions and structuring communities during blooms (Prowse et al., 2012). The simplified model (including differential grazing) shows a transcritical bifurcation for N_{supply} equal to $0.055 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 4a.). This latter value, identified analytically, is called the “dominance threshold”. A similar value of $0.050 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ was found numerically for the full model (Figs. 4b. and 6). With the full model we also identified a threshold value of $0.045 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, called the “coexistence threshold”, above which both phytoplankton coexist in the system. These results show that differential grazing is key to obtaining PCTs, and that N_{supply} is the main control parameter. This means that, in a homogeneous environment, PCTs are determined by the interplay of bottom-up and top-down controls.

4.2. Driving mechanisms in a variable environment

To assess the effectiveness of combined bottom-up and top-down controls in a variable environment, we simulated pulsed nutrient fluxes. Our results show that one or multiple pulses generate temporal successions between P_1 and P_2 leading to both short-term and delayed temporal PCTs (Fig. 8). This is consistent with freshwater systems where nutrient pulses also cause different species-dependent responses in the phytoplankton community (Yamamoto and Hatta, 2004). The temporal transitions between P_1 and P_2 are linked to the pulse characteristics, such as the amplitude and the number of pulses. We can then transpose our results to the case of fine-scale frontal areas, where the predominance of fast-growing groups like P_2 is explained by nutrient enrichment (Mangolte et al., 2023). However, because the dominance threshold coincides with the zooplankton peak, we attribute the end-of-simulation dominance of P_2 to the “shared predator” concept

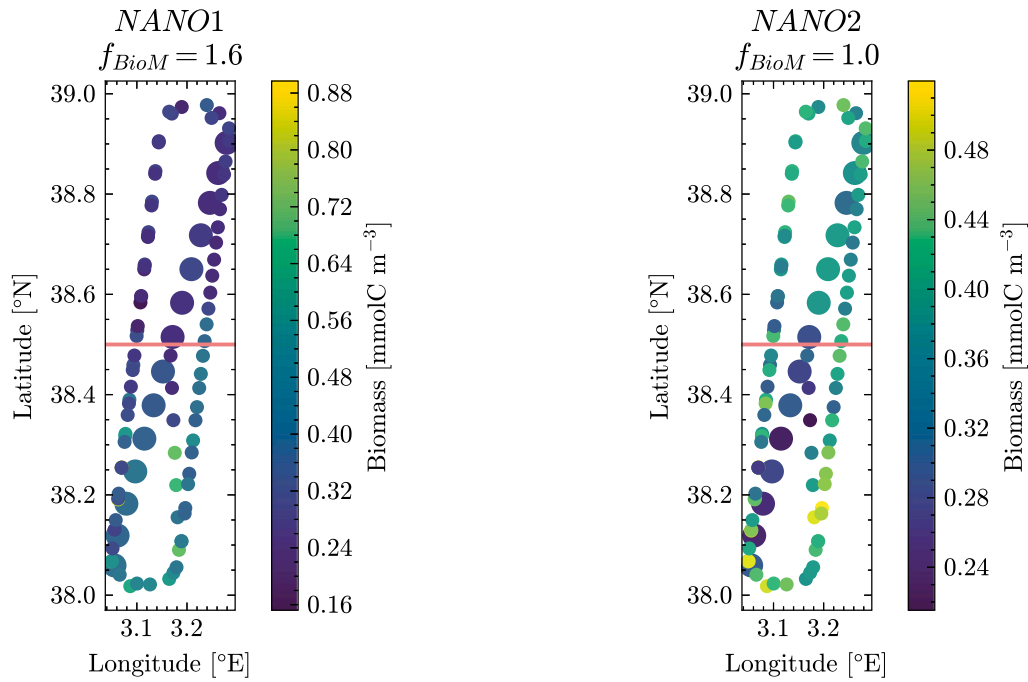


Fig. A.11. *In situ* measurements of NANO1 (left panel) and NANO2 (right panel) biomass across the hippodrome during the PROTEVSMED-SWOT campaign. The coral line represents the estimated position of the front. The value of the biomass factor $f_{BioM,j}$ of each group is reported at the top of each subplot. The larger dots represent the transect shown by Tzortzis et al. (2021) and corresponding to the sampling period 11-May-2018 02:00 to 11-May-2018 08:40.

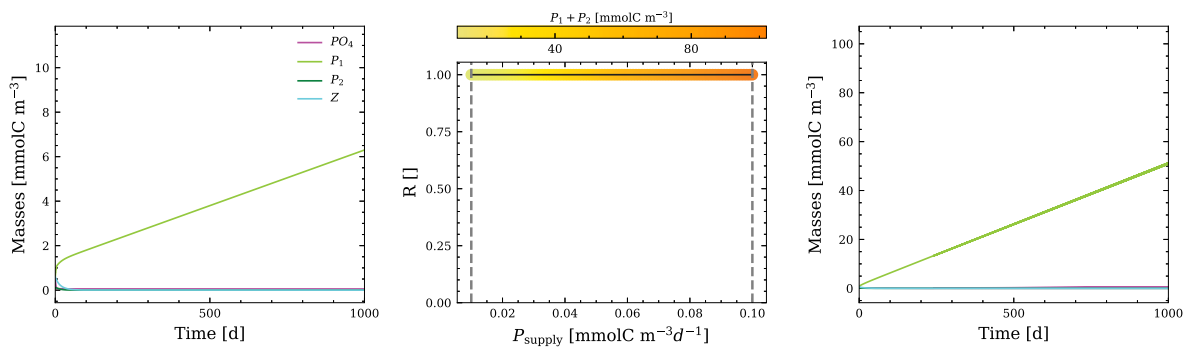


Fig. B.12. Temporal evolution of state variables and R-ratio as a function of different values of N_{supply} for the “No grazing” test. The middle panel shows the evolution of the R ratio as a function of the range of N_{supply} values. The left and right panels show the temporal variation of state variables for a specific N_{supply} value of 0.01 $mmolC m^{-3} d^{-1}$ (left) and 0.10 $mmolC m^{-3} d^{-1}$ (right), indicated by the grey dotted line in the middle graphs.

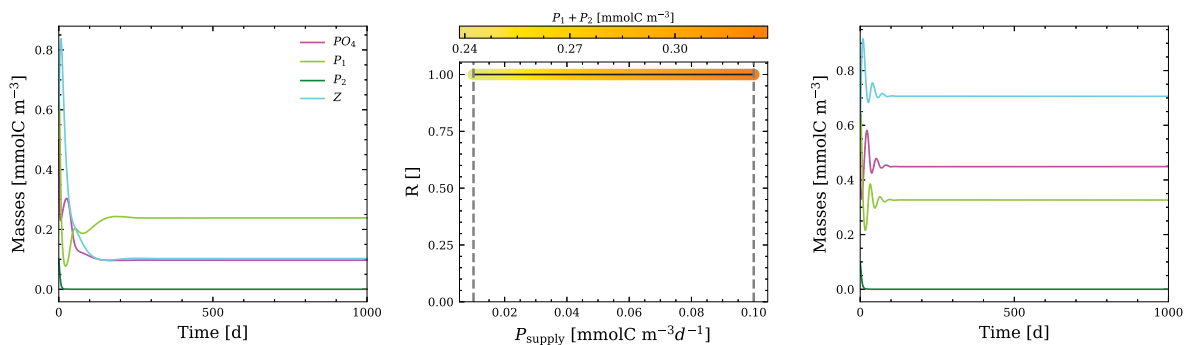


Fig. B.13. Temporal evolution of state variables and R-ratio as a function of different values of N_{supply} for the “Equal grazing” test. The middle panel shows the evolution of the R ratio as a function of the range of N_{supply} values. The left and right panels show the temporal variation of state variables for a specific N_{supply} value of 0.01 $mmolC m^{-3} d^{-1}$ (left) and 0.10 $mmolC m^{-3} d^{-1}$ (right), indicated by the grey dotted line in the middle graphs.

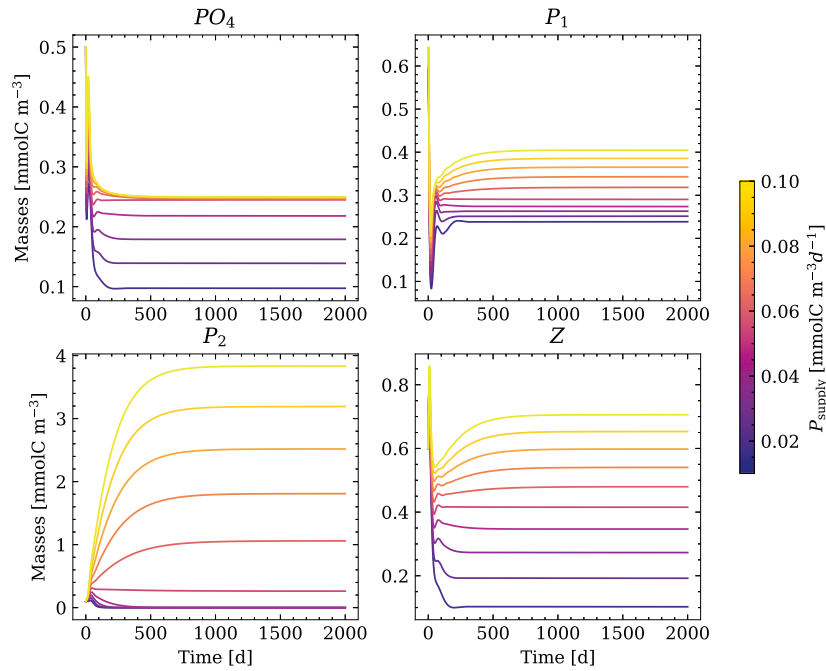


Fig. B.14. Temporal evolution of individual state variables, with lines colour-coded based on their forcing parameter (N_{supply}), ranging from 0.01 to 0.10 $\text{mmolC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ in 10 increments. Simulations are initiated from the following set of values : $N = 0.5$, $P_1 = 0.6$, $P_2 = 0.1$, $Z = 0.6$ [mmolC m^{-3}].

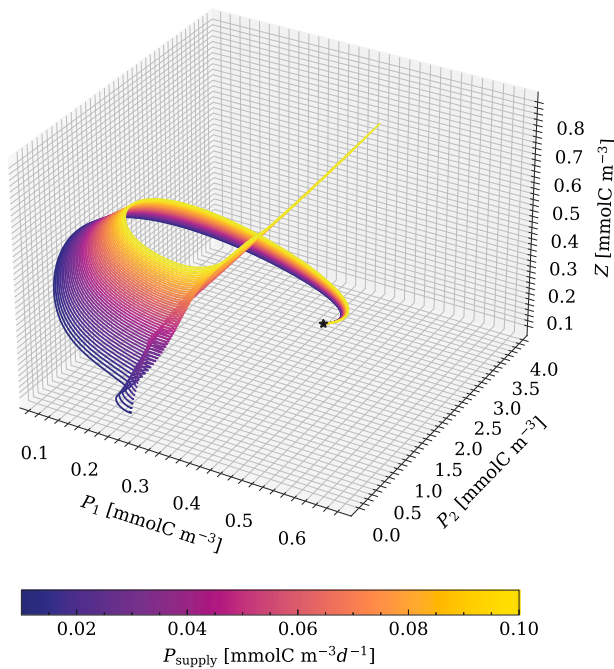


Fig. B.15. Trajectories of plankton biomass in a 3D phase space for a 2000-days simulation. The colour of each trajectory represents the parameter N_{supply} within the range of 50 values between 0.01 and 0.10. The black star represents the initial conditions, so this figure shows that, depending on N_{supply} , different equilibrium solutions are calculated.

by Mangolte et al. (2022) where increased phytoplankton biomass, following nutrient input, raises the common phytoplankton predator's biomass. During the dominance threshold time, P_1 is more grazed than P_2 , favouring the latter and creating PCTs. Our results also showed a

lack of competitive exclusion: both phytoplankton groups coexist for all three sets of simulations. Previous *in situ* observations showed that the front increases the biomass of several phytoplankton groups and not just diatoms (Mangolte et al., 2023). Our study reveals that even in a variable environment PCTs are influenced by the synergy of bottom-up and top-down controls which also act as a function of the number of pulses and their intensity.

4.3. A theoretical framework for fine-scale observations

Fig. 9 summarizes both *in situ* observations (top panel) and modelling results (bottom panel). The *in situ* R-ratio was computed from PROTEVSMED-SWOT cruise data by dividing the biomass of the smaller cytometric groups (PICO and NANO1, higher in the south of the front) by the total biomass at each sampled point. The scatter plot clearly depicts the shift from smaller phytoplankton dominance in the south to larger phytoplankton dominance in the north. The steepest gradient is located at latitude 38.5°N, identified as the position of the front (Tzortzis et al., 2021). In the south, there was fresher Atlantic water that recently entered the Mediterranean, while the north exhibited saltier surface water from the western Mediterranean circulation. This circulation is known to enrich the surface water in nutrients (Millot and Taupier-Letage, 2005). Despite the absence of nutrient measurements during the PROTEVSMED-SWOT cruise, our model, linking nutrient supply to the transition to larger phytoplankton, generally explains the observations well, except for the *in situ* total biomass which is lower in the north, contrary to observations. We attribute this discrepancy to limitations of the cytometry methodology, as flow cytometers are known to provide less accurate counts of large cells (Cunningham and Buonnacorsi, 1992; Peperzak et al., 2018). This leads to an underestimation of the abundance and size of the MICRO group, which makes a significant contribution to biomass. Satellite-derived chlorophyll surface concentration was higher in the north (Fig. 9, top panel), in agreement with the model results.

Despite its simplifications, the model allows us to better understand the mechanisms underlying the observations, as illustrated in Fig. 9 (bottom panel). In nutrient-poor waters (left side), P_1 dominates due to its higher growth rate at low nutrients concentrations. By increasing

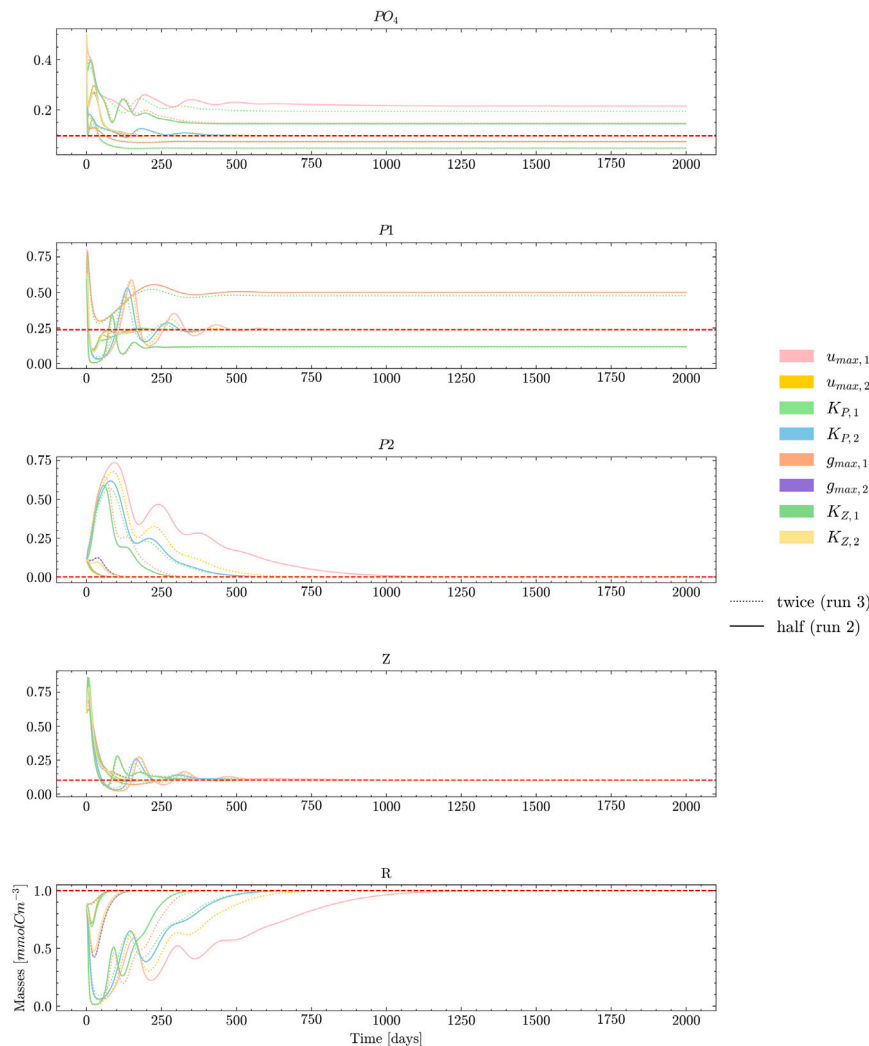


Fig. B.16. Sensitivity test with N_{supply} equal to $0.01 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. The different colours of the curves represent the parameters tested. Solid curves represent execution with half the default value (run 2), and dashed curves represent execution with twice the default value (run 3). The dotted red line represents the default value.

N_{supply} , the model reaches a level allowing the emergence of P_2 , i.e. the coexistence threshold. Zooplankton then controls both phytoplankton groups, with a higher grazing pressure on P_1 . Both phytoplankton groups thrive more at a higher value of N_{supply} , but P_1 is grazed more, leading to the dominance of P_2 beyond the dominance threshold. This result underlines that fronts have a significant role on PCTs, as the effect of grazing is significantly amplified by fine-scale dynamics (Rivière and Pondaven, 2006). Weak environmental gradients lead to dramatic shifts in phytoplankton communities, evident by the steep slope near the dominance threshold in (Fig. 9), making fronts regions of sharp phytoplankton distribution gradients (Taylor et al., 2012). Our results confirm the structuring effect of fine-scale fronts on the plankton community created by both pulsed nutrient supply and separated fluid dynamical niches (Lévy et al., 2018; d'Ovidio et al., 2010).

The proposed mechanism offers valuable insights into understanding PCTs, suggesting that diversity in oligotrophic regions is maintained by the patchy nature of the ocean. In oligotrophic environments, like the Mediterranean Sea, this patchiness allows different size classes of phytoplankton to thrive under varying conditions despite low nutrient availability. Even minor variations in nutrient fluxes can significantly influence phytoplankton community structure by varying the ratio between the different size classes. Shifting this ratio towards critical thresholds, such as dominance and coexistence thresholds, helps maintain biomass production and promote diversity. Previous work

also highlighted the importance of these minor variations of nutrients. For instance, orthophosphate addition in the Cyprus Gyre (Eastern Mediterranean) shifted the microbial community composition towards larger organisms and the food web towards heterotrophic organisms (Flaten et al., 2005). Thingstad (2005) observed that phosphate limitation in the Mediterranean Sea is transmitted to higher trophic levels through a rapid predator response following phosphate addition. Findings of Flaten et al. (2005), Thingstad (2005) and Tzortzis et al. (2023) and this study suggest that, in response to nutrient addition potentially induced by fine-scale processes, the physiological state of primary producers and the plankton community composition change, which could lead to PCTs in oligotrophic regions. These fine-scale contrasts resemble large-scale contrasts, as biotic interactions across large-scale transition zones are also influenced by gradients in resource supply (Dutkiewicz et al., 2024).

4.4. Model caveats

Our study of PCTs intentionally relies on a strongly simplified model which overlooks key aspects of phytoplankton ecology required for realistic simulations. Our model does not account for phytoplankton's intrinsic dynamics such as photo-acclimation and variable stoichiometry, which improve agreement with observations, especially in oligotrophic conditions (Ayata, 2013). Our OD model lacks spatial heterogeneity, missing important gradients and localized variations in environmental

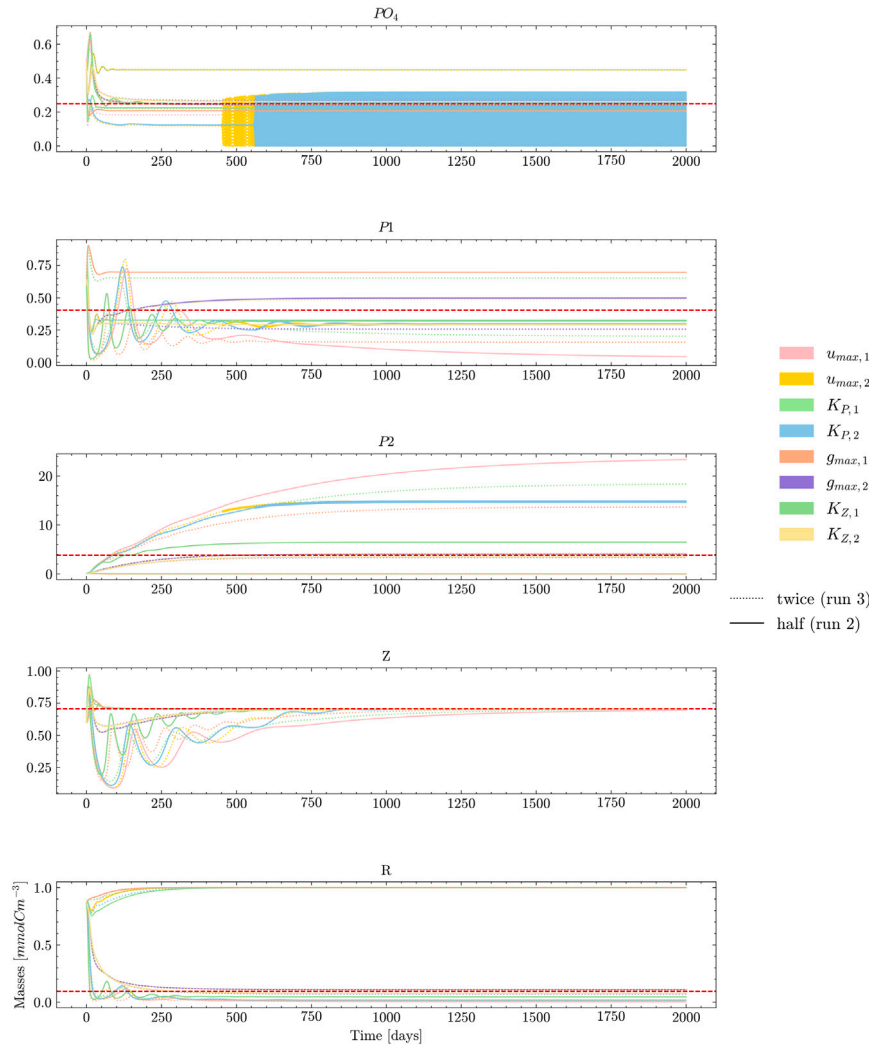


Fig. B.17. Sensitivity test with N_{supply} equal to $0.10 \text{ mmolC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. The different colours of the curves represent the parameters tested. Solid curves represent execution with half the default value (run 2), and dashed curves represent execution with twice the default value (run 3). The dotted red line represents the default value.

factors such as light availability, nutrient concentrations, temperature, and mixing processes, which can lead to significant differences in phytoplankton growth rates and community composition (Mahadevan, 2005). An obvious limitation of our model is the restricted number of state variables instead of more complex modelling with multiple plankton groups and nutrient pools. Previous studies developed complex models incorporating the effects of temperature as well as the dynamics of the microbial loop (e.g. in the Mediterranean Sea, Auger et al., 2011; Aumont et al., 2015; Baklouti et al., 2021). Nevertheless, simple models are able to represent the global ecosystem features described by a complex model (Raick et al., 2006) with the advantage of being easier to interpret. Indeed, foundational principles are identical and qualitative behaviours are similar in both simple and complex models (e.g. Behrenfeld and Boss, 2014). Moreover, our results are consistent with results obtained from more complex models, including the fact that the composition of the community structure is explained by the synergy of bottom-up and top-down controls (e.g. Sailley et al., 2013). More recently, Mangolte et al. (2023), using an ecosystem model including multiple functional groups and sizes of plankton and coupling it with a circulation model, showed that the planktonic ecosystem response to enhanced nutrient supply at fronts is more complex than the pure bottom-up response because of ecological interactions such as shared predation, as we found with our simplified model.

Steady-state and pulsed forcing simulations also have their specific limitations. The advantage of the constant forcing analysis is that it

allows for a clear understanding of the steady state model behaviour, which will facilitate its integration into a more complex framework, such as spatially- and temporally-resolved simulations. However, the model solutions (including in steady-state) strongly depend on the parameter values (see Fig. 7), and there are significant uncertainties regarding these parameters due to the challenges in obtaining accurate *in situ* measurements. The pulsed forcing analysis omits critical aspects of the complex coupling between physical processes and biological responses. For instance, the timing of phytoplankton growth is a crucial factor that varies with seasonal cycles, phytoplankton life cycles, flow dynamics, and nutrient availability. Simplifying these interactions with a step function assumes a temporally regular environment, whereas in the ocean, these processes are far less predictable and more irregular. As a result, the model does not fully capture the nuances of how physical variability influences biological dynamics in natural conditions, especially considering the mismatch between the scales of physical fronts and biological processes (Franks, 1992).

5. Concluding remarks and perspectives

Within a theoretical framework, we explored the phytoplankton community transitions (PCTs) observed during the PROTEVSMED-SWOT cruise. The question, “How do fine-scale dynamics explain PCTs?”, is answered by fine-scale dynamics shaping the nutrient seascape and creating PCTs via cascading effects of nutrient transfer

through the plankton food chain. The phytoplankton uptake at different nutrient supply levels, combined with the grazing forcing, generates the coexistence and dominance thresholds. PCTs occur at the scale of water masses, where constant N_{supply} conditions lead to spatial PCTs, and also at the scale of fronts, where variable N_{supply} conditions lead to temporal PCTs. Comparison with *in situ* data validates the use of such a simple model to study PCTs in terms of qualitative behaviours. These results, derived from simple formulations, help us to understand the much more complex behaviour of phytoplankton cells adapted to fine-scale habitats. This work also informed the planning of the BioSWOT-Med cruise (Doglioli and Gregori, 2023), where high-resolution measurements of nutrient concentration and plankton diversity were taken across a front, along with a mesocosm experiment to measure zooplankton grazing. In future studies, this model will be spatialised and enhanced with high-resolution data from the BioSWOT-Med cruise, now benefiting from high-resolution SWOT data. The goal will be to study the fine-scale dynamics of plankton communities using a Lagrangian framework, adapting the growth-advection method (Messié et al., 2022) for oligotrophic areas like the Mediterranean Sea.

Funding

Laurina Oms' Ph.D. studentship is co-funded by the CNES (Centre National d'Etudes Spatiales), France and the Institute of Ocean Sciences (Aix-Marseille University). This research has been conducted in the framework of the project BioSWOT-AdAC (PIs F.d'Ovidio and A.Doglioli, <https://www.swot-adac.org/>, last access: 21 December 2023), funded by the TOSCA program of CNES. The MIO Axes Transverses program "AT-COUPPLAGE" and the Sino-French IRP (CNR-CAS) DYF2M program also supported this work. The flow cytometer was funded by the CHROME project, Excellence Initiative of Aix-Marseille University – A*MIDEX, a French 11 Investissements d'Avenir program. The project leading to this publication received funding from the European FEDER Fund under project number 1166-39417.

CRediT authorship contribution statement

Laurina Oms: Writing – original draft, Visualization, Software, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **Monique Messié:** Writing – review & editing, Validation, Methodology, Investigation, Conceptualization. **Jean-Christophe Poggiale:** Writing – review & editing, Formal analysis. **Gérald Grégori:** Writing – review & editing, Validation, Supervision, Funding acquisition. **Andrea Doglioli:** Writing – review & editing, Validation, Supervision, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

The authors thank Elvira Pulido-Villena for precious discussions about nutrient fluxes. Melilotus Thyssen is acknowledged for providing the CytoBuoy flow cytometer, Roxane Tzortzis and Lloyd Izard for the cytometry data analysis. The authors thank Franck Dumas and the crew of the RV Beautemps-Beaupré for shipboard operations.

Appendix A. PROTEVSMED-SWOT cruise

Fig. A.10 shows the data from the SeaSoar towed vehicle, which enabled (Tzortzis et al., 2021) to identify two surface water masses on either side of a zonal front, whose position is estimated at 38.5° N (cyan dots). The change in latitude clearly distinguishes the southern water mass (warmer and less salty) from the northern water mass (colder and saltier). Below the 28.5 isopycnal, intermediate waters are observed.

Appendix B. Model

B.1. Grazing experiments

We present here the results of different configurations for grazing pressure.

B.1.1. "No grazing"

When grazing rates are set to 0 in the complete model, no equilibria were identified. Fig. B.12 illustrates that in the absence of grazing, the P_1 biomass increases infinitely over time for N_{supply} values of 0.01 and 0.10 mmolC m⁻³ d⁻¹. The same figure highlights that coexistence is unattainable without grazing, evidenced by a constant R-ratio of 1 across the entire N_{supply} range.

B.1.2. "Equal grazing"

When grazing rates are set equal for P_1 and P_2 in the complete model, equilibria were identified. Fig. B.13 illustrates that in the presence of equal grazing, all masses reaches equilibrium over time for N_{supply} values of 0.01 and 0.10 mmolC m⁻³ d⁻¹. However, the same figure highlights that coexistence is unattainable with equal grazing, as evidenced by a constant R-ratio of 1 across the entire N_{supply} range.

B.1.3. "Differential grazing"

When Z is differentially set for P_1 and P_2 in the complete model (with a preference for P_1), equilibria were identified. Fig. B.15 illustrates in the phase space that in the presence of differential grazing, the system reaches equilibrium across the entire N_{supply} range, allowing for coexistence between P_1 and P_2 . The values of these equilibria vary based on the N_{supply} value. Fig. B.14 shows that, for 10 values of N_{supply} , the equilibrium state is reached for a 2000-days simulation time.

B.2. Sensitivity tests

The sensitivity analysis indicates that specific parameters exert notable effects on state variables, with a more pronounced effect observed when N_{supply} is set to 0.10 mmolC, m⁻³ d⁻¹. These results are associated with the interplay between nutrient availability, P_1 uptake, and P_2 uptake.

Fig. B.16 illustrates the temporal evolution of eight parameters across three runs, with N_{supply} set to 0.01 mmolC, m⁻³ d⁻¹. Notably, changes in parameter values primarily impact only N and P_1 among the state variables.

When $u_{\text{max},1}$ is halved, it leads to a higher N value compared to its default and double values, resulting in a negative percentage of variation. Doubling $K_{P,1}$ results in a higher N value compared to its default and halved values, leading to a positive percentage of variation.

Halving $g_{\text{max},1}$ results in a higher P_1 value and a negative percentage of variation. Simultaneously, this leads to a lower N value compared to its default and halved values, resulting in a positive percentage of variation.

Doubling $K_{Z,1}$ results in a higher P_1 value and a positive percentage of variation. Conversely, halving $K_{Z,1}$ leads to a higher N value compared to its default and double values, causing a negative percentage of variation.

Fig. B.17 depicts the temporal evolution of eight parameters across three runs, with N_{supply} set to 0.10 mmolC, m⁻³ d⁻¹. Notably, changes in parameter values significantly influence the state variables, particularly P_2 and the R-ratio.

When $u_{\text{max},1}$ is halved, it leads to a higher P_2 value compared to its default and double values. This results in a negative percentage of variation and a positive R-ratio percentage of variation. Similarly, halving $u_{\text{max},2}$ results in a higher N value compared to its default and double values, causing a negative percentage of variation. Conversely,

the percentage of variation of P_1 is negative, leading to a positive R-ratio percentage of variation.

Doubling $K_{p,1}$ leads to a higher P_2 value compared to its default and halved values, resulting in a positive percentage of variation and, consequently, a negative R-ratio percentage of variation. Conversely, halving $K_{p,2}$ results in a higher P_2 value compared to its default and double values, leading to a negative percentage of variation and, consequently, a positive R-ratio percentage of variation.

When $g_{max,1}$ is halved, it leads to a higher P_1 value and a negative percentage of variation. However, a lower P_2 value compared to its default and double values results in a positive percentage of variation and, consequently, a negative R-ratio percentage of variation.

Doubling $K_{Z,1}$ results in a higher P_1 value and a positive percentage of variation. Conversely, doubling $K_{Z,1}$ leads to a lower P_2 value compared to its default and halved values, causing a negative percentage of variation.

Data availability

The GitHub repository containing the data and code is available at: https://github.com/OmsLaurina/toolbox_growthmodel.

References

- Acha, E.M., Piola, A., Iribarne, O., Mianzan, H., 2015. *Ecological Processes at Marine Fronts: Oases in the Ocean*. Springer.
- Adjou, M., Bendtsen, J., Richardson, K., 2012. Modeling the influence from ocean transport, mixing and grazing on phytoplankton diversity. *Ecol. Model.* 225, 19–27. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.11.005>.
- Auger, P.-A., Diaz, F., Ulses, C., Estournel, C., Neveux, J., Joux, F., Pujo-Pay, M., Naudin, J., 2011. Functioning of the planktonic ecosystem on the gulf of lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition: a field data and 3-D modelling combined approach. *Biogeosciences* 8 (11), 3231–3261. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-3231-2011>.
- Aumont, O., Éthé, C., Tagliabue, A., Bopp, L., Gehlen, M., 2015. PISCES-v2: an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geosci. Model Dev. Discuss.* 8 (2), 1375–1509. <http://dx.doi.org/10.5194/gmdd-8-1375-2015>.
- Ayata, S.-D., 2013. Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models: should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas? *J. Mar. Syst.* 125, 29–40. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.12.010>.
- Baklouti, M., Pagès, R., Alekseenko, E., Guyennon, A., Grégori, G., 2021. On the benefits of using cell quotas in addition to intracellular elemental ratios in flexible-stoichiometry plankton functional type models. application to the mediterranean sea. *Prog. Oceanogr.* 197, 102634. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102634>.
- Barton, A.D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., Follows, M.J., 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327 (5972), 1509–1511.
- Behrenfeld, M.J., Boss, E.S., 2014. Resurrecting the ecological underpinnings of ocean plankton blooms. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 6, 167–194. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-marine-052913-021325>.
- Bethoux, J., Gentili, B., Morin, P., Nicolas, E., Pierre, C., Ruiz-Pino, D., 1999. The mediterranean sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 44 (1–3), 131–146. [http://dx.doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00023-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00023-3).
- Bianchi, C.N., Morri, C., 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Mar. Pollut. Bull.* 40 (5), 367–376. [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8).
- Bohannan, B.J., Lenski, R.E., 2000. The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *Amer. Nat.* 156 (4), 329–340. <http://dx.doi.org/10.1086/303393>.
- Clayton, S., Lin, Y.-C., Follows, M.J., Worden, A.Z., 2017. Co-existence of distinct *ostreococcus* ecotypes at an oceanic front. *Limnol. Oceanogr.* 62 (1), 75–88. <http://dx.doi.org/10.1002/lno.10373>.
- Clayton, S., Nagai, T., Follows, M.J., 2014. Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio front. *J. Plankton Res.* 36 (4), 1017–1030. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbu020>.
- Cunningham, A., Buonnacorsi, G.A., 1992. Narrow-angle forward light scattering from individual algal cells: implications for size and shape discrimination in flow cytometry. *J. Plankton Res.* 14 (2), 223–234. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/14.2.223>.
- Doglioli, 2015. OSCAHR cruise, RV Téthys II. <http://dx.doi.org/10.17600/15008800>.
- Doglioli and Gregori, 2023. BioSWOT-Med cruise, RV L'Atalante. <http://dx.doi.org/10.17600/18002392>.
- d'Ovidio, F., De Monte, S., Alvain, S., Dandonneau, Y., Lévy, M., 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107 (43), 18366–18370. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1004620107>.
- Droop, M.R., 1983. 25 years of algal growth kinetics a personal view. <http://dx.doi.org/10.1515/botm.1983.26.3.99>.
- Dumas, F., 2018. Protevsmed_swot_2018_leg1 cruise, RV beaumont-beaupré. <http://dx.doi.org/10.17183/protevsmed-swot-2018-leg1>.
- Dutkiewicz, S., Cermeno, P., Jahn, O., Follows, M.J., Hickman, A.E., Taniguchi, D.A., Ward, B.A., 2020. Dimensions of marine phytoplankton diversity. *Biogeosciences* 17 (3), 609–634. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-17-609-2020>.
- Dutkiewicz, S., Follett, C.L., Follows, M.J., Henderikx-Freitas, F., Ribalet, F., Gradoville, M.R., Coesel, S.N., Farnelid, H., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., et al., 2024. Multiple biotic interactions establish phytoplankton community structure across environmental gradients. *Limnol. Oceanogr.* <http://dx.doi.org/10.1002/lno.12555>.
- Edwards, A.M., 2001. Adding detritus to a nutrient-phytoplankton-zooplankton model: a dynamical-systems approach. *J. Plankton Res.* 23 (4), 389–413. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/23.4.389>.
- Flaten, G.A.F., Skjoldal, E.F., Krom, M.D., Law, C.S., Mantoura, R.F.C., Pitta, P., Psarra, S., Tanaka, T., Tselepidis, A., Woodward, E.M.S., et al., 2005. Studies of the microbial P-cycle during a Lagrangian phosphate-addition experiment in the Eastern Mediterranean. *Deep Sea Res. II* 52 (22–23), 2928–2943. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.08.010>.
- Foladori, P., Quaranta, A., Ziglio, G., 2008. Use of silica microspheres having refractive index similar to bacteria for conversion of flow cytometric forward light scatter into biovolume. *Water Res.* 42 (14), 3757–3766. <http://dx.doi.org/10.1016/j.watres.2008.06.026>.
- Franks, P.J., 1992. Phytoplankton blooms at fronts: patterns, scales, and physical forcing mechanisms. *Rev. Aquat. Sci.* 6 (2), 121–137.
- Franks, P.J., 2002. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *J. Oceanogr.* 58 (2), 379–387. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1015874028196>.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A.J., Halliday, N.C., Wanless, S., 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Anim. Ecol.* 75 (6), 1259–1268. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01148.x>.
- Gangrade, S., Franks, P.J., 2023. Phytoplankton patches at oceanic fronts are linked to coastal upwelling pulses: Observations and implications in the California current system. *J. Geophys. Res.: Oceans* 128 (3), e2022JC019095. <http://dx.doi.org/10.1029/2022JC019095>.
- Grant, S.R., 2014. *Phosphorus Uptake Kinetics and Growth of Marine Osmotrophs* (Ph.D. thesis). [Honolulu]:[University of Hawaii at Manoa],[August 2014].
- Grover, J.P., 1990. Resource competition in a variable environment: phytoplankton growing according to Monod's model. *Amer. Nat.* 136 (6), 771–789. <http://dx.doi.org/10.1086/285131>.
- Guieu and Desboeufs, 2017. PEACETIME cruise, RV pourquoi pas? <http://dx.doi.org/10.17600/17000300>.
- Hernández-Carrasco, I., Alou-Font, E., Dumont, P.-A., Cabornero, A., Allen, J., Orfila, A., 2020. Lagrangian flow effects on phytoplankton abundance and composition along filament-like structures. *Prog. Oceanogr.* 189, 102469. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102469>.
- Hitchcock, G.L., Mariano, A.J., Rossby, T., 1993. Mesoscale pigment fields in the gulf stream: Observations in a meander crest and trough. *J. Geophys. Res.: Oceans* 98 (C5), 8425–8445. <http://dx.doi.org/10.1029/92JC02911>.
- Lévy, M., 2015. Exploration of the critical depth hypothesis with a simple NPZ model. *ICES J. Mar. Sci.* 72 (6), 1916–1925. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsv016>.
- Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P.J., Martin, A.P., Rivière, P., 2012. Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophys. Res. Lett.* 39 (14), <http://dx.doi.org/10.1029/2012gl052756>.
- Lévy, M., Franks, P.J., Smith, K.S., 2018. The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat. Commun.* 9 (1), 4758. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., d'Ovidio, F., 2015. The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *J. R. Soc. Interface* 12 (111), 20150481. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2015.0481>.
- Lévy, M., Klein, P., Treguier, A.-M., 2001. Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime 59, 535–565. <http://dx.doi.org/10.1357/002224001762842181>.
- 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. *J. Plankton Res.* 34 (9), 790–801. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbs006>.
- Longhurst, A., 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, San Diego, p. 398.
- Mahadevan, A., 2005. *Spatial heterogeneity and its relation to processes in the upper ocean*. In: *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Springer, pp. 165–182.
- Mahadevan, A., 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 8, 161–184. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>.

- Mahadevan, A., Archer, D., 2000. Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean. *J. Geophys. Res.: Oceans* 105 (C1), 1209–1225. <http://dx.doi.org/10.1029/1999JC900216>.
- Mangolte, I., 2022. *Effet Des Fronts Océaniques Sur Les Communautés De Plancton* (Ph.D. thesis). Sorbonne Université.
- Mangolte, I., Lévy, M., Dutkiewicz, S., Clayton, S., Jahn, O., 2022. Plankton community response to fronts: winners and losers. *J. Plankton Res.* 44 (2), 241–258. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbac010>.
- Mangolte, I., Lévy, M., Haëck, C., Ohman, M.D., 2023. Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts. <http://dx.doi.org/10.5194/egusphere-2023-471>.
- Marra, J., Houghton, R., Garside, C., 1990. Phytoplankton growth at the shelf-break front in the Middle Atlantic bight.
- Marrec, P., Grégori, G., Doglioli, A.M., Dugenne, M., Della Penna, A., Bhairy, N., Cariou, T., Hélias Nunige, S., Lahbib, S., Rougier, G., et al., 2018. Coupling physics and biogeochemistry thanks to high-resolution observations of the phytoplankton community structure in the northwestern mediterranean sea. *Biogeosciences* 15 (5), 1579–1606. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-15-1579-2018>.
- McCauley, E., Briand, F., 1979. Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis 1. *Limnol. Oceanogr.* 24 (2), 243–252. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1979.24.2.0243>.
- McWilliams, J.C., 2021. Oceanic frontogenesis. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 13, 227–253. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-marine-032320-120725>.
- Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.* 45 (3), 569–579. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>.
- Messié, M., Chavez, F.P., 2017. Nutrient supply, surface currents, and plankton dynamics predict zooplankton hotspots in coastal upwelling systems. *Geophys. Res. Lett.* 44 (17), 8979–8986. <http://dx.doi.org/10.1002/2017GL074322>.
- Messié, M., Sancho-Gallegos, D.A., Fiechter, J., Santora, J.A., Chavez, F.P., 2022. Satellite-based Lagrangian model reveals how upwelling and oceanic circulation shape krill hotspots in the California current system. *Front. Mar. Sci.* 9, 835813. <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2022.835813>.
- Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Circulation in the Mediterranean sea. *Mediterranean Sea* 29–66. <http://dx.doi.org/10.1007/b107143>.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Fasham, M.J., 2007. Accounting for grazing dynamics in nitrogen-phytoplankton-zooplankton (NPZ) models. *Limnol. Oceanogr.* 52 (2), 649–661. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0649>.
- Monod, J., 1942. *Diauxie et respiration au cours de la croissance des cultures de b. coli*. In: *Annales de L'Institut Pasteur*. Vol. 68, Elsevier, pp. 548–550.
- 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 Biol.* 16 (3), 1137–1144. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01960.x>.
- Morrow, R., Fu, L.-L., Ardhuin, F., Benkiran, M., Chapron, B., Cosme, E., d'Ovidio, F., Farrar, J.T., Gille, S.T., Lapeyre, G., et al., 2019. Global observations of fine-scale ocean surface topography with the surface water and ocean topography (SWOT) mission. *Front. Mar. Sci.* 6, 232. <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2019.00232>.
- Moutin, T., Doglioli, A.M., De Verneil, A., Bonnet, S., 2017. Preface: The oligotrophy to the ultra-oligotrophy pacific experiment (OUTPACE cruise, 18 february to 3 april 2015). *Biogeosciences* 14 (13), 3207–3220. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-14-3207-2017>.
- Moutin, T., Raimbault, P., 2002. Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern mediterranean sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *J. Mar. Syst.* 33, 273–288. [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00062-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00062-3).
- Munkes, B., Löptien, U., Dietze, H., 2021. Cyanobacteria blooms in the baltic sea: a review of models and facts. *Biogeosciences* 18 (7), 2347–2378. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-18-2347-2021>.
- Peperzak, L., Zetsche, E.-M., Gollasch, S., Artigas, L.F., Bonato, S., Créach, V., Vré, P.d., Dubelaar, G.B., Henneghien, J., Hess-Erga, O.-K., et al., 2018. Comparing flow cytometry and microscopy in the quantification of vital aquatic organisms in ballast water. *J. Mar. Eng. Technol.* <http://dx.doi.org/10.1080/20464177.2018.1525806>.
- Poggiale, J.-C., Baklouti, M., Queguiner, B., Kooijman, S., 2010. How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton–zooplankton interactions. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365 (1557), 3495–3507. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0165>.
- Poggiale, J.-C., Eynaud, Y., Baklouti, M., 2013. Impact of periodic nutrient input rate on trophic chain properties. *Ecol. Complex.* 14, 56–63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.01.005>.
- Polovina, J.J., Howell, E.A., Abecassis, M., 2008. Ocean's least productive waters are expanding. *Geophys. Res. Lett.* 35 (3), <http://dx.doi.org/10.1029/2007GL031745>.
- Prowe, A.F., Pahlow, M., Dutkiewicz, S., Follows, M., Oschlies, A., 2012. Top-down control of marine phytoplankton diversity in a global ecosystem model. *Prog. Oceanogr.* 101 (1), 1–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.016>.
- Pulido-Villena, E., Desboeufs, K., Djaoudi, K., Van Wambeke, F., Barrillon, S., Doglioli, A., Petrenko, A., Taillandier, V., Fu, F., Gaillard, T., et al., 2021. Phosphorus cycling in the upper waters of the mediterranean sea (PEACETIME cruise): relative contribution of external and internal sources. *Biogeosciences* 18 (21), 5871–5889. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-18-5871-2021>.
- Raick, C., Soetaert, K., Grégoire, M., 2006. Model complexity and performance: how far can we simplify? *Prog. Oceanogr.* 70 (1), 27–57. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.001>.
- Rivière, P., Pondaven, P., 2006. Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region. *J. Mar. Syst.* 60 (3–4), 345–364.
- Sailley, S.F., Vogt, M., Doney, S.C., Aita, M.N., Bopp, L., Buitenhuis, E.T., Hashioka, T., Lima, I., Le Quérec, C., Yamanaka, Y., 2013. Comparing food web structures and dynamics across a suite of global marine ecosystem models. *Ecol. Model.* 261, 43–57. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.006>.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M.G., Montesor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., Zingone, A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7 (5), 1543–1586. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>.
- Taylor, A.G., Goericke, R., Landry, M.R., Selph, K.E., Wick, D.A., Roadman, M.J., 2012. Sharp gradients in phytoplankton community structure across a frontal zone in the California current ecosystem. *J. Plankton Res.* 34 (9), 778–789. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbs036>.
- Thingstad, T., 2005. Simulating the response to phosphate additions in the oligotrophic eastern mediterranean using an idealized four-member microbial food web model. *Deep Sea Res. II* 52 (22–23), 3074–3089. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.08.016>.
- Thingstad, T.F., Rassoulzadegan, F., 1999. Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 44 (1–3), 271–286. [http://dx.doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00029-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00029-4).
- Timmermans, K., Van der Wagt, B., Veldhuis, M., Maatman, A., De Baar, H., 2005. Physiological responses of three species of marine pico-phytoplankton to ammonium, phosphate, iron and light limitation. *J. Sea Res.* 53 (1–2), 109–120. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2004.05.003>.
- Tzortzis, R., Doglioli, A.M., Barrillon, S., Petrenko, A.A., d'Ovidio, F., Izard, L., Thyssen, M., Pascual, A., Barceló-Llull, B., Cyr, F., et al., 2021. Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 18 (24), 6455–6477. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021>.
- Tzortzis, R., Doglioli, A.M., Barrillon, S., Petrenko, A.A., Izard, L., Zhao, Y., d'Ovidio, F., Dumas, F., Gregori, G., 2023. The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 20 (16), 3491–3508. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-20-3491-2023>.
- Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., 2014. Modelling spatial and temporal patterns in size-structured marine plankton communities: top-down and bottom-up controls. *J. Plankton Res.* 36 (1), 31–47. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-020-04768-9>.
- Yamamoto, T., Hatta, G., 2004. Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity. *Ecol. Model.* 171 (3), 247–270. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.011>.
- Yoder, J.A., Ackleson, S.G., Barber, R.T., Flament, P., Balch, W.M., 1994. A line in the sea. *Nature* 371 (6499), 689–692.
- Yoder, J.A., McClain, C.R., Blanton, J.O., Oeymay, L.-Y., 1987. Spatial scales in CZCS-chlorophyll imagery of the southeastern US continental shelf 1. *Lao* 32 (4), 929–941. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1987.32.4.0929>.
- Zheng, Y., Gong, X., Gao, H., 2022. Selective grazing of zooplankton on phytoplankton defines rapid algal succession and blooms in oceans. *Ecol. Model.* 468, 109947. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.109947>.

**C. A statistical approach to unveil
phytoplankton adaptation to ocean
fronts**



A statistical approach to unveil phytoplankton adaptation to ocean fronts

Théo Garcia¹, Laurina Oms², Xavier Milhaud¹, Andrea M. Doglioli², Monique Messié³,
Pierre Vandekerkhove⁴, Claire Lacour⁴, Gérald Grégori², and Denys Pommeret¹

¹Aix Marseille Univ., CNRS, I2M, Marseille, France

²Université Aix Marseille, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, Marseille, France

³Monterey Bay Aquarium Research Institute, Moss Landing, CA, USA

⁴Université Gustave Eiffel, LAMA (UMR 8050), 77420 Champs-sur-Marne, France

Correspondence: Théo Garcia (theo.garcia@univ-amu.fr)

Received: 24 July 2025 – Revised: 12 November 2025 – Accepted: 12 January 2026 – Published: 30 January 2026

Abstract. Fine-scale oceanic fronts are ubiquitous and ephemeral physical features that separate contrasting water masses, creating significant heterogeneity in the physical seascape and plankton distributions. Because phytoplankton community composition (PCC) is a key driver of marine ecosystem functioning, understanding the extent to which fine-scale fronts influence PCC is a critical challenge. However, studying PCC across and within fronts is particularly difficult due to data scarcity and high biophysical variability. We developed a tailored statistical model to characterize PCC within an oceanic front we studied in the Mediterranean Sea. We modeled the frontal community as a finite mixture model with three components: two communities of adjacent water masses and a potential front-adapted community. Each component was further considered as a discrete mixture of an unknown number of multivariate Gaussian sub-components. First, we used an Expectation–Maximization algorithm to estimate the Gaussian parameters and determine the optimal number of sub-components based on in situ datasets of the PCC within a frontal zone and its adjacent water masses. Second, a hierarchical Bayesian approach was applied to estimate the weight of all components within the frontal dataset. Our analysis suggests that within the front a new community component, distinct from those in adjacent water masses, accounts for 70 % of the frontal community, indicating that a specific phytoplankton community can emerge in fine-scale oceanic fronts. Despite the limited number of frontal observations, our Bayesian modelling approach provides statistical evidence of the front’s influence on phytoplankton community composition, effectively overcoming data scarcity and high variability.

1 Introduction

The oceanic seascape resembles a dynamic mosaic of contrasting water bodies, separated by boundaries known as fronts (Acha et al., 2015). Fine-scale fronts (1–100 km, day–weeks) arise from the interaction of water masses with distinct origins and characteristics (such as temperature and salinity) and are ubiquitous in the ocean (McWilliams, 2021). These fronts influence the environment from the surface to deeper ocean layers, impacting biogeochemical processes by modulating material transport; both by acting as horizontal barriers and by generating vertical fluxes (Mahadevan and Archer, 2000). In particular, upward currents can transport

nutrients from deeper layers, supporting enhanced biodiversity and biomass (Lévy et al., 2015; Clayton et al., 2017).

Among the biological communities affected by fine-scale frontal dynamics, phytoplankton are especially affected due to their limited motility. Phytoplankton communities (i.e. specific assemblages of taxa) form the base of the trophic chain, produce oxygen by photosynthesis and play a key role in the biogeochemical cycling of carbon, nitrogen, and phosphorus, thereby regulating marine ecosystem functioning and contributing to global climate processes (Litchman et al., 2010; Eggers et al., 2014). Significant heterogeneity in phytoplankton communities is observed throughout the ocean,

and key questions remain regarding the factors that shape their composition and the underlying drivers of their remarkable diversity (Sournia et al., 1991; Bianchi and Morri, 2000; Coll et al., 2010). One plausible hypothesis is that fronts delineate distinct habitats, thereby maintaining diversity by structuring species distributions and interactions. Given their potential impact on biological processes across the trophic chain, fine-scale fronts are a critical area of study. Moreover, fine-scale effects on biogeochemical cycles in the context of global warming are of great concern (Yang et al., 2023; Lévy et al., 2024).

The study of frontal phytoplankton communities needs dedicated cruises (Lévy et al., 2024) with high-frequency sampling to have enough data to perform robust statistical analysis. A few in situ studies suggested that fronts are either i) areas where environmental conditions allow the development of an inherent phytoplankton community (Taylor et al., 2012; Mangolte et al., 2023; Clifton Gray et al., 2024), or ii) simple boundaries between two contrasting water masses and their associated phytoplankton communities (Clayton et al., 2014; Mousing et al., 2016; Marrec et al., 2018; Tzortzis et al., 2021). However, these suggestions are hindered by significant challenges of obtaining in situ measurements within fine-scale fronts as they are small, short-lived, and difficult to track, leading to a lack of observations (Lévy et al., 2012). In addition, phytoplankton organisms respond rapidly to their environment (Collins et al., 2014), with large variations in abundance and biomass, which in turn result in highly variable datasets (i.e. non-Gaussian, skewed or multimodal distributions).

Consequently, a first key step lies in applying statistical analyses to scarce variable observations. When priors (i.e. assumed distribution before incorporating any data or observations) are properly defined, Bayesian statistics are known for their ability to capture signals even with scarce and highly variable data, providing reliable statistical inference even with small sample sizes (McNeish, 2016). A second key step in studying the phytoplankton community composition (hereafter “PCC”) in different areas, such as fronts and their adjacent water masses, is to manage the complexity of multidimensional datasets characterized here by different phytoplankton types. Gaussian mixture modelling (hereafter “GMM”) is used to model multiple signals that are assumed to follow normal distributions (McLachlan and Peel, 2000). By modelling multiple Gaussian components, GMM can model complex (i.e., non-Gaussian) distributions (Birgé, 1983). Originally introduced by Pearson (1894) to model heterogeneous biological data, GMM has since been widely applied in oceanography, for example to analyse krill cohort dynamics (Shaw et al., 2021) and phytoplankton classification (Hyrkas et al., 2016). Phytoplankton communities consist of different groups (e.g., cyanobacteria, picophytoplankton constituted by cells between 0.2 and 2–3 μm in size, nanophytoplankton constituted by cells between 2–3 and 20 μm in size, etc.). Applying GMM to a multivariate dataset would

help quantify the ecological signals of different phytoplankton communities (i.e., bloom of a specific group, a response to a nutrient pulse), especially when dealing with complex, overlapping distribution of groups. This is useful when the assumptions of traditional statistical tests are not met in the case of a mixture (e.g. normality and homoscedasticity).

Our study focuses on the Mediterranean Sea due to its combination of moderately energetic physical processes and oligotrophic conditions, which resemble those in the global ocean (Bethoux et al., 1999). We build on the previous study by Tzortzis et al. (2021) conducted south of Balearic islands where a front separating Atlantic waters recently entering the Mediterranean from saltier surface waters of the western Mediterranean was observed. That study demonstrated that this front plays a significant role in the structuring of PCC by segregating different classes of phytoplankton sizes between the two adjacent water masses, resulting in two distinct communities. However, a potential front-adapted phytoplankton community could not be identified due to in situ sampling limitations leading to a small number of observations in the front.

In this article we developed a statistical approach combining GMM and Bayesian methods that allowed us to estimate the presence of communities using the phytoplankton biomass data within the well-defined physical frontal region previously studied by Tzortzis et al. (2021). This provides a novel methodological framework for investigating the complex interactions between fine-scale physical and biological seascapes, while accounting for the challenges of obtaining data at such scales. We ask the following questions: *What is the structure of the community that might be formed at the front? Is there a frontal community as a mixture, where the expected community results from the combination of the adjacent water communities, or is there another community resulting from the intrinsic frontal characteristics?* Answering these questions would provide valuable insights into the role of fine-scale oceanic fronts in the distribution of marine biodiversity. This is particularly important in frontal areas where observations are rare.

This article is structured as follows: In Sect. 2, we describe the data, followed by the modelling approach in Sect. 3. In Sect. 4, we present the results, which are discussed in Sect. 5. Finally, we conclude the study in Sect. 6.

2 Study area and data collection

2.1 Cruise strategy and hydrology

During the PROTEVSMED-SWOT campaign (May 2018, south of the Balearic Islands, Dumas, 2018), we implemented a sampling strategy to cross a frontal zone separating two distinct water masses several times, with a North-South, “hippodrome” shaped route (hereinafter NS-Hippodrome, Fig. 1) (Tzortzis et al., 2021). High-resolution physical and biological surface measurements were collected using a CTD

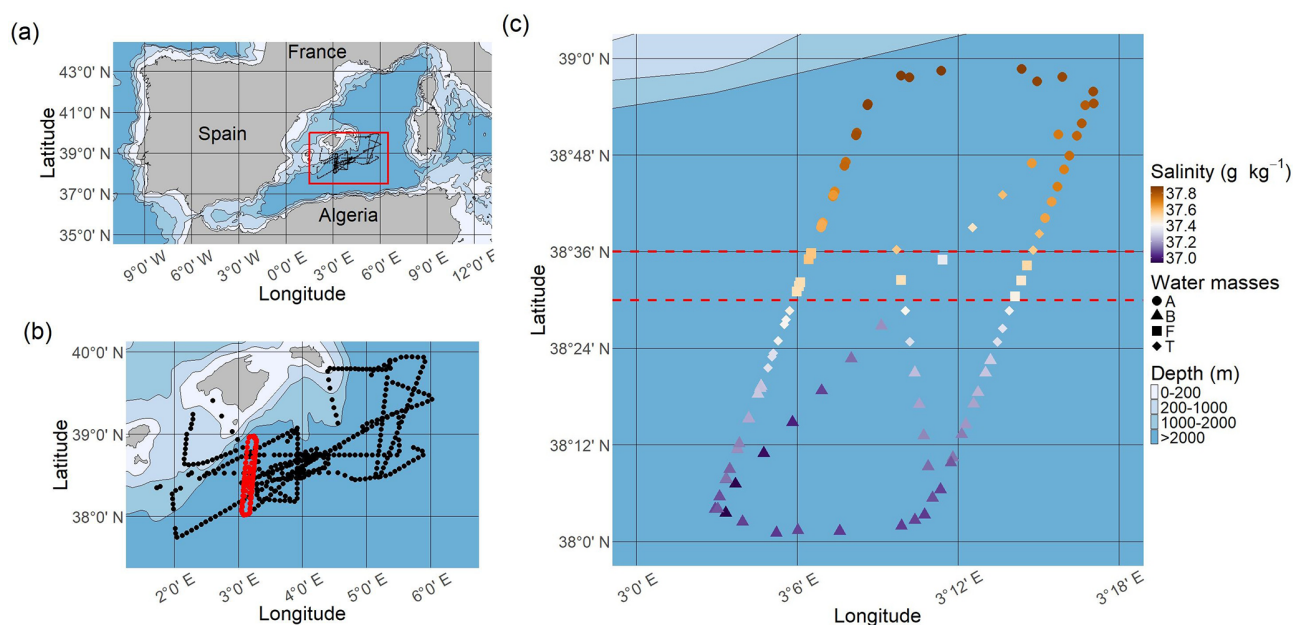


Figure 1. Study area and sampling strategy. **(a)** Map of the north-western Mediterranean Sea; the red rectangle corresponds to the PROTEVSMED-SWOT study area. **(b)** Map of the sampling area; the black dots correspond to cytometric samples collected throughout the entire cruise (*outside dataset*) and the red dots to samples from the NS-Hippodrome. **(c)** Absolute salinity distribution (g kg^{-1}) along the NS-Hippodrome. The shape of the dots depends on the water masses they belong to. The dashed red lines correspond to the latitudinal limits of the front. Note that to highlight the sampling points, no geographic projection is used in this panel. Maps were produced using Natural Earth open access data.

sensor mounted on a towed vehicle, a thermosalinograph (TSG) and an automated flow cytometer installed on the surface water intake of the TSG circuit. By employing an adaptive Lagrangian sampling strategy, we tracked physical and biological structures in both space and time, identifying a fine-scale frontal zone separating the two water masses *A* and *B*, each characterized by contrasting abundances of nine phytoplankton groups defined by flow cytometry (Tzortzis et al., 2021). To capture the phytoplankton diel cycle, both water masses were continuously sampled along the NS-Hippodrome from 11 to 13 May, 2018. This approach allowed us to capture the diel cycle in both *A* and *B* similarly, reducing biases from cell size and division. As a result, any differences in cell abundance between the *A* and *B* water masses are not related to diel cycle variations, making the observations independent and identically distributed (hereafter i.i.d.).

Based on extensive analysis of temperature and salinity in the water column and across the zone, Tzortzis et al. (2021) characterized the frontal area around 38.32°N . They stated that surface salinity was a good marker for the water masses in the visited area (Fig. 1c). The salinity gradient during the cruise (see Fig. A1) indicates that water mass *A* is characterized by a salinity $\geq 37.6 \text{ g kg}^{-1}$, and water mass *B* by a salinity $\leq 37.3 \text{ g kg}^{-1}$. The front *F* lies between these two isohalines. The frontal zone definition also followed a geographic criteria, $38.36^\circ\text{N} \geq \text{Latitude} \geq 38.30^\circ\text{N}$, cor-

responding to the measurement locations (Tzortzis et al., 2021). To focus on the frontal zone, measurement points that lay within the salinity range of the front but outside of its geographical boundaries were considered as part of a transitional zone (*T*) and were not used for the data analysis. In total, 30 samples were collected in *A*, 44 in *B*, 11 in *F* and 17 in *T*.

2.2 Flow cytometry

Automated flow cytometry enables high-frequency seawater sampling and analysis to identify phytoplankton groups based on their optical scattering and fluorescence properties (Dubelaar et al., 1989; Thyssen et al., 2009, 2015). The Cytosense flow cytometer (Cytobuoy b.v., Netherlands) uses a sheath fluid of $0.1 \mu\text{m}$ filtered seawater to align and guide individual particles (cells) through a 488 nm laser beam. As cells interact with the laser beam, multiple optical signals are simultaneously recorded for each particle (cell).

First, forward scatter (*FWS*) and sideward scatter (*SWS*) are measured, providing insights into particle size, shape, and granularity. Second, fluorescence signals from photosynthetic pigments are also detected using photomultiplier tubes: red fluorescence (*FLR*) from chlorophyll and orange (*FLO*) fluorescence from phycoerythrin. Sequential protocols are run sequentially every 30 min, to analyse samples by phytoplankton size class. The first protocol (*FLR6*) had a *FLR*

trigger threshold fixed at 6 mV and could analyze a volume of 1.5 cm³. It was dedicated to the analysis of the picophytoplankton (< 2 μm). The second protocol (FLR25) targeted nanophytoplankton and microphytoplankton (> 2 μm) with a FLR trigger level set at 25 mV and an analysed volume of 4 cm³.

Data acquisition was performed using CytoUSB software (Cytobuoy) and analyzed with CytoClus (Cytobuoy). The cytometer produces 2D cytograms, graphical representations that plot individual particles according to their optical signals, highlighting distinct populations based on scattering and fluorescence properties. Within these dot clouds, we manually identified clusters that serve as proxies for functional phytoplankton group (Peeters et al., 1989; Thyssen et al., 2008). CytoClus provides cell abundances (cells cm⁻³) and mean optical signal intensities for each phytoplankton group.

Nine phytoplankton groups were identified (Tzortzis et al., 2021): one cyanobacterial group, *Synechococcus* (Syne, 1 μm); four picoeukaryote groups (Pico1, Pico2, Pico3, PicoHFLR, 0.2–2 μm); two nanoplankton groups (SNano, RNano, 2–20 μm), cryptophytes (Crypto, 10–50 μm); and one microphytoplankton group (Micro, 20–200 μm). Abundances (number of cells) are converted into carbon biomass (mmolC m⁻³) using allometric relationships described in Tzortzis et al. (2023) and Oms et al. (2024). Importantly, there are huge size, biomass and abundance contrasts between the nine phytoplankton groups (Figs. A2 and A3).

3 Methods

3.1 Model formulation

We denote by Com the random vector characterizing a community. It is composed of the biomass of the 9 phytoplankton groups described previously. We assume that the biomass distribution of the community in the front, denoted by Com^F, is mathematically described as a finite discrete mixture of three random components corresponding, respectively, to the communities of water masses *A* (Com^A) and *B* (Com^B) and an unknown community (Com^C), as follows:

$$\text{Com}^F = \mathbb{I}_{U=A} \text{Com}^A + \mathbb{I}_{U=B} \text{Com}^B + \mathbb{I}_{U=C} \text{Com}^C, \quad (1)$$

where, for any generic condition \mathcal{T} , the indicator function is defined as:

$$\mathbb{I}_{\mathcal{T}} = \begin{cases} 1 & \text{if condition } \mathcal{T} \text{ is satisfied,} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (2)$$

Here, U is an unobserved categorical random variable taking values in the set $\{A, B, C\}$, with the following probabilities:

$$P(U = A) = \lambda_A, P(U = B) = \lambda_B, P(U = C) = \lambda_C, \\ \text{with } \lambda_A + \lambda_B + \lambda_C = 1. \quad (3)$$

Each observation is thus assumed to originate from one of the three communities *A*, *B*, or *C*, with respective weights λ_A , λ_B , and λ_C . The case where λ_C is significantly different from 0 indicates the presence of the new community *C*, while $\lambda_C \rightarrow 0$ corresponds to a mixture involving only communities *A* and *B*.

The collected observations (i.i.d., cf. Sect. 2.1) of Com^F is a table of dimension $n \times m$, where $n = 11$ biomass measurements and $m = 9$ phytoplankton groups.

Multivariate normal distribution of *A*, *B*, *F* and *T* were assessed with the Henze–Zirkler’s test (Korkmaz et al., 2014). Except for *A*, the empirical biomass distribution in *B*, *F* and *T* revealed non-Gaussian shapes associated with high variability for each phytoplankton group (see Fig. A2), suggesting underlying mixture structures of Gaussian distributions. Given this, we proposed that Com^A, Com^B and Com^C, are themselves issued from a mixture of, respectively, j , k and l multivariate Gaussian components, which model potential sub-communities within *A*, *B* and *C* as follows:

$$\text{Com}^A \sim \sum_{r=1}^j \alpha_{Ar} \cdot \mathcal{N}(\boldsymbol{\mu}_{Ar}, \boldsymbol{\Sigma}_{Ar}), \quad (4)$$

$$\text{Com}^B \sim \sum_{s=1}^k \alpha_{Bs} \cdot \mathcal{N}(\boldsymbol{\mu}_{Bs}, \boldsymbol{\Sigma}_{Bs}), \quad (5)$$

$$\text{Com}^C \sim \sum_{t=1}^l \alpha_{Ct} \cdot \mathcal{N}(\boldsymbol{\mu}_{Ct}, \boldsymbol{\Sigma}_{Ct}), \quad (6)$$

where α denote the mixture weights (summing to 1 in each case), and $\boldsymbol{\mu} \in \mathbb{R}^m$, $\boldsymbol{\Sigma} \in \mathbb{R}^{m \times m}$ are the mean vectors and covariance matrices of the respective multivariate Gaussian components.

To estimate parameters $\boldsymbol{\mu}$, $\boldsymbol{\Sigma}$, α and λ , and the number of components j , k and l in Com^A, Com^B and Com^C, respectively, we combined two estimation strategies: (i) an Expectation–Maximization (EM) algorithm; and (ii) a two step Bayesian approach.

3.2 Estimation of Gaussian parameters using the Expectation–Maximization algorithm

Communities *A* and *B* were, respectively estimated using in situ samples using large dataset from water mass *A* and water mass *B* (step 1 in Table 1). We considered varying numbers of components $j, k \in \{1, \dots, 10\}$.

The potential community *C* cannot be directly observed in the front (due to the limited number of observations). Thus, we estimated the Gaussian parameters of likely communities to be in *C* from the larger dataset of the rest of the cruise, hereafter the *outside dataset*, which consists of 461 observations (black dots on Fig. 1b). The limitations of this approach are discussed in more detail in the Discussion section. We assumed that the community in the *outside dataset* denoted by Com^{C'} is a mixture of sub-communities, large enough to

Table 1. Summary of data analysis workflow. Note that $\text{Com}^{C'}$ refers to the community inferred from the *outside dataset*, while Com^C denotes the latent community in the frontal zone. By construction, $\text{Com}^C \subset \text{Com}^{C'}$.

Step	Purpose	Data	Parameters estimated	Method
1	Define communities <i>A</i> and <i>B</i> from water mass observations	Water mass <i>A</i> ($n = 30$) Water mass <i>B</i> ($n = 44$)	$\mu_{A1,\dots,Aj}; \Sigma_{A1,\dots,Aj};$ $\alpha_{A1,\dots,Aj}; \mu_{B1,\dots,Bk};$ $\Sigma_{B1,\dots,Bk}; \alpha_{B1,\dots,Bk}$	EM
2	Find l' candidate communities from the <i>outside dataset</i>	<i>Outside dataset</i> ($n = 461$)	$\mu_{C'1,\dots,C'l'}; \Sigma_{C'1,\dots,C'l'}$	EM
3	<i>Exploratory model:</i> Select the l communities that characterize community <i>C</i>	Front data ($n = 11$)	$\lambda_A; \lambda_B; \lambda_C; \alpha_{C1,\dots,C'l'}$	Bayesian
4	<i>Final model:</i> Estimate the weight of communities <i>A</i> , <i>B</i> , and <i>C</i> , with only the most important l components in <i>C</i>	Front data ($n = 11$)	$\lambda_A; \lambda_B; \lambda_C; \alpha_{C1,\dots,C'l}$	Bayesian

represent the latent community Com^C . In other terms, we considered Com^C to be a subset of $\text{Com}^{C'}$. Here, we considered varying numbers of components $l' \in \{1, \dots, 20\}$ to be able to propose several candidates for *C* (step 2 in Table 1).

For all combinations $j, k \in \{1, \dots, 10\}$ and $l' \in \{1, \dots, 20\}$, the EM algorithm explored 14 models, each corresponding to a different structure of the covariance matrix Σ , ranging from diagonal to fully parameterized. Diagonal matrices imply no interaction between phytoplankton groups, while off-diagonal terms capture inter-group correlations.

Model selection was guided by the Integrated Completed Likelihood (ICL) criterion (McLachlan and Rathnayake, 2014), which penalizes model complexity and cluster overlap. First, optimal values of j, k and l' were chosen by averaging ICL values across covariance structures. Then, the best covariance model was selected for parameter estimation. In addition to μ and Σ values, the EM algorithm estimated the α weights for Com^A and Com^B . Note that for $\text{Com}^{C'}$, only the $\mu_{C'}$ and $\Sigma_{C'}$ values were used. The weights of the candidates for Com^C , α_C , will be further estimated by the Bayesian model (see step 3 and 4 in Table 1). The R package `mclust` (Scrucca et al., 2023) was used to estimate the Gaussian parameters.

3.3 Estimation of components weights with Hierarchical Bayesian sampling based on scarce frontal dataset

Since very few observations were collected in the frontal region ($n = 11$), a Bayesian approach was used to estimate the weights of components $\lambda_A, \lambda_B, \lambda_C$, see Eq. (3), and the sub-components weights $\alpha_{C1}, \dots, \alpha_{Cl}$, see Eq. (6). Dirichlet distributions, which represent a distribution over probability distributions often used to model multivariate proportions, were used here to represent the component weights. These distributions were parameterized by a vector of positive real num-

bers and we proposed a non-informative *prior*, as follow:

$$\lambda_A, \lambda_B, \lambda_C \sim \text{Dirichlet}(1, 1, 1) \tag{7}$$

$$\alpha_{C1}, \dots, \alpha_{Cl} \sim \text{Dirichlet}(1, \dots, 1), \tag{8}$$

assigning the same weight to all coefficients. The Hierarchical Bayesian Model is decomposed in two steps. In the *exploratory model* (Step 3, Table 1), the l' candidate components identified in $\text{Com}^{C'}$ via EM were used to estimate their associated weights $\alpha_{C1}, \dots, \alpha_{C'l'}$ in Eq. (6). This step allowed to select only the most significant components among them, i.e. the l components with the highest posterior α_C values, to define Com^C . In the *final model* (Step 4, Table 1), we estimated the weights of the components $\lambda_A, \lambda_B, \lambda_C$, see Eq. (3), and the sub-components weights $\alpha_{C1}, \dots, \alpha_{Cl}$, see Eq. (6), with the selected l components in *C*.

A sensitivity analysis was performed to test the robustness of the Bayesian inference. In particular, the sensitivity analysis aimed at assessing the robustness of the model according to the number of observations in the front, and the robustness of the model to false positive detection (i.e. detecting a new community when no communities are present in the data). For this, numerical sampling of “known” frontal community were done in two cases. First, we considered the case where front observations are only a mixture of Com^A and Com^B (i.e. simulations do not include the component Com^C , $\lambda_C = 0$). Five scenarios were assessed : (1) $\lambda_A = \lambda_B = 0.5$; (2) $\lambda_A = 0.4$ and $\lambda_B = 0.6$; (3) $\lambda_A = 0.6$ and $\lambda_B = 0.4$; (4) $\lambda_A = 0.7$ and $\lambda_B = 0.3$; (5) $\lambda_A = 0.3$ and $\lambda_B = 0.7$. Second, we considered the case where a new community exists, i.e. simulations include the component Com^C , $\lambda_C \neq 0$. Here the λ values used are the same as observed in the in situ dataset (see the results Sect. 4.2), and with proportion $\lambda_A = 0.45$, $\lambda_B = 0.2$ and $\lambda_C = 0.35$. In all cases, 5, 10, 20, 30 and 50 frontal observations were simulated 10 times. Then the Bayesian model was computed to estimate the λ values of

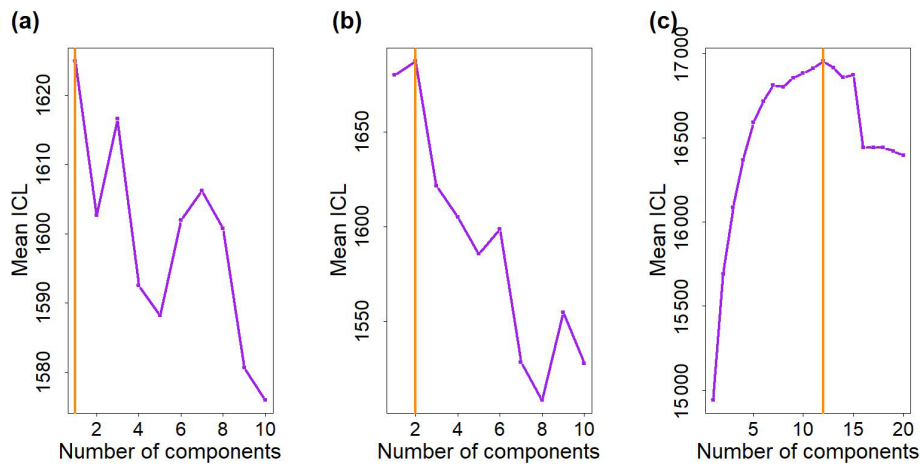


Figure 2. Values of the mean Integrated Complete-data Likelihood (ICL) in function of the number of multivariate Gaussian components. (a) Water mass A (to model Com^A). (b) Water mass B (to model Com^B). (c) *Outside dataset* (to propose likely parameters to model Com^C). The vertical orange lines correspond to the number of multivariate Gaussian components that reach the highest ICL values.

the known communities from the simulated datasets. In addition a comparison test for equal distribution between transitional waters T and front F was performed (Székely and Rizzo, 2004).

The posterior probability distribution sampling was computed with STAN's (Carpenter et al., 2017) Hamiltonian Monte Carlo (HMC) algorithm. For all the models (i.e. *exploratory* and *final* models and sensitivity analysis) we performed four chains of 11 000 iterations to study the convergence. The first 10 000 draws of each chain were discarded (i.e. burn-in) to avoid initial sample bias. Thus, the last 1000 iterations of the four chains were used for analysis of the posterior probability distribution. Convergence was assessed with \hat{R} statistic and effective sample size. The models were computed in R (R Core Team, 2021) by means of the rstan package as interface with STAN (Stan Development Team, 2020).

4 Results

4.1 Selection of the number of components to describe phytoplankton communities

According to the mean ICL criterion, one component, $A1$, is enough to model Com^A (Fig. 2a), while two components (hereafter $B1$ and $B2$) are necessary to model Com^B (Fig. 2b). The weights of $B1$ and $B2$ are, respectively $\alpha_{B1} = 0.47$ and $\alpha_{B2} = 0.53$. In the *outside dataset*, 12 candidates components were selected (Fig. 2c).

Figure 3 shows that the estimated parameters of the multivariate Gaussian fitted well to the observed phytoplankton biomass in water mass A (Fig. 3a) and water mass B (Fig. 3b). The mixture of two components in Com^B allows to model complex biomass distributions, for e.g. skewed dis-

tribution for Crypto, Pico1, Pico3, SNano, RNano or Pico-HFLR, compared with Com^A .

4.2 Modelling of the frontal phytoplankton community

The *exploratory model* was performed with 12 candidates components, denoted C' as they were estimated from the *outside dataset* community, to describe Com^C (see step 2 in Table 1). Using the proposed candidates, the *exploratory model* (whose trajectories and values of \hat{R} and effective sample size are consistent with those of a converged chain, see Fig. A4 and Table A1) was used to estimate the weights α_C and λ_A, λ_B and λ_C in the mixture (Fig. 4a and b). Among the three communities, Com^C has a higher weight (λ) in the mixture (0.787, quantile 2.5 % = 0.123, quantile 97.5 % = 0.902), followed by Com^A (0.203, quantile 2.5 % = 0.051, quantile 97.5 % = 0.459) and Com^B (0.065, quantile 2.5 % = 0.002, quantile 97.5 % = 0.127) (Fig. 4a and Table A1). Among the 12 candidates components in Com^C (Fig. 4b), components $C'8$ and $C'10$ present the highest weight, α , approx. 0.2, and to a lesser extent $C'5$ and $C'6$ with weights reaching 0.1. The weights of the other 8 components are below 0.05 (see Table A1 for quantiles values of the posterior distribution for each components). For the *final model*, performed with the most significant components, only $C'8$ and $C'10$ were used in Com^C as they display the highest weight. We considered $C'8$ and $C'10$, the most significant components in the *exploratory model*, as the two components of the community C , Com^C , which we call hereafter $C1$ and $C2$, respectively. The number of components in Com^C was chosen to be the most parsimonious possible. For the sake of simplicity, the components $C'5$ and $C'6$ were not used in the *final model* as they did not show strong differences relative to using only $C'8$ and $C'10$ in Com^C .

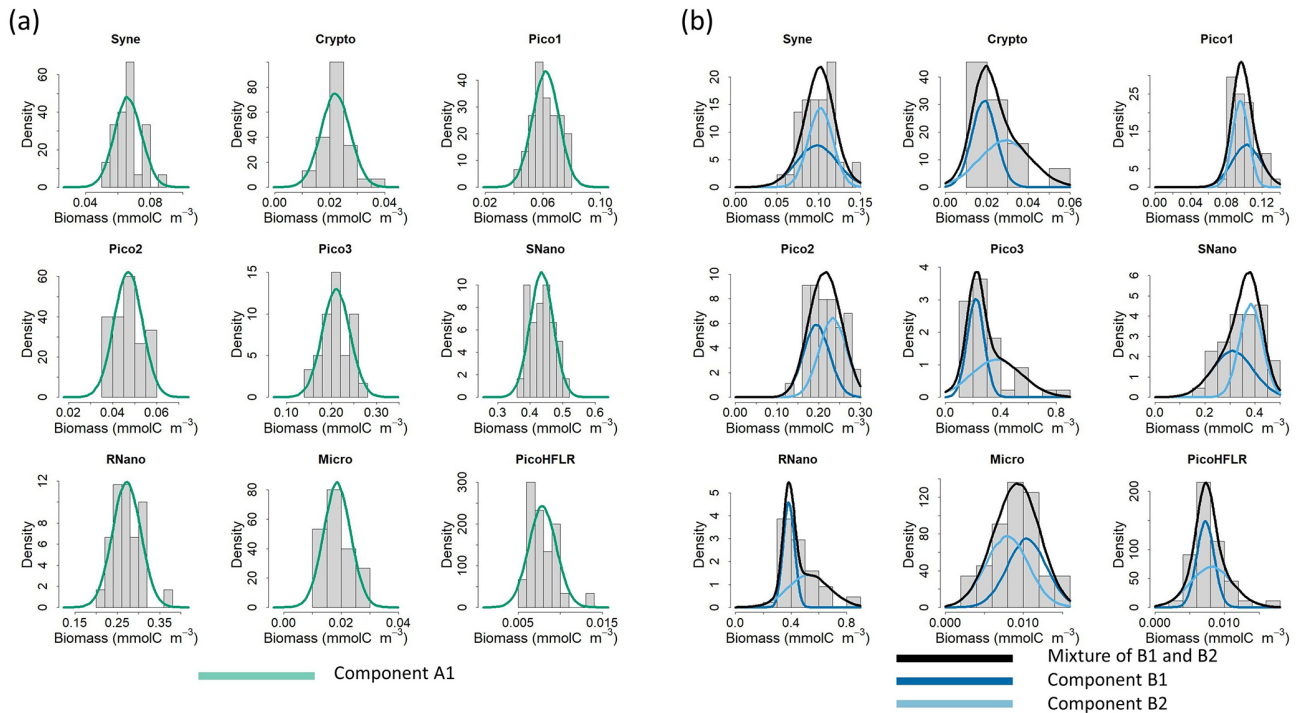


Figure 3. Fit of the multivariate Gaussian component with the observed biomass for each phytoplankton group in (a) water mass A and (b) water mass B. Histograms show the observed phytoplankton biomass distributions, and lines correspond to the density curves of the multivariate Gaussian components estimated by EM. Note that in (b) two components are necessary to model Com^B; the components B1 and B2 are weighted by their α values and the black line corresponds to the finite mixture (i.e. here the sum) of these two components.

In the *final model* (that converged, see Fig. A5 for the trajectories, and Table A2 for convergence metrics), the estimations of λ_A , λ_B and λ_C did not vary drastically – 0.203 (quantile 2.5 % = 0.057, quantile 97.5 % = 0.467) for Com^A, 0.06 (quantile 2.5 % = 0.003, quantile 97.5 % = 0.281) for Com^B and 0.714 (quantile 2.5 % = 0.439, quantile 97.5 % = 0.901) for Com^C, Fig. 4c – relative to those observed before in the model with 12 components. In this second model, the weights of C1 ($\alpha_{C1} = 0.55$, quantile 2.5 % = 0.258, quantile 97.5 % = 0.823) and C2 ($\alpha_{C2} = 0.45$, quantile 2.5 % = 0.177, quantile 97.5 % = 0.742) were almost equivalent in the mixture (Fig. 4d and Table A2).

Figure 5 shows how the *final model* fits the observed data in the front. As expected when looking at the weight λ_B (0.06, see in Fig. 4c), components B1 (dark blue curve) and B2 (light blue curve) contribute little to the global mixture (black lines), which is mostly driven by components A1 (light green curve), C1 (dark orange curve), and C2 (orange curve). Overall, the mixture of these five components captures the phytoplankton groups biomass distribution well. In some cases, the biomass distribution is bimodal (for Syne, Pico2, RNano) or skewed (for Pico1, Micro). For Pico3 and RNano a difference remained between the estimated density and the observed biomass in the front (Fig. 5). For Pico3, the μ values for C1 and C2 are the lowest (see Table 2). How-

Table 2. Rounded μ (mmolC m⁻³) values estimated by Expectation–Maximization algorithm for the components in Com^A (A1), Com^B (B1 and B2) and Com^C (C1 and C2). The rows in bold correspond to the three phytoplankton groups presenting the highest μ values (i.e. biomass) within a component. For a better comparison between components for the same phytoplankton groups see Fig. 6.

	μ_{A1}	μ_{B1}	μ_{B2}	μ_{C1}	μ_{C2}
Syne	0.07	0.1	0.1	0.06	0.12
Crypto	0.02	0.02	0.03	0.03	0.02
Pico1	0.06	0.1	0.1	0.07	0.1
Pico2	0.05	0.19	0.23	0.08	0.13
Pico3	0.21	0.22	0.37	0.2	0.13
SNano	0.44	0.31	0.38	0.46	0.32
RNano	0.27	0.38	0.53	0.5	0.51
Micro	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01
PicoHFLR	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01

ever due to high variance in Σ matrices the mode around 0.14–0.16 is not captured by the model.

4.3 Characteristics of the phytoplankton communities

The parameters of the multivariate Gaussian estimated by the EM algorithm are referenced in Table 2 for μ parameters and

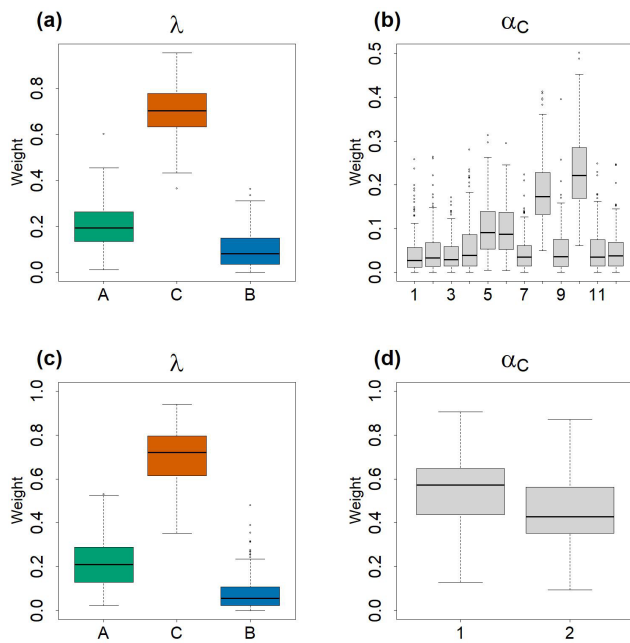


Figure 4. Boxplots of the estimated values of α_C and λ values by the Bayesian models. In total 100 values were used to construct the boxplots. Each 40 values among the 4000 iterations of the posterior distributions, generated by the HMC chains, were taken in order to avoid autocorrelation within the chains. (a) and (b) represent, respectively λ_A, λ_B and λ_C and $\alpha_{C1, \dots, C12}$ of *exploratory model*. (c) and (d) represent, respectively λ_A, λ_B and λ_C and $\alpha_{C1, C2}$ of the *final model*.

in Tables A3–A7 for Σ covariance matrices. The μ values and the variances in the diagonal of the Σ matrices of SNano, RNano and Pico3 are the highest. These results highlight the dominance and a large variability in biomass of these phytoplankton groups during the cruise.

In Com^B , the covariance matrices Σ_{B1} and Σ_{B2} are diagonal. This suggests that the addition of interactions between phytoplankton groups would not have improved the modeling of Com^B . By contrast, for Com^A and Com^C , the covariance matrices is not diagonal which allow to model positive or negative interactions between each phytoplankton group. The covariances matrices Σ_{C1} and Σ_{C2} present similar patterns and highlight mostly the positive interactions of SNano and RNano with most of the phytoplankton groups, except for Pico3. In these two communities Pico3 and Pico2 have a negative interaction. Σ_{A1} presents similar pattern than in Σ_{C1} and Σ_{C2} , but the main differences are negative interactions of Syne and Crypto with SNano, RNano, Micro and PicoHFLR, and strong interactions between Pico3 and Crypto (positive) and PicoHFLR (negative).

Overall, the relative biomass (i.e. calculated from μ and α values) of the phytoplankton groups of Com^C is intermediate between Com^A and Com^B . However, RNano and Pico3 in Com^C show a relative biomass that is higher and lower, re-

spectively than in Com^A and Com^B (Fig. 6a). This pattern is clearly observed when looking at the relative biomass at the sub-component scale (Fig. 6b). Where the relative biomass in C1 and C2 for RNano and Pico3 are, respectively higher and lower than in the other three components. Nevertheless, Fig. 6b, shows that two sub-components of the same community show different patterns for the same phytoplankton group. This is the case of C1 and C2 for Syne, which reach their lowest and highest relative biomass, respectively for these components.

4.4 Sensitivity analysis of the Bayesian inference

Figure 7 shows the results of the sensitivity analysis performed on simulated data. The posterior distribution obtained from the Bayesian inference showed satisfactory mean estimation of the unknown parameters, leading to close estimates compared to the true values independently of the number of simulated observations. Note that while the average values of the posterior distributions of estimated parameters are reliable even for the lowest number of observations, increasing the number of simulated data lead to a decrease in the standard deviation of the posterior distribution (see in Fig. A6). In the case that the simulated data is only coming from a mixture of components Com^A and Com^B ($\lambda_C = 0$), the sensitivity test shows that the estimated values of λ_C are very close to 0, meaning that this component is not important in the mixture (comparing to the cases where $\lambda \neq 0$) (Fig. 7). In addition, the model can detect slight changes in the proportions of components even in the case that the simulated data is coming from a mixture of the three components Com^A , Com^B and Com^C . Overall, the sensitivity analysis highlighted the robustness of the approach, even with fewer observations than the actual number of observations in the in situ data. Finally, the comparison test for equal distribution (Székely and Rizzo, 2004) between transitional waters and front rejected the H_0 hypothesis ($H_0: T \stackrel{d}{=} F$, p value < 0.05), which suggests that frontal and transitional water communities are different.

5 Discussion

5.1 A new approach to identify the frontal community

We developed a statistical approach to address key challenges in detecting and confirming fine-scale frontal-adapted phytoplankton communities, despite the limited and highly variable data from an oceanographic campaign. We represented the phytoplankton biomass distribution across and within a frontal region – reflecting the phytoplankton community composition – using a multivariate Gaussian mixture of distinct sub-communities. The critical objective was to determine which community and sub-community has the highest weight within the front. Here, we combined two approaches, Expectation–Maximization (EM) algorithm and

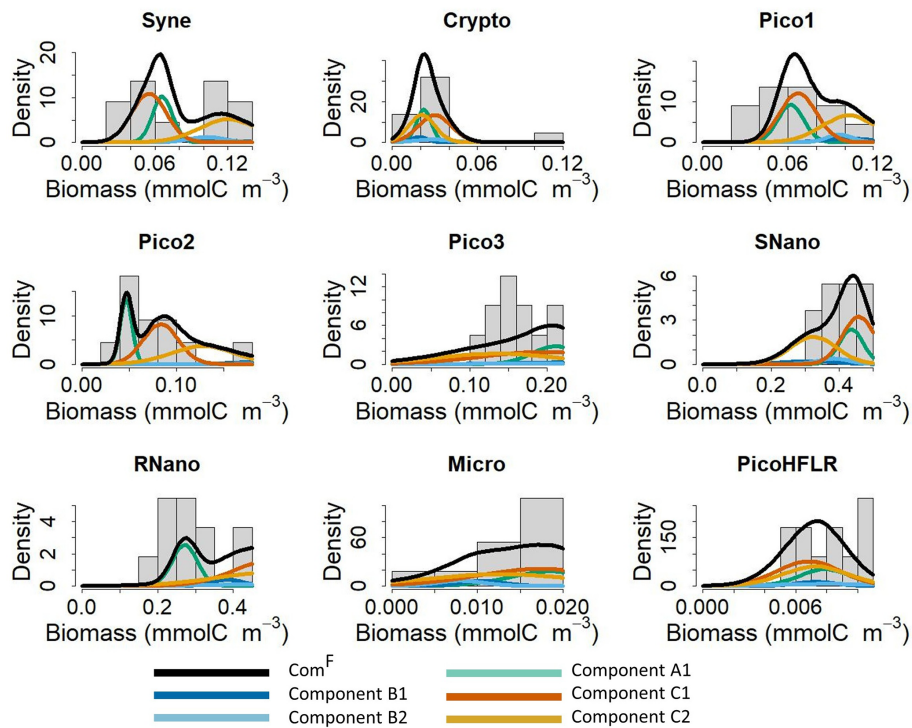


Figure 5. Fit of the multivariate Gaussian component with the observed biomass for each phytoplankton group in the front F . The histograms show the observed phytoplankton biomass distributions in the front, and the lines correspond to the density curves of the multivariate Gaussian components estimated by EM and by the Bayesian model. Note that five components are necessary to model community Com^F ; all components are weighted by their λ and α values. The black line correspond to the estimated Com^F from the finite mixture (i.e. here the sum) of these five components.

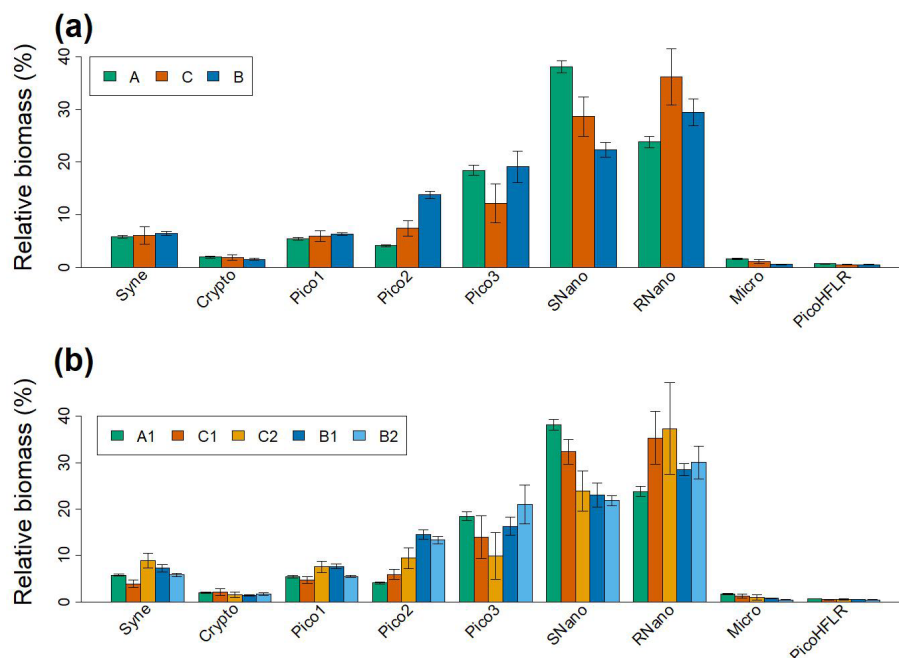


Figure 6. (a) Relative biomass (%) of the nine phytoplankton groups for the modeled communities Com^A , Com^B and Com^C . Biomass was calculated from μ values and weighted by α values of sub-components (for Com^B and Com^C). (b) Relative biomass (%) of the nine phytoplankton groups for the five sub-components. In (a) and (b) errors bars correspond to the 95 % confidence interval of the μ values.

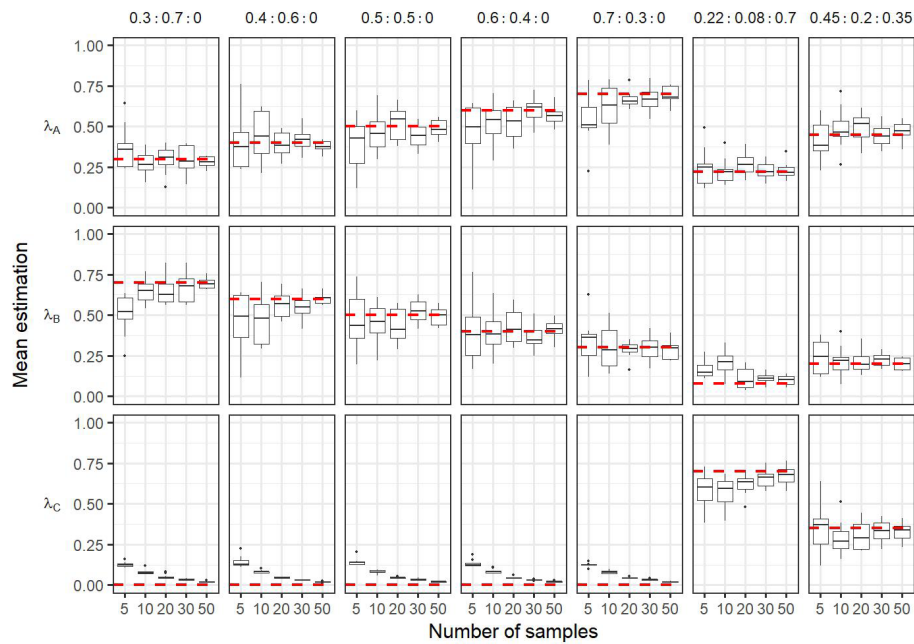


Figure 7. Boxplots of the mean of the posterior distributions during the sensitivity analysis. Each column correspond to the $\lambda_A : \lambda_B : \lambda_C$ estimation of a same condition: In the case frontal community is composed only by a mixture of adjacent water masses (i.e. $\lambda_C = 0$) with varying proportion of simulated $\lambda_A : \lambda_B : \lambda_C$ (i.e. 0.3 : 0.7 : 0; 0.4 : 0.6 : 0; 0.5 : 0.5 : 0; 0.6 : 0.4 : 0; 0.7 : 0.3 : 0). The two last columns correspond to simulations where frontal community includes a new community Com^C ($\lambda_C \neq 0$), here the proportion used for simulations are the same as observed in the *in situ* dataset (i.e. $\lambda_A = 0.22$, $\lambda_B = 0.08$, $\lambda_C = 0.7$) and 0.45 : 0.2 : 0.35. The dashed red horizontal lines correspond to the true λ values used to simulate the data in the mixtures. In each conditions the number of observations in the simulated data in the front varies from 5 to 50. Each boxplot is based on the 10 values of the mean calculated on the 10 simulated datasets for a same hypothesis and a same number of observations.

Bayesian modelling, to characterize the nature of frontal phytoplankton communities from sparse *in situ* data. The EM algorithm allowed us to estimate parameters (μ and Σ) of Gaussian distributions and identify the number of communities and sub-communities (from relatively large datasets), while the Bayesian approach, known to be robust even with few observations, enabled us to determine their relative weights (λ and α) within the frontal community. Sensitivity analysis (Fig. 7) confirmed that the Bayesian inference was robust even for fewer observation (here down to 5) than the actual *in situ* frontal dataset (i.e. 11 observations).

The parameters μ (average biomass) and Σ (variance and covariance) provided a realistic overview of the phytoplankton community composition (PCC), highlighting the global dominance of two nanophytoplankton groups (SNano, RNano) and the largest picoeukaryote (Pico3), as well as the interactions between these groups that shape specific PCC (Tables 2, A3, A6, and A7). In the Mediterranean Sea, *Synechococcus* species (Syne) are the most dominant group of phytoplankton in abundance (Moutin et al., 2002). However, certain physical forcings, such as frontal structuring, may alter their presence by locally modifying environmental conditions (e.g., nutrient inputs), which can favor larger cells (Siokou-Frangou et al., 2010). In frontal zones, different

types of interactions between plankton organisms, such as shading or shared predation, can lead to distinct community structures (Mangolte et al., 2022). Notably, the differences observed between the covariance matrices (i.e. Σ_{A1} , Σ_{C1} , and Σ_{C2}) suggest that interactions between phytoplankton are different within distinct communities (Tables A3, A6, and A7). Estimated values of parameters λ corresponding to the weight of communities within the front and its adjacent water masses provided information to answer our questions: “What is the structure of the community that might be formed at the front? Is the frontal community a mixture, where the expected community results from the combination of the adjacent water communities, or is there another community resulting from intrinsic frontal characteristics?”. In particular, λ_C (0.714 in the *final model*, Fig. 4c) represents the proportion of the frontal community attributed to Com^C . Since $\lambda_C > 0$, our results suggest that the phytoplankton frontal community is not a mixture of adjacent communities, but instead is a specific frontal-adapted community. More precisely, λ_C indicates that Com^C represents more than 70 % of the frontal community Com^F (Fig. 4c).

Figure 8 shows the spatial projection of each sample point, with shapes and colors representing their community and sub-community classification, identified as the domi-

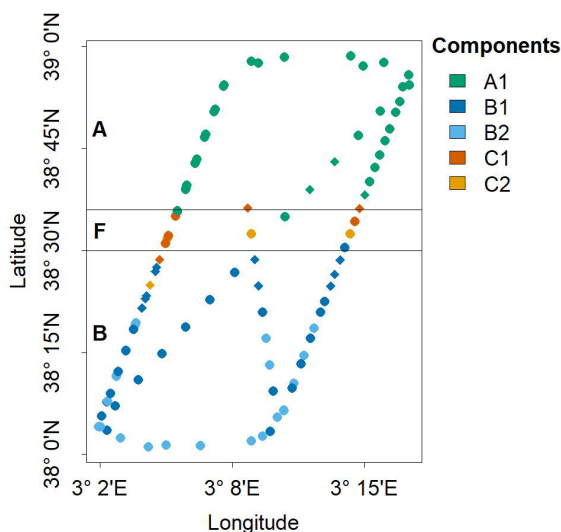


Figure 8. Spatial distribution of dominant components within the NS-Hippodrome. Dots are colored according to the multivariate Gaussian component, i.e. sub-communities (A1, B1, B2, C1 and C2) that reach the highest density (in nine dimension) for the sample phytoplankton groups observed biomass. The horizontal black lines correspond to the frontal area (latitude between 38.5 and 38.6°N, as in Fig. 1c, Component A1 (A community) was mostly dominant in the North of the Hippodrome. Components B1 and B2 (B sub-communities) were mostly dominant in the south of the Hippodrome. Components C1 and C2 (unknown C sub-communities) are mostly dominant in the front. Note that diamond shaped points correspond to samples transitional waters, *T*, that were not taken into account during the characterisation of the phytoplankton nine communities.

nant component and sub-component of the Gaussian mixtures (highest λ and α). We reach two key conclusions. First, our approach successfully reconstructed the initial pattern observed by Tzortzis et al. (2021), characterized by a distribution of two communities on either side of the frontal region (here identified as Com^A and Com^B). A notable refinement was the identification of two sub-communities within Com^B (B1 and B2), which could be attributed to significant fine-scale meandering activity in the southern part of the front (i.e., within the Algerian Basin) (Millot, 1999). We hypothesize that such dynamics could lead to a closer cohabitation of different sub-communities. Second, our approach appeared to successfully detect the presence of the unknown Com^C located within the frontal community (Com^F).

5.2 Phytoplankton communities across frontal areas

Our findings suggest that the frontal region acted as a selective environment, structuring phytoplankton communities by promoting certain phytoplankton groups while disadvantaging others (Fig. 6). According to our results, the frontal zone during PROTEVSMED-SWOT represented a narrow habitat for communities C1 and C2.

Mangolte et al. (2022) described the impact of frontal responses of plankton groups using the terms “winners” and “losers”. In the Californian Current Ecosystem, larger phytoplankton (e.g., microphytoplankton, diatoms) were classified as “winners” (increased abundance within fronts) and smaller picophytoplankton as “losers” (decreased abundance within fronts). Taking into account the whole Com^C, our result showed that RNano was clearly a “winner” and Pico3 was a “loser” within the front (Fig. 6). However, at a smaller scale, we showed that even within a same community, phytoplankton assemblage were different. For example, this was the case of *Synechococcus* (Syne) that, respectively showed the lowest and highest μ values with C1 and C2 (Fig. 6b). This suggests that Syne can simultaneously be both “winner” and “loser”, depending on local conditions. This pattern may result from differences in the origins of C1 and C2 communities, driven by advection or stirring of distinct water masses, or from biological interactions that either favored or hindered Syne (Lévy et al., 2018; Hernández-Hernández et al., 2020, 2021). Mangolte et al. (2023) highlighted that different plankton communities can be observed at a smaller scale (1–5 km) than the width of the front scale (10–30 km).

5.3 Limitations

The strong assumption that the potential front-adapted community existed within the *outside dataset* implies two limitations. On the one hand, the *outside dataset* is not an exhaustive dataset of the region. Actually, phytoplankton communities of the southern water masses may not be efficiently represented in the *outside dataset*, since the water masses off the Algerian coast (south of the sampling area) were not sampled. In addition, the inclusion of the stations close to the Balearic coasts might have led to an over-representation of coastal phytoplankton communities (different than the one observed in the open sea). But excluding coastal stations and selecting only data near the NS-Hippodrome transect (e.g., between 38–39° N and 3–5° E) did not drastically affect our results. On the other hand, frontal conditions could be unique in both space and time and might have not been sampled elsewhere than in the NS-Hippodrome transect. Actually, the communities identified in Com^C, C1 and C2, were mostly observed in stations in the same range of temperature and salinity that were close to the studied front, to the east, and were sampled a few days before the NS-Hippodrome transect sampling (Fig. A7). Hydrodynamic circulation across the frontal area was eastward (Tzortzis et al., 2021). This suggests that the communities observed at these sites in the *outside dataset* may have been advected from the front.

As Fig. 5 shows, our approach may not precisely capture the biomass distribution of certain phytoplankton groups (e.g. Pico3 and RNano). This is certainly because no biomass distributions that better fit the frontal data were observed in the “outside” dataset for these two groups. A more flexible option would be to estimate all parameters using a full

Bayesian approach (i.e. the number of Gaussian components, μ , α , Σ and λ). However, as the number of parameters to be estimated far exceeded the actual number of observations at the front (number of observations = 11; number of parameters = 458), we opted to “fix” certain parameters (i.e. μ and Σ) using existing data (adjacent water masses and outside dataset). Nevertheless, the sensitivity analysis demonstrated the robustness of our approach, showing that the new components $C1$ and $C2$ in Com^C helped to model the community in the front more accurately, revealing the existence of a new frontal community.

6 Conclusions and perspectives

The re-analysis of the phytoplankton dataset from PROTEVSMED-SWOT using a novel statistical methodology allowed us to reveal a biological signal that remained undetected with classical statistical approaches due to the critical lack of data. This method effectively addresses one of the main challenges in in situ biological oceanography: the difficulty of collecting comprehensive datasets that integrate biological, physical, and biogeochemical measurements while maintaining high temporal and spatial resolution. Notably, without incorporating explicit spatial information or environmental variables into our analysis, our approach successfully captured the structuring effect of the front and detected the presence of a frontal-adapted phytoplankton community.

Importantly, our method reshaped our understanding of this moderately energetic front, previously considered merely a hydrodynamic barrier between two communities (Tzortzis et al., 2021). Instead, our results suggest that this front acted as a unique ecological environment where a distinct community seemed to have emerged. This study can be seen as a first attempt to assess this hypothesis, but due to the dataset scarcity, our results need further application on other in situ datasets to be generalizable. Thus, given the broad applicability of our methodology to plankton datasets, we plan to use it to further investigate whether fronts generally function as simple boundaries or as areas fostering the development of frontal-adapted communities. In addition, recent work has shown that frontal conditions appear to favor the presence of non-dominant phytoplankton groups relative to dominant ones (Oms et al., submitted). Such a “refuge effect” will be evaluated in further research that will analyse satellite-based data sets (e.g., ocean color and altimetry) to provide a global perspective on phytoplankton distribution in frontal regions. Additionally, the future research will include analyses of other in situ larger plankton datasets, such as those from BioSWOT-Med (Doglioli et al., 2024), which provide a more comprehensive environmental context. Including the complete dataset from BioSWOT-Med, integrating nutrient concentrations and fluxes, as well as zooplankton concentrations and grazing rates, will help disentangle

the key processes driving the observed phytoplankton community composition.

Appendix A

Table A1. Summary of the statistics (mean, standard deviations, quantiles 2.5, 25, 50, 75 and 97.5 % of the posterior distributions) and convergence metrics (effective sample size ESS, and \hat{R}) of the estimated parameters of the explanatory model.

	mean	sd	2.5 %	25 %	50 %	75 %	97.5 %	ESS	\hat{R}
α_{C1}	0.048	0.045	0.001	0.015	0.035	0.067	0.167	5513.46	1
α_{C2}	0.048	0.046	0.001	0.015	0.035	0.067	0.172	5391.567	1
α_{C3}	0.049	0.047	0.001	0.014	0.034	0.069	0.177	6298.038	1
α_{C4}	0.048	0.046	0.002	0.014	0.034	0.069	0.171	5107.524	0.999
α_{C5}	0.097	0.063	0.013	0.049	0.085	0.131	0.255	4676.972	1
α_{C6}	0.099	0.062	0.014	0.052	0.086	0.133	0.256	5474.442	1
α_{C7}	0.048	0.046	0.001	0.014	0.035	0.069	0.167	5548.687	1
α_{C8}	0.192	0.085	0.055	0.13	0.183	0.244	0.385	5195.142	0.999
α_{C9}	0.047	0.045	0.001	0.014	0.034	0.065	0.167	4808.668	0.999
α_{C10}	0.226	0.09	0.075	0.159	0.218	0.288	0.419	5193.024	1
α_{C11}	0.048	0.046	0.001	0.014	0.034	0.069	0.17	4375.181	1
α_{C12}	0.049	0.047	0.001	0.015	0.035	0.069	0.176	4054.995	1.001
λ_A	0.216	0.107	0.051	0.136	0.203	0.28	0.459	6066.953	0.999
λ_B	0.088	0.077	0.002	0.029	0.065	0.127	0.28	4854.213	0.999
λ_C	0.697	0.123	0.428	0.614	0.709	0.787	0.902	5406.117	0.999

Table A2. Summary of the statistics (mean, standard deviations, quantiles 2.5, 25, 50, 75 and 97.5 % of the posterior distributions) and convergence metrics (effective sample size ESS, and \hat{R}) of the estimated parameters of the final model.

	mean	sd	2.5 %	25 %	50 %	75 %	97.5 %	ESS	\hat{R}
α_{C1}	0.55	0.149	0.258	0.443	0.554	0.659	0.823	3200.431	1
α_{C2}	0.45	0.149	0.177	0.341	0.446	0.557	0.742	3200.431	1
λ_A	0.217	0.106	0.057	0.138	0.203	0.28	0.467	3620.614	1
λ_B	0.083	0.075	0.003	0.025	0.06	0.119	0.281	3660.203	1.001
λ_C	0.701	0.121	0.439	0.622	0.714	0.791	0.901	3630.034	1.001

Table A3. Σ covariance matrix estimated by Expectation–Maximization algorithm for the component A1 in Com^A.

	Syne	Crypto	Pico1	Pico2	Pico3	SNano	RNano	Micro	PicoHFLR
Syne	6.98e-05	1.69e-05	3.25e-05	1.73e-05	7.51e-05	-1.24e-04	-7.26e-05	-1.45e-05	-5.83e-06
Crypto	1.69e-05	2.84e-05	2.88e-06	7.46e-06	6.88e-05	-3.45e-05	-1.72e-05	-1.14e-05	-1.58e-06
Pico1	3.25e-05	2.88e-06	8.57e-05	2.89e-05	5.71e-05	7.38e-05	9.78e-05	9.50e-06	-4.26e-06
Pico2	1.73e-05	7.46e-06	2.89e-05	4.02e-05	1.32e-05	-1.83e-05	1.27e-05	-3.10e-06	1.43e-06
Pico3	7.51e-05	6.88e-05	5.71e-05	1.32e-05	9.37e-04	1.67e-04	2.66e-04	-1.42e-05	-2.37e-05
SNano	-1.24e-04	-3.45e-05	7.38e-05	-1.83e-05	1.67e-04	1.30e-03	9.54e-04	9.76e-05	-3.88e-06
RNano	-7.26e-05	-1.72e-05	9.78e-05	1.27e-05	2.66e-04	9.54e-04	1.12e-03	8.06e-05	-1.45e-05
Micro	-1.45e-05	-1.14e-05	9.50e-06	-3.10e-06	-1.42e-05	9.76e-05	8.06e-05	2.26e-05	1.06e-06
PicoHFLR	-5.83e-06	-1.58e-06	-4.26e-06	1.43e-06	-2.37e-05	-3.88e-06	-1.45e-05	1.06e-06	2.71e-06

Table A4. Σ covariance matrix estimated by Expectation–Maximization algorithm for the component $B1$ in Com^B .

	Syne	Crypto	Pico1	Pico2	Pico3	SNano	RNano	Micro	PicoHFLR
Syne	5.99e-04	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Crypto	0.00e+00	3.49e-05	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico1	0.00e+00	0.00e+00	2.72e-04	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico2	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	9.98e-04	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico3	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	3.79e-03	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
SNano	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	6.72e-03	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
RNano	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	1.64e-03	0.00e+00	0.00e+00
Micro	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	6.30e-06	0.00e+00
PicoHFLR	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	1.57e-06

Table A5. Σ covariance matrix estimated by Expectation–Maximization algorithm for the component $B2$ in Com^B .

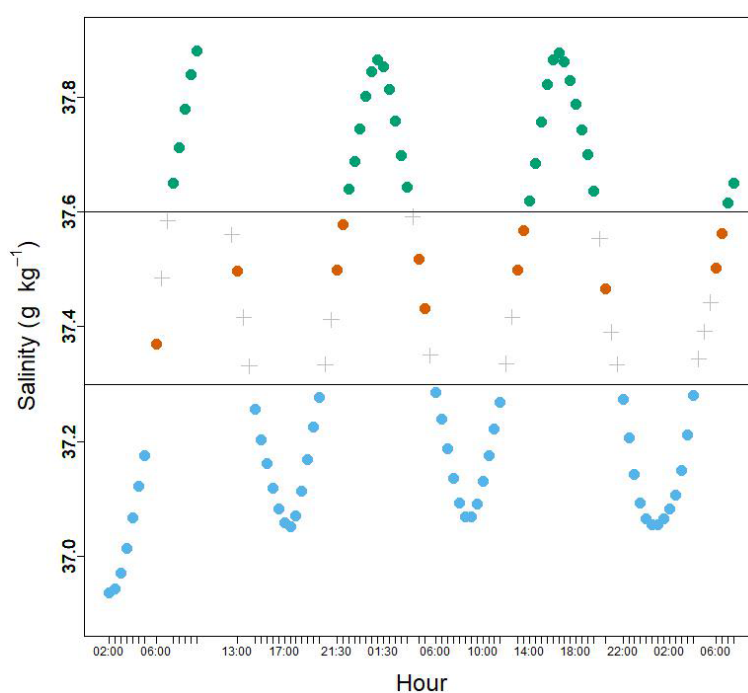
	Syne	Crypto	Pico1	Pico2	Pico3	SNano	RNano	Micro	PicoHFLR
Syne	2.17e-04	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Crypto	0.00e+00	1.57e-04	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico1	0.00e+00	0.00e+00	8.36e-05	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico2	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	1.09e-03	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
Pico3	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	3.31e-02	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
SNano	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	2.14e-03	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00
RNano	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	2.26e-02	0.00e+00	0.00e+00
Micro	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	7.57e-06	0.00e+00
PicoHFLR	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	0.00e+00	9.23e-06

Table A6. Σ covariance matrix estimated by Expectation–Maximization algorithm for the component $C1$ in Com^C .

	Syne	Crypto	Pico1	Pico2	Pico3	SNano	RNano	Micro	PicoHFLR
Syne	2.04e-04	2.29e-05	2.12e-05	-1.30e-05	1.18e-04	1.18e-05	5.82e-04	1.84e-05	1.36e-06
Crypto	2.29e-05	1.37e-04	1.30e-05	-6.25e-06	8.33e-05	1.17e-04	3.35e-04	1.74e-05	4.82e-06
Pico1	2.12e-05	1.30e-05	1.65e-04	7.66e-07	5.03e-05	4.20e-05	3.02e-04	1.46e-05	2.57e-06
Pico2	-1.30e-05	-6.25e-06	7.66e-07	3.53e-04	-6.69e-04	1.61e-04	2.70e-04	-2.38e-05	-7.82e-07
Pico3	1.18e-04	8.33e-05	5.03e-05	-6.69e-04	6.77e-03	-2.26e-04	1.42e-04	5.24e-05	-1.43e-08
SNano	1.18e-05	1.17e-04	4.20e-05	1.61e-04	-2.26e-04	2.31e-03	2.47e-03	1.85e-04	2.02e-05
RNano	5.82e-04	3.35e-04	3.02e-04	2.70e-04	1.42e-04	2.47e-03	1.01e-02	3.72e-04	4.06e-05
Micro	1.84e-05	1.74e-05	1.46e-05	-2.38e-05	5.24e-05	1.85e-04	3.72e-04	5.66e-05	3.64e-06
PicoHFLR	1.36e-06	4.82e-06	2.57e-06	-7.82e-07	-1.43e-08	2.02e-05	4.06e-05	3.64e-06	4.18e-06

Table A7. Σ covariance matrix estimated by Expectation–Maximization algorithm for the component $C2$ in Com^C .

	Syne	Crypto	Pico1	Pico2	Pico3	SNano	RNano	Micro	PicoHFLR
Syne	6.07e-04	1.10e-04	1.26e-04	-3.41e-05	9.93e-05	1.18e-04	1.28e-03	5.43e-05	5.69e-06
Crypto	1.10e-04	8.94e-05	5.94e-05	-3.95e-05	7.81e-05	2.73e-04	7.65e-04	4.42e-05	5.78e-06
Pico1	1.26e-04	5.94e-05	3.65e-04	1.20e-05	4.66e-05	1.24e-04	6.73e-04	3.67e-05	6.57e-06
Pico2	-3.41e-05	-3.95e-05	1.20e-05	1.16e-03	-5.00e-04	2.72e-04	6.15e-04	-1.20e-04	-7.26e-06
Pico3	9.93e-05	7.81e-05	4.66e-05	-5.00e-04	6.05e-03	-5.93e-05	3.37e-04	4.75e-05	5.02e-07
SNano	1.18e-04	2.73e-04	1.24e-04	2.72e-04	-5.93e-05	4.56e-03	5.80e-03	3.96e-04	4.30e-05
RNano	1.28e-03	7.65e-04	6.73e-04	6.15e-04	3.37e-04	5.80e-03	2.29e-02	8.55e-04	9.31e-05
Micro	5.43e-05	4.42e-05	3.67e-05	-1.20e-04	4.75e-05	3.96e-04	8.55e-04	7.71e-05	6.62e-06
PicoHFLR	5.69e-06	5.78e-06	6.57e-06	-7.26e-06	5.02e-07	4.30e-05	9.31e-05	6.62e-06	4.41e-06

**Figure A1.** Variation of the salinity measurements during the cruise between 11 and 13 May. The horizontal lines correspond to the isohalines that were chosen to characterize the frontal area. Green dots correspond to the water mass A , blue dots to the water mass B . Within the frontal area, latitudinal limits were chosen according to Tzortzis et al. (2021). In this zone, orange dots correspond to the front, and grey crosses to the transitional waters, T , that are not taken for the data analyses.

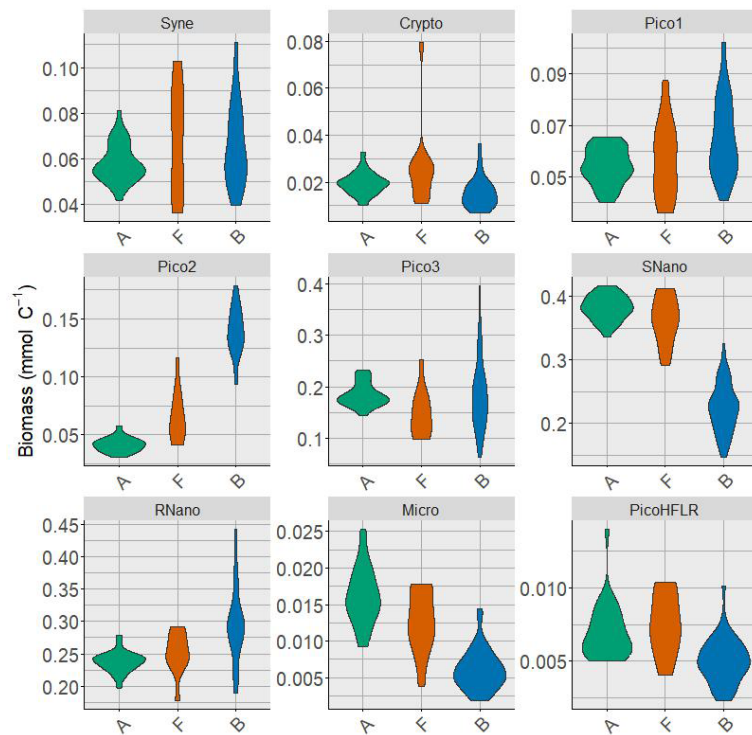


Figure A2. Violin plot of the phytoplankton groups biomass in the three water masses *A*, *F* and *B*. Biomasses are expressed in mmol C m^{-3} .

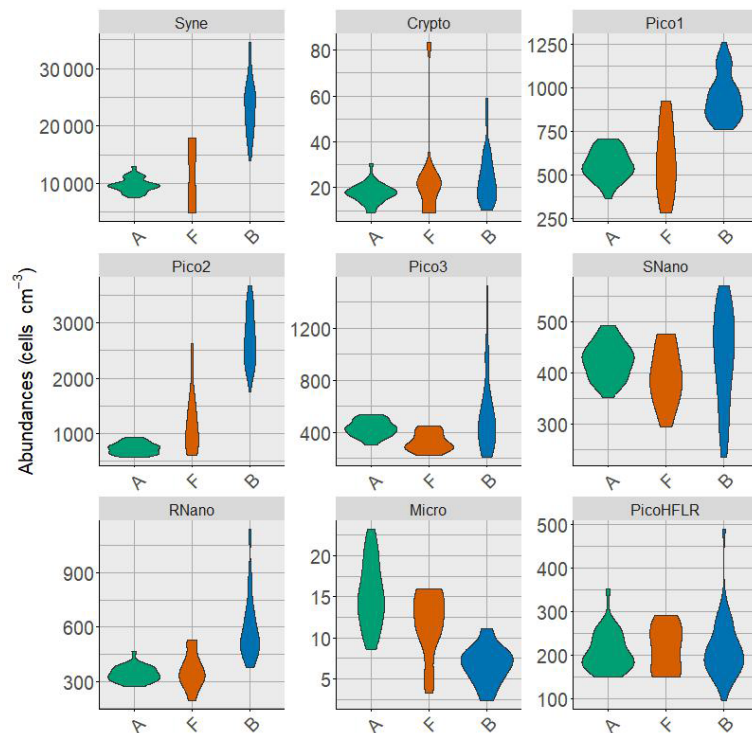


Figure A3. Violin plot of the phytoplankton groups abundances in the three water masses *A*, *F* and *B*. Abundances are expressed in cells cm^{-3} .

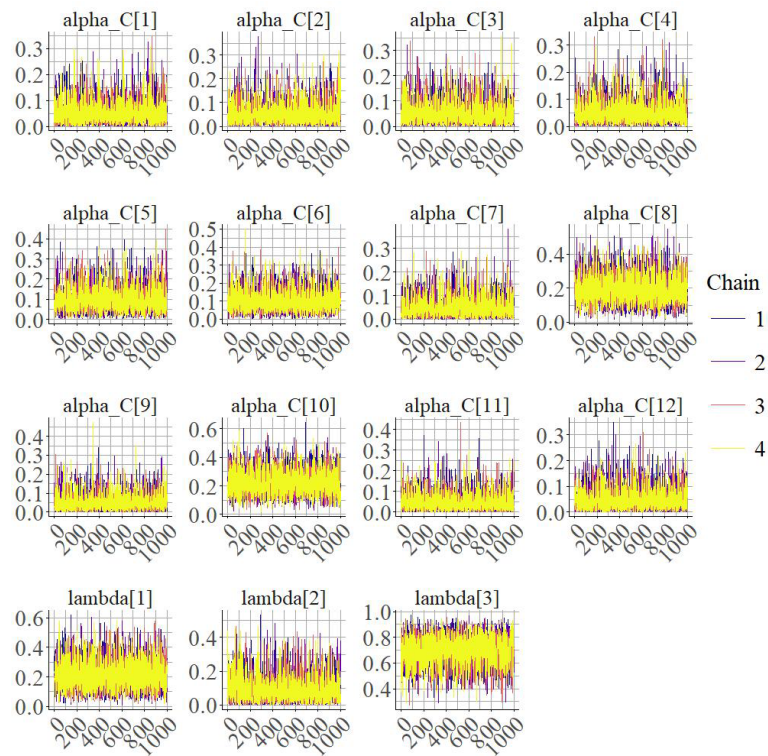


Figure A4. Trace of the posteriors distributions of the parameters estimated by the first Bayesian model, *exploratory model*.

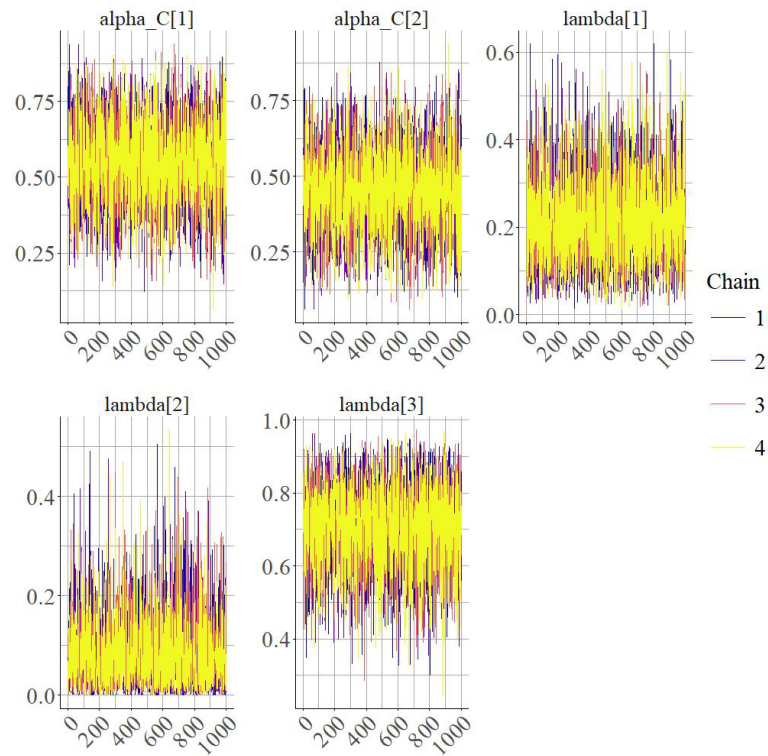


Figure A5. Trace of the posteriors distributions of the parameters estimated by the second Bayesian model, *final model*.

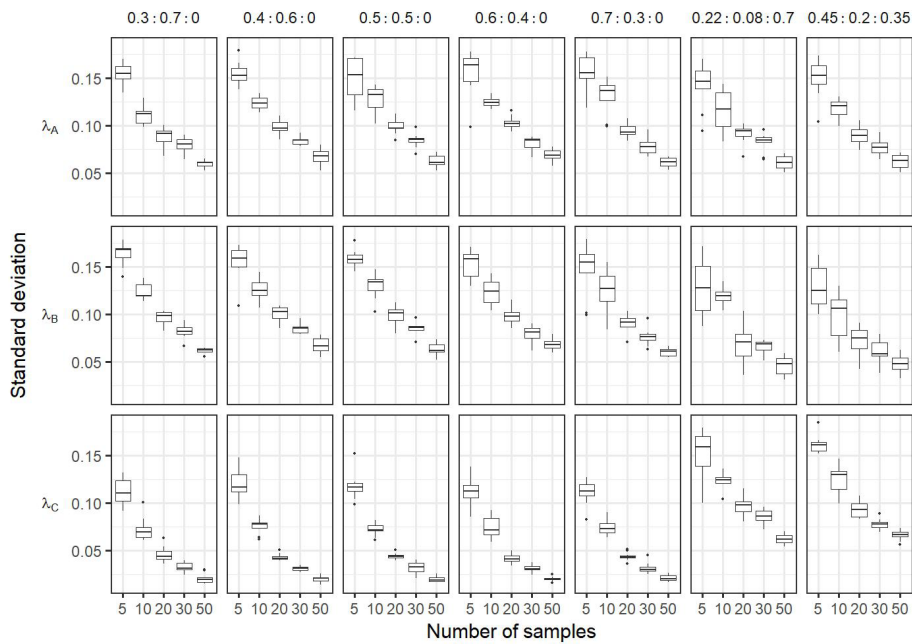


Figure A6. Boxplots of the standard deviation of the posterior distributions of the sensitivity analysis. Each column correspond to the $\lambda_A : \lambda_B : \lambda_C$ estimation of a same condition: In the case frontal community is composed only by a mixture of adjacent water masses (i.e. $\lambda_C = 0$) with varying proportion of simulated $\lambda_A : \lambda_B : \lambda_C$ (i.e. 0.3 : 0.7 : 0; 0.4 : 0.6 : 0; 0.5 : 0.5 : 0; 0.6 : 0.4 : 0; 0.7 : 0.3 : 0). The two last columns correspond to simulations where frontal community includes a new community Com^C ($\lambda_C \neq 0$), here the proportion used for simulations are the same as observed in the *in situ* dataset (i.e. $\lambda_A = 0.22, \lambda_B = 0.08, \lambda_C = 0.7$) and 0.45 : 0.2 : 0.35. The dashed red horizontal lines correspond to the true λ values used to simulate the data in the mixtures. In each conditions the number of observations in the simulated data in the front varies from 5 to 50. Each boxplot is based on the 10 values of the mean calculated on the 10 simulated datasets for a same hypothesis and a same number of observations.

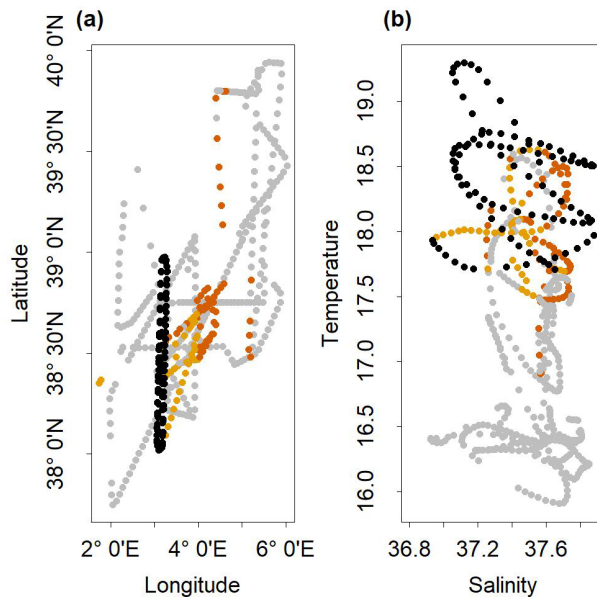


Figure A7. (a) Spatial Distribution of stations belonging to cluster C1 (in dark orange), cluster C2 (in orange) and the NS-Hippodrome transect stations (in black). The grey dots are the others stations of the cruise. (b) Temperature/Salinity diagram of the stations of the cruise. The dots in dark orange correspond to cluster C1, in orange to cluster C2, in black to the NS-Hippodrome transect stations, and in grey are the others stations of the cruise.

Code and data availability. Code and data are available at: https://github.com/theogarcia/Phytoplankton_in_front.git (last access: 27 January 2026).

Author contributions. Conception and design of the study: TG, LO, XM, AD, MM, GG, DP. Formal analysis: TG. Writing – original draft preparation: TG and LO. Writing – review and editing: all authors.

Competing interests. The contact author has declared that none of the authors has any competing interests.

Disclaimer. Publisher's note: Copernicus Publications remains neutral with regard to jurisdictional claims made in the text, published maps, institutional affiliations, or any other geographical representation in this paper. The authors bear the ultimate responsibility for providing appropriate place names. Views expressed in the text are those of the authors and do not necessarily reflect the views of the publisher.

Acknowledgements. Franck Dumas, PI of the cruise, the SHOM and the crew of the RV *Beautemps-Beaupré* are acknowledged for shipboard operations. The authors thank Melilotus Thyssen for providing the CytoBuoy flow cytometer and Roxane Tzortzis and Lloyd Izard for the cytometry data analysis. The authors acknowledge François Ribalet and the two anonymous for their valuable comments.

Financial support. This work was supported by the CNES under the BIOSWOT-AdAC project and the MIO Axes Transverses (AT-COUPPLAGE). This work is part of the rODEo project which is funded by the Institut des Mathématiques pour la Planète Terre which supports collaborations between mathematicians and life and earth scientists.

Review statement. This paper was edited by Chris Forest and reviewed by François Ribalet and two anonymous referees.

References

- Acha, E. M., Piola, A., Iribarne, O., and Mianzan, H.: Ecological processes at marine fronts: oases in the ocean, Springer, <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15479-4>, 2015.
- Bethoux, J. P., Gentili, B., Morin, P., Nicolas, E., Pierre, C., and Ruiz-Pino, D.: The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic, *Progress in Oceanography*, 44, 131–146, 1999.
- Bianchi, C. N. and Morri, C.: Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research, *Marine Pollution Bulletin*, 40, 367–376, 2000.
- Birgé, L.: Approximation et estimation dans les modèles à mélanges, *Annales de l'I. H. P. Probabilités et Statistiques*, 19, 295–320, 1983.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M. A., Guo, J., Li, P., and Riddell, A.: Stan: A probabilistic programming language, *Journal of Statistical Software*, 76, 1–32, 2017.
- Clayton, S., Nagai, T., and Follows, M. J.: Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front, *Journal of Plankton Research*, 36, 1017–1030, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu020>, 2014.
- Clayton, S., Lin, Y.-C., Follows, M. J., and Worden, A. Z.: Co-existence of distinct *Ostreococcus* ecotypes at an oceanic front, *Limnology and Oceanography*, 62, 75–88, <https://doi.org/10.1002/lno.10373>, 2017.
- Clifton Gray, P., Savelyev, I., Cassar, N., Lévy, M., Boss, E., Lehahn, Y., Bourdin, G., Thompson, K. A., Windle, A., Groniger, J., Flöge, S., Hunt, D. E., Silsbe, G., Johnson, Z. I., and Johnston, D. W.: Evidence for kilometer-scale biophysical features at the Gulf Stream front, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 129, e2023JC020526, 2024.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Nike Bianchi, C., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogliani, C., Galil, B. S., Gasol, J. M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C. M., Lotze, H. K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J. I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., and Voultsiadou, E.: The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats, *PLOS one*, 5, e11842, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>, 2010.
- Collins, S., Rost, B., and Rynearson, T. A.: Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification, *Evolutionary Applications*, 7, 140–155, 2014.
- Doglioli, A. M., Gregori, G., d'Ovidio, F., Bosse, A., Pulido, E., Carlotti, F., Lescot, M., Barani, A., Barrillon, S., Berline, L., Berta, M., Bouruet-Aubertot, P., Chirurgeni, L., Comby, C., Cornet, V., Cotté, C., Della Penna, A., Didry, M., Duhamel, S., Fuda, J.-L., Gastauer, S., Guilloux, L., Lefèvre, D., Le Merle, E., Martin, A., Mc Cann, D., Menna, M., Nunige, S., Oms, L., Pacciaroni, M., Petrenko, A., Rolland, R., Rousselet, L., and Waggoner, E. M.: BioSWOT Med. Biological applications of the satellite Surface Water and Ocean Topography in the Mediterranean, Université Aix-Marseille, <https://doi.org/10.13155/100060>, 2024.
- Dubelaar, G. B., Groenewegen, A. C., Stokdijk, W., Van Den Engh, G., and Visser, J. W.: Optical plankton analyser: A flow cytometer for plankton analysis, II: Specifications, *Cytometry: The Journal of the International Society for Analytical Cytology*, 10, 529–539, 1989.
- Dumas, F.: PROTEVSMED_SWOT_2018_LEG1 cruise, RV Beautemps-Beaupré, SHOM, https://doi.org/10.17183/protevsmed_swot_2018_leg1, 2018.
- Eggers, S. L., Lewandowska, A. M., Barcelos e Ramos, J., Blanco-Ameijeiras, S., Gallo, F., and Matthiessen, B.: Community composition has greater impact on the functioning of marine phytoplankton communities than ocean acidification, *Global Change Biology*, 20, 713–723, 2014.

- Hernández-Hernández, N., Arístegui, J., Montero, M. F., Velasco-Senovilla, E., Baltar, F., Marrero-Díaz, Á., Martínez-Marrero, A., and Rodríguez-Santana, Á.: Drivers of plankton distribution across mesoscale eddies at submesoscale range, *Frontiers in Marine Science*, 7, 667, <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00667>, 2020.
- Hernández-Hernández, N., Santana-Falcón, Y., Estrada-Allis, S., and Arístegui, J.: Short-term spatiotemporal variability in picoplankton induced by a submesoscale front south of gran Canaria (Canary Islands), *Frontiers in Marine Science*, 8, 592703, <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.592703>, 2021.
- Hyrkas, J., Clayton, S., Ribalet, F., Halperin, D., Virginia Armbrust, E., and Howe, B.: Scalable clustering algorithms for continuous environmental flow cytometry, *Bioinformatics*, 32, 417–423, 2016.
- Korkmaz, S., Gökşülük, D., and Zararsiz, G.: MVN: An R package for assessing multivariate normality, *R Journal*, 6, <https://doi.org/10.32614/RJ-2014-031>, 2014.
- Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P. J., Martin, A. P., and Rivière, P.: Bringing physics to life at the submesoscale, *Geophysical Research Letters*, 39, <https://doi.org/10.1029/2012gl052756>, 2012.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M. J., and d’Ovidio, F.: The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity, *Journal of The Royal Society Interface*, 12, 20150481, <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0481>, 2015.
- Lévy, M., Franks, P. J., and Smith, K. S.: The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems, *Nature Communications*, 9, 4758, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>, 2018.
- Lévy, M., Couespel, D., Haëck, C., Keerthi, M. G., Mangolte, I., and Prend, C. J.: The impact of fine-scale currents on biogeochemical cycles in a changing ocean, *Annual Review of Marine Science*, 16, 191–215, 2024.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C. A., Thomas, M. K., and Yoshiyama, K.: Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton, in: Fifty years after the “Homage to Santa Rosalia”: Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems, Springer, 15–28, <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0341-5>, 2010.
- Mahadevan, A. and Archer, D.: Modeling the impact of fronts and mesoscale circulation on the nutrient supply and biogeochemistry of the upper ocean, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105, 1209–1225, <https://doi.org/10.1029/1999JC900216>, 2000.
- Mangolte, I., Lévy, M., Dutkiewicz, S., Clayton, S., and Jahn, O.: Plankton community response to fronts: winners and losers, *Journal of Plankton Research*, 44, 241–258, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac010>, 2022.
- Mangolte, I., Lévy, M., Haëck, C., and Ohman, M. D.: Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts, *EGUsphere* [preprint], <https://doi.org/10.5194/egusphere-2023-471>, 2023.
- Marrec, P., Grégori, G., Doglioli, A. M., Dugenne, M., Della Penna, A., Bhairy, N., Cariou, T., Hélias Nunige, S., Lahbib, S., Rougier, G., Wagener, T., and Thyssen, M.: Coupling physics and biogeochemistry thanks to high-resolution observations of the phytoplankton community structure in the northwestern Mediterranean Sea, *Biogeosciences*, 15, 1579–1606, <https://doi.org/10.5194/bg-15-1579-2018>, 2018.
- McLachlan, G. J. and Peel, D.: Finite mixture models, John Wiley & Sons, <https://doi.org/10.1002/0471721182>, 2000.
- McLachlan, G. J. and Rathnayake, S.: On the number of components in a Gaussian mixture model, *Wiley Interdisciplinary Reviews: Data Mining and Knowledge Discovery*, 4, 341–355, 2014.
- McNeish, D.: On using Bayesian methods to address small sample problems, *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, 23, 750–773, 2016.
- McWilliams, J. C.: Oceanic frontogenesis, *Annual Review of Marine Science*, 13, 227–253, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032320-120725>, 2021.
- Millot, C.: Circulation in the western Mediterranean Sea, *Journal of Marine Systems*, 20, 423–442, 1999.
- Mousing, E. A., Richardson, K., Bendtsen, J., Cetinić, I., and Perry, M. J.: Evidence of small-scale spatial structuring of phytoplankton alpha-and beta-diversity in the open ocean, *Journal of Ecology*, 104, 1682–1695, 2016.
- Moutin, T., Thingstad, T. F., Van Wambeke, F., Marie, D., Slawyk, G., Raimbault, P., and Claustre, H.: Does competition for nanomolar phosphate supply explain the predominance of the cyanobacterium *Synechococcus*?, *Limnology and Oceanography*, 47, 1562–1567, 2002.
- Oms, L., Messié, M., Poggiale, J.-C., Grégori, G., and Doglioli, A.: Fine-scale phytoplankton community transitions in the oligotrophic ocean: A Mediterranean Sea case study, *Journal of Marine Systems*, 246, 104021, 2024.
- Oms, L., Doglioli, A., Messié, M., d’Ovidio, F., Rousselet, L., Capet, X., Lévy, M., Berta, M., Petrenko, A., Bellacicco, M., Barillon, S., and Grégori, G.: “Living on the edge” Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities, *Nature Communications*, <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6412120/v1>, submitted.
- Pearson, K.: Contributions to the mathematical theory of evolution, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A*, 185, 71–110, 1894.
- Peeters, J., Dubelaar, G., Ringelberg, J., and Visser, J.: Optical plankton analyser: A flow cytometer for plankton analysis, I: Design considerations, *Cytometry: The Journal of the International Society for Analytical Cytology*, 10, 522–528, 1989.
- R Core Team: R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <https://www.R-project.org/> (last access: 19 January 2026), 2021.
- Scrucca, L., Fraley, C., Murphy, T. B., and Raftery, A. E.: Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation Using *mclust* in R, Chapman and Hall/CRC, <https://doi.org/10.1201/9781003277965>, 2023.
- Shaw, C. T., Bi, H., Feinberg, L. R., and Peterson, W. T.: Cohort analysis of *Euphausia pacifica* from the Northeast Pacific population using a Gaussian mixture model, *Progress in Oceanography*, 191, 102495, 2021.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montesor, M., Ribera d’Alcalá, M., Vaqué, D., and Zingone, A.: Plankton in the open Mediterranean Sea: a review, *Biogeosciences*, 7, 1543–1586, <https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>, 2010.
- Sournia, A., Chrdtinnot-Dinet, M.-J., and Ricard, M.: Marine phytoplankton: how many species in the world ocean?, *Journal of Plankton Research*, 13, 1093–1099, 1991.

- Stan Development Team: RStan: the R interface to Stan, R package version 2.32.7, <https://mc-stan.org/> (last access: 19 January 2026), 2020.
- Székely, G. J. and Rizzo, M. L.: Testing for equal distributions in high dimension, *InterStat*, 5, 1249–1272, 2004.
- Taylor, A. G., Goericke, R., Landry, M. R., Selph, K. E., Wick, D. A., and Roadman, M. J.: Sharp gradients in phytoplankton community structure across a frontal zone in the California Current Ecosystem, *Journal of Plankton Research*, 34, 778–789, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs036>, 2012.
- Thyssen, M., Mathieu, D., Garcia, N., and Denis, M.: Short-term variation of phytoplankton assemblages in Mediterranean coastal waters recorded with an automated submerged flow cytometer, *Journal of Plankton Research*, 30, 1027–1040, 2008.
- Thyssen, M., Garcia, N., and Denis, M.: Sub meso scale phytoplankton distribution in the North East Atlantic surface waters determined with an automated flow cytometer, *Biogeosciences*, 6, 569–583, <https://doi.org/10.5194/bg-6-569-2009>, 2009.
- Thyssen, M., Alvain, S., Lefèvre, A., Dessailly, D., Rijkeboer, M., Guiselin, N., Creach, V., and Artigas, L.-F.: High-resolution analysis of a North Sea phytoplankton community structure based on in situ flow cytometry observations and potential implication for remote sensing, *Biogeosciences*, 12, 4051–4066, <https://doi.org/10.5194/bg-12-4051-2015>, 2015.
- 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., and Gregori, G.: Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea, *Biogeosciences*, 18, 6455–6477, <https://doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021>, 2021.
- Tzortzis, R., Doglioli, A. M., Messié, M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., Izard, L., Zhao, Y., d’Ovidio, F., Dumas, F., and Gregori, G.: The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern Mediterranean Sea, *Biogeosciences*, 20, 3491–3508, <https://doi.org/10.5194/bg-20-3491-2023>, 2023.
- Yang, K., Meyer, A., Strutton, P. G., and Fischer, A. M.: Global trends of fronts and chlorophyll in a warming ocean, *Communications Earth & Environment*, 4, 489, <https://doi.org/10.1038/s43247-023-01160-2>, 2023.

D. "Living on the edge" Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities

“Living on the edge” Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton communities

Laurina Oms

`laurina.oms@mio.osupytheas.fr`

Aix Marseille Univ., Toulon University, CNRS, IRD, MIO UM 110

Andrea Doglioli

Aix Marseille Univ, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO <https://orcid.org/0000-0003-1309-9954>

Monique Messié

Monterey Bay Aquarium Research Institute <https://orcid.org/0000-0002-4985-3413>

Francesco d'Ovidio

Sorbonne Université,

Louise Rousselet

Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques-Institut Pierre Simon Laplace, Université Pierre et Marie Curie, BC 100

Xavier Capet

Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques (LOCEAN)

Lloyd Izard

Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques-Institut Pierre Simon Laplace, Université Pierre et Marie Curie, BC 100

Marina Levy

Sorbonne Université, LOCEAN-IPSL, CNRS/IRD/MNHN <https://orcid.org/0000-0003-2961-608X>

Maristella Berta

CNR-ISMAR (National Research Council- Institute of Marine Sciences)

Anne Petrenko

Aix Marseille Université, CNRS, Université de Toulon, IRD, OSU Pythéas, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), UM 110F <https://orcid.org/0000-0002-2519-9285>

Marco Bellacicco

ISMAR CNR

Stéphanie Barrillon

Aix Marseille Univ, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO

Gerald Gregori

Mediterranean Institute of Oceanography

Article

Keywords:

Posted Date: May 22nd, 2025

DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-6412120/v1>

License:   This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.

[Read Full License](#)

Additional Declarations: There is **NO** Competing Interest.

2
3 ***Fine-scale observations reveal distinct frontal phytoplankton***
4 ***communities***

5
6 Laurina Oms^a, Andrea Doglioli^a, Monique Messié^b, Francesco d'Ovidio^c, Xavier Capet^c, Louise
7 Rousselet^d, Aude Joel^a, Lloyd Izard^c, Marina Lévy^c, Maristella Berta^e, Anne Petrenko^a, Marco
8 Bellacicco^f, Stéphanie Barrillon^a, Ludivine Grand^a, Elvira Pulido-Villena^a, Sandra Nunige^a, Karine
9 Leblanc^a, Blandine Courtois^a, Wuchang Zhang^g, Gérald Grégori^a

10
11 ^aAix Marseille Univ., Toulon University, CNRS, IRD, MIO UM 110, Marseille, 13288, France;

12 ^bMonterey Bay Aquarium Research Institute, Moss Landing, CA, USA;

13 ^cLaboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentation et Approches Numériques-Institut
14 Pierre Simon Laplace, Université Pierre et Marie Curie, BC 100, 4 place Jussieu, 75005 Paris,
15 France;

16 ^dUniv Toulouse, CNES, CNRS, IRD, LEGOS, Toulouse, France

17 ^eCNR-ISMAR (National Research Council- Institute of Marine Sciences), Lerici (SP), Italy;

18 ^fInstitute of Marine Science, National Research Council of Italy, Via Fosso del Cavaliere, 100, 00133,
19 Rome, Italy

20 ^gLaboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese
21 Academy of Sciences, Qingdao 266000, P.R. China

22 **Corresponding author:** Laurina Oms

23 **Email:** laurina.oms@mio.osupytheas.fr

24 **Abstract**

25

26 Phytoplankton community composition plays a key role in oceanic productivity and in the biological
27 carbon pump. A few in situ surveys documented the structuring role of fine-scale physical structures
28 (1-100 km, day-weeks), such as fronts, on phytoplankton communities. These studies were primarily
29 conducted in highly productive and dynamic regions rather than in oligotrophic and moderate energy
30 conditions commonly found in the global ocean, partly due to challenges in tracking and sampling
31 weaker fronts at high-resolution. Guided by novel SWOT (Surface Water Ocean Topography)
32 altimetry, we used an adaptive and multidisciplinary strategy to conduct high-resolution sampling of
33 a fine-scale front in the oligotrophic Mediterranean Sea. An unprecedented 24-hour continuous
34 sampling within the front was crucial to unveiling a distinct frontal community, where the relative
35 contribution of non-dominant phytoplankton groups increased relative to adjacent water masses.
36 Our results statistically demonstrate that fine-scale features can enhance phytoplankton
37 heterogeneity and community diversity in oligotrophic, moderately energetic regions.

38 **Main text**

39 **Introduction**

40

41 Understanding the intricate dynamics of physical and biological seascapes remains a fundamental
42 challenge, particularly because they are coupled over a wide range of spatial and temporal scales¹.
43 Fine-scale physical features (i.e., combined meso- and submeso-scale, 1-100 km, day to weeks),

44 such as fronts, are widespread in the ocean^{2,3,4}. They create a variable and ephemeral environment
45 for non-swimming microorganisms such as phytoplankton, essential primary producers for marine
46 ecosystems and biogeochemical cycles^{5,6}.

47

48 Phytoplankton life within fine-scale fronts is subject to peculiar dynamics due to sharp density
49 gradients^{7,8,9,10} and similar timescales between phytoplankton growth and fine-scale physical
50 forcings¹¹. Remote sensing and modelling studies suggest that phytoplankton dynamics is greatly
51 influenced by fine-scale fronts through a combination of abiotic and biotic factors^{6,11,12,13}. For
52 instance, stirring by horizontal currents deforms phytoplankton patches^{14,15} while vertical velocities
53 induce changes in phytoplankton growth rate by influencing nutrient fluxes^{4,16}. These two processes
54 generate biological reactions and behavioral responses of higher trophic-level organisms with a
55 feedback on phytoplankton¹⁷ and *vice versa*. A few *in situ* studies have demonstrated the influence
56 of fine-scale fronts on biology, particularly their strong structuring effect on shaping phytoplankton
57 communities^{9,18,19,20,21,22}.

58

59 However, fine-scale *in situ* surveys are challenging due to the difficulty of tracking in space and time
60 the physical features involved, and the complex dynamics of both fronts and phytoplankton
61 communities. As a result, past *in situ* studies primarily relied on measurements conducted across
62 fronts^{9,18,19,20,21,22}, so that high-resolution measurements of phytoplankton properties within fronts
63 (community composition, biomass, growth and loss rates, over diel cycles), along with coupled
64 physical and biological data, remain scarce. Moreover, past analyses focused mostly on productive,
65 dynamic regions dominated by microphytoplankton, where fine-scale biophysical signals are
66 stronger, such as western boundary currents (WBC) and eastern boundary upwelling systems
67 (EBUS)^{9,18,20,23,24,25}. By contrast, the majority of the world's ocean is oligotrophic²⁶ and characterized
68 by lower energetic levels^{27,28} and high abundance of picophytoplankton²⁹. Past studies in the
69 oligotrophic Mediterranean Sea showed that fronts separate communities with different taxonomic
70 composition as well as different growth and loss rates, but limited sampling within the front
71 prevented conclusions about the frontal community itself¹⁹. Due to these limitations, the intricate
72 interactions between fronts and phytoplankton communities, which underpin the ecological response
73 to front structuring, remain poorly understood. This knowledge gap significantly hinders our ability to
74 assess the importance of fine-scale systems at the global scale.

75

76 The BioSWOT-Med cruise³⁰, conducted from 21 April to 15 May 2023 (Fig. 1), marks a key step in
77 addressing this gap. The cruise took place in the Mediterranean Sea, characterized by high plankton
78 diversity under oligotrophic and moderately energetic conditions^{31,32}, and targeted the North-Balearic
79 Front (hereafter NBF), an area marked by hydrological and hydrodynamical contrasts influencing
80 biological production^{33,34,35,36,37,38}. Importantly, an adaptive sampling strategy was specifically
81 designed to provide high-resolution sampling of the fine-scale variability present within this frontal
82 region. The cruise strategy was designed to align with the 90-day fast-sampling phase of the SWOT
83 (Surface Water and Ocean Topography) altimetry satellite mission launched in December 2022.
84 During this phase, the satellite revisited specific areas, including the BioSWOT-Med region, once per
85 day for calibration and validation. The daily SWOT imagery, combined with underway *in situ* salinity
86 and temperature measurements and drifter trajectories, enabled fine-scale structure targeting and
87 continuous tracking of a fine-scale front.

88

89 Prior to the SWOT mission, satellite data for fine-scale studies were either too low in effective
90 resolution (>150 km for classical altimetry³⁹) or hindered by cloud coverage (for ocean color and
91 infrared sea surface temperature). SWOT overcomes these limitations by providing observations of
92 sea surface height unaffected by clouds at high enough resolution to target 15-30 km
93 structures^{39,40,41,42}. Advances in altimetry, along with the unique opportunities provided by the SWOT
94 fast-sampling phase and adaptive sampling strategy, yielded robust Lagrangian datasets used here
95 to address a specific question: is the phytoplankton community within frontal regions significantly
96 distinct from those in surrounding water masses? To investigate this, we analyzed the fine-scale
97 variability of the frontal region using two complementary Lagrangian datasets, with positions

98 carefully selected based on SWOT and chlorophyll satellite images: (1) adaptive repeated transects
99 across a fine-scale front of the NBF (hereafter “cross-front transect”, April 29-30) and (2) 24-hour
100 drifting stations within the front itself and the two adjacent regions defined by distinct water masses
101 (May 5-6-7) (Fig. 1). Our dataset includes high-resolution underway data of phytoplankton biomass
102 and community composition characterized by flow cytometry and of hydrological properties
103 (temperature, salinity) measured by a thermosalinograph (TSG). The unprecedented resolution of
104 the station dataset enables a robust statistical analysis of the phytoplankton community composition
105 within a fine-scale front.

106

107 This study demonstrates that, even in oligotrophic regions characterized by moderate energetic
108 conditions, fine-scale fronts can host, at the surface, a distinct phytoplankton community
109 characterized by significant shifts in the relative composition of phytoplankton functional types.
110 Contrary to productive, energetic regions, these shifts appear to favor less abundant phytoplankton
111 groups independently of their cell size. These results could only be obtained through an adapted
112 sampling strategy, which is essential to representatively sample phytoplankton communities
113 associated with weakly marked fine-scale fronts.

114

115 **Results**

116

117 **Definition of the frontal region**

118

119 The North Balearic frontal region separated a northern cyclonic and more productive region from a
120 southern anticyclonic and less productive region⁴³ (Fig. 1b-c-d and Fig. A2) and is defined as a
121 recurrent salinity front between the warmer and fresher Atlantic water spreading from the Algerian
122 Basin and the saltier and colder waters of the Liguro-Provençal basin⁴⁴. We used surface absolute
123 salinity [g/kg] from TSG data collected during the cross-front transect (spatial resolution: 18 m at the
124 nominal speed of 6 knots) to identify a fine-scale front within the NBF.

125

126 Using a Gaussian Mixture Model (GMM)^{45,46} applied to surface salinity distribution, we identified two
127 distinct water masses “A” (saltier) and “B” (fresher) separated by the front “F” (Fig. 2a). The
128 boundaries of F were defined by salinity values corresponding to the lower and upper limits of the 1σ
129 confidence intervals for the A and B Gaussians, respectively. Region F is characterized by a limited
130 number of measurements when the strategy of cross-front transect was applied, due to the crossing
131 of a fine-scale gradient. By contrast, with the drifting station strategy, the same amount of data was
132 collected within the front during station F2 than at stations A2 and B2. The superimposed
133 histograms of station data show that stations A2, F2, B2 correctly targeted the different water
134 masses. Data from station F2 reveal a water mass clearly distinct from those observed at the other
135 two stations.

136

137 **Frontal dynamics**

138

139 The spatial distribution of A, F, and B regions aligns with fine-scale hydrodynamic features, as
140 demonstrated by Finite Time Lyapunov Exponent (FTLE) patterns derived from altimetric products
141 including SWOT data (Fig. 2b-c and Suppl. Fig. A2). The frontal dynamics was noticeably
142 characterized by intensified eastward displacements (Fig. A2). Figures 2b-c and A2 both clearly
143 illustrate the progress made by SWOT in revealing fine-scale frontal areas, as investigated here,
144 compared to previous Lagrangian diagnostics derived from DUACS 2023 satellite products (Suppl.
145 Fig. A1).

146

147 From the displacement of triplets of nearby drifters we computed strain and vorticity at various
148 locations in the flow field during stations B2 and F2. The F2 region was characterized by both
149 positive vorticity and strong horizontal deformation, with maximal horizontal surface velocities
150 reaching 0.8 m s^{-1} (Fig 3a-b). This is consistent with its identification as frontal area and contrasts

151 sharply with the strain/vorticity estimates in the B region. There, the coherent anticyclonic eddy (B2)
152 was, as expected, characterized by negative relative vorticity and weak deformation, and exhibited
153 maximum horizontal surface velocities of up to 0.6 m s^{-1} .

154

155 These meso-/submeso-scale turbulent features and their neighbours exerted a profound influence
156 on the tracer field distribution observed at the surface (see salinity, Fig. 2a) but also the vertical
157 structure of the water column (Fig 3c-d and Suppl. Table. B1), as revealed by Moving Vessel
158 Profiler (MVP) profiles of temperature, salinity, and fluorescence collected during the cross-front
159 transect (Fig. 3c-d) and nutrient profiles collected during stations. Fluorescence data show a
160 variable subsurface chlorophyll maximum (SCM) ranging from 20 to 80 m along the cross-front
161 transect. In the saltier water mass A, the SCM was shallower than in water mass B. Local deepening
162 and intensification of the SCM signal are observed for example around 50, 160 and 300 km along
163 the cross-front transect associated with the front F (red arrows in Fig. 3d). Surface chlorophyll
164 concentrations remained low throughout the section. Vertical nutrient profiles (nitrate and
165 phosphate) measured during stations A2, F2, and B2 displayed near-zero surface concentrations,
166 typical of the oligotrophic conditions of the Mediterranean Sea (Suppl. Table. B1). In the subsurface,
167 water mass A was richer in nutrients than water mass B, with the front F showing intermediate
168 concentrations.

169

170 **A distinct phytoplankton community at the front supported by statistical evidence**

171 Automated flow cytometry uniquely enables high-resolution assessments of community structure,
172 with sampling intervals as short as 15 minutes, by grouping cells with similar properties (size, shape,
173 pigment content) assuming comparable functional traits between them. Thus, cytometric clusters
174 have ecological relevance and serve as insightful proxies for phytoplankton functional types⁴⁷. In this
175 study, we optimized the flow cytometer setup to focus on pico- and nano- phytoplankton ($<10 \mu\text{m}$),
176 which dominate phytoplankton communities in the Mediterranean Sea⁴⁸. Seven phytoplankton
177 groups were identified in real-time: four nanophytoplankton; RedNano ($\sim 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$), HflrNano,
178 HsNano, HfNano ($\sim 10^2 \text{ cells mL}^{-1}$), two picoeukaryotes; RedPico ($\sim 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$), HflrPico ($\sim 10^2$
179 cells mL^{-1}) and one cyanobacteria; OraPicoProk (*sp. Synechococcus*) ($>10^4 \text{ cells mL}^{-1}$) (Suppl. Fig.
180 C1, C2), named according to the standardized cytometric nomenclature⁴⁹. The flow cytometer
181 measures plankton cell size and abundance, converted here into carbon biomass [mmolC m^{-3}]
182 using group-specific relationships⁵⁰.

183

184 As expected⁵¹, phytoplankton communities were numerically dominated by the small-cell group
185 OraPicoProk (*Synechococcus*) throughout the region (Suppl. Fig. C2). We designate OraPicoProk,
186 RedPico, and RedNano as “major” groups due to their higher abundances throughout the entire
187 cruise, and HflrNano, HfNano, HsNano, and HflrPico as “minor” groups due to their lower
188 abundances. In terms of biomass, phytoplankton communities were dominated by HsNano (Suppl.
189 Fig. C4), the larger nanophytoplankton.

190

191 Surface phytoplankton community composition along the cross-front transect and stations,
192 expressed in biomass percentage, highlights the spatial heterogeneity of communities within the
193 frontal area and their close association with physical patterns (Fig. 2c and Suppl. Fig. C5). Minor
194 groups such as HsNano (Fig. 2c) contributed a higher biomass fraction in F than in A and B along
195 the cross-front transect, and also in F2 compared to A2 and B2.

196 The cross-front transect provides a spatial overview of the frontal region but lacks the resolution to
197 characterize frontal communities with sufficient accuracy due to limited sampling (26 samples within
198 the front). To overcome this, in the following we focus on stations A2, F2, and B2, where each water
199 mass was sampled extensively and comparably (A2: 103 samples, F2: 85 samples, B2: 94
200 samples), allowing a more detailed phytoplankton community analysis beyond the transect data
201 alone.

202 A thorough analysis of community composition reveals distinct phytoplankton group assemblages
203 between stations (Fig. 4a). At station A2, the community was characterized by higher percentages of
204 RedNano and HflrNano, whereas station B2 was characterized by higher percentages of
205 OraPicoProk, RedPico and HsNano. At station F2, intermediate percentages of specific
206 phytoplankton groups were observed between adjacent water masses, forming what we term
207 "transient" groups. The transient group T1 includes HflrNano, which had higher percentages at
208 station A2 compared to station B2, while the transient group T2 comprises RedPico, which had
209 higher percentages at station B2 than at station A2 (Fig. 4b). The key finding is that the relative
210 biomass fraction of some phytoplankton groups was higher or lower than it was in both A2 and B2
211 stations. We refer to these groups as "edge-positive" (E+; HsNano, HfNano, and HflrPico) and
212 "edge-negative" (E-; OraPicoProk and RedNano), respectively (Fig. 4b). E+ is composed of minor
213 groups while T1, T2 and E+ are composed of major groups (except for HflrNano). The mean
214 absolute biomass [mmolC m^{-3}] of most groups was lower at station F2 than expected under passive
215 mixing, except for E+ (Suppl. Fig. C4), suggesting frontal conditions favored E+ over E- and T. The
216 singularity of the phytoplankton community at the front is explored in more detail below.

217 We used two statistical methods to quantify the distinct features in the communities of stations A2,
218 F2, and B2 using the PRIMER software (Fig. 5a): an analysis of similarity (ANOSIM) to quantify
219 how different the three communities are, and a similarity percentages analysis (SIMPER) to quantify
220 the contribution of each phytoplankton group to these differences. ANOSIM uses the R statistic,
221 which compares dissimilarities, here calculated as Euclidean distances, between samples within a
222 station to dissimilarities between samples from different stations. An R value close to 1 indicates
223 high similarity among samples within a station and strong differentiation from samples at other
224 stations.

225 The ANOSIM analysis (Fig. 5a, dashed black arrows) demonstrates significant statistical differences
226 ($R > 0$, $p\text{-value} < 1\%$) for each pair of stations (A2-B2, A2-F2, B2-F2), confirming the presence of
227 three distinct community structures, each associated with stations A2, F2 and B2. As expected,
228 pronounced differences existed between stations A2 and B2 ($R=0.70$) representing the water
229 masses separated by the front. The difference between stations F2 and A2 ($R=0.70$) was greater
230 than between stations F2 and B2 ($R=0.50$). The total biomass [mmolC m^{-3}] was also more similar
231 between stations F2 and B2 than between stations F2 and A2 (Fig. C3b). On average, distances
232 within stations were much smaller than between stations (Suppl. Table C1), with mean values
233 corresponding to a 59 % increase from within- to between-station distances.

234 The SIMPER analysis (Fig. 5a, pie charts) shows that various phytoplankton groups contributed to
235 the differences between the three communities. Differences between stations A2 and B2 were
236 primarily driven by RedNano (E-), HflrNano (T1) and RedPico (T2), together explaining 63% of the
237 difference. The E+ groups each contributed less than 15% of the difference between stations A2 and
238 B2, while they dominated differences between A2/B2 and F2. More precisely, differences between
239 stations F2 and A2 were strongly driven by two E+ groups (HsNano, HflrPico) and RedNano (E-),
240 together explaining 65% of the difference. Differences between F2 and B2 were driven by the two
241 same E+ groups and by OraPicoProk (E-) together explaining 52% of the difference. HfNano (E+)
242 also contributed more than 10% to the difference between F2 and A2 and B2.

243

244 Discussion

245

246 Over the past decade, there has been a wide consensus that ocean fronts exert a major role in
247 shaping phytoplankton community structure at the so-called fine-scales⁵². However, *in situ* studies of
248 this process have been primarily confined to energetic and productive oceanic regions and have
249 been hindered by the complex task of obtaining high-resolution observations of concomitant
250 fine-scale features and plankton dynamics. Our work, to the best of our knowledge, is the first

251 attempt to extend these observations to oligotrophic and moderately energetic current systems,
252 while also addressing the resolution challenge in space and time.

253 A key ingredient was the design of a multi-platform sampling strategy capable of dealing with the
254 weaker biophysical signals characteristics of these regions as well as with the high spatio-temporal
255 frequencies of fine-scales. This sampling strategy, combining high-resolution underway
256 measurements, drifters, and near-real-time Lagrangian analysis of multi-satellite data, including the
257 high-resolution SWOT altimetric mission, enabled accurate positioning of cross-front transects and
258 stations and provided an extensive biophysical dataset within an ephemeral (~ few weeks) and
259 weakly marked front in the NBF region. This sampling strategy is designed for fine-scale biophysical
260 measurements across and within a front and can be transposed in any other oceanic conditions for
261 observing fine-scale biophysical dynamics.

262 The synoptic situation encountered during our cruise showcased the typical conditions for
263 front-phytoplankton association, displaying two contrasted water masses separated by a
264 meandering frontal zone which stayed in place for the entire duration of our cruise. Water masses
265 A, F, and B remained temporally stable and coherent in terms of salinity and biomass throughout
266 both the cross-front transect and the drifting stations (Fig. 2, Suppl. Fig. C3). Biomass and salinity
267 were systematically higher in A than in B, with intermediate values in F. Spatially, both physical and
268 biological tracers reveal that the front constituted a gradient between two distinct regions, A and B,
269 indicating that F corresponded to a distinct zone between these two water masses (Figs. 2 and
270 Suppl. Fig. C3).

271 Our results reveal that, beyond representing a physical barrier, the frontal region harbored fine-scale
272 biological variability associated with a distinct phytoplankton community, reflecting unique ecological
273 frontal characteristics under oligotrophic conditions. In particular, no frontal increase in total or
274 group-specific cytometric phytoplankton biomass was observed at the surface (Suppl. Figs. C3 and
275 C4). Instead, distinct relative biomass patterns emerged among the different pico- and
276 nanophytoplankton cytometric groups within the front. Phytoplankton taxa responding to frontal
277 dynamics have previously been classified as “winners” and “losers”⁵³. Here, we propose a
278 framework where losers (E-) groups are major groups while winners (E+) are minor groups (Fig. 5b).
279 The E+ groups, although they did not exhibit a biomass peak, were the only groups not negatively
280 affected by frontal conditions and can therefore be considered winners (Figs. 4b and Suppl. Fig.
281 C4b). These groups include both pico- and nanophytoplankton, supporting a prior hypothesis that
282 cell size is not a structuring factor within the frontal community in oligotrophic regions⁵⁵.

283 The analysis above only considered small phytoplankton at the surface, where high-resolution
284 automated flow cytometry data were available. Vertical profiles of cryptophytes and
285 microphytoplankton (diatoms, dinoflagellates), not detected by flow cytometry, confirm that even for
286 these larger cells, biomass did not increase at the surface at station F2 relative to stations A2 and
287 B2 (Suppl. Fig. C6a and Suppl. Note 1). Biomass increased at the DCM relative to the surface for all
288 three stations, particularly for dinoflagellates and RedPico and HflrPico measured by conventional
289 flow cytometry, but remained intermediary at F2 relative to A2 and B2 for most groups (Suppl. Fig.
290 C6). The only group that displayed any increased biomass within the front was diatoms at the DCM,
291 interestingly, a minor group with negligible abundance at A2 and B2 (Suppl. Fig. C6a). These
292 observations suggest that in oligotrophic regions, fronts can act as biological hotspots that locally
293 enhance the biomass of specific phytoplankton groups, such as diatoms. However, in our study this
294 effect was restricted to the DCM, did not result in an overall phytoplankton biomass increase, and
295 did not extend to surface waters characterized by near-zero nutrient concentrations (Suppl. Table
296 B1). Whether this lack of biomass increase is a typical feature of oligotrophic fronts remains to be
297 determined, as another study found localized increases in vertically-integrated picophytoplankton
298 biomass in a front south of Gran Canaria (Canary Islands), characterized by oligotrophic
299 conditions⁵⁵.

300 Our observations contrast with *in situ* studies within energetic and productive regions such as the
301 California Current Ecosystem (CCE) or the Gulf Stream, where fronts were found to be associated
302 with a biomass peak of larger cells, which often lead to an increase in total biomass^{9,20,21}. Differences
303 between oligotrophic and dynamic regions may be attributed to contrasting underlying mechanisms
304 between the dynamic, nutrient-rich conditions of the CCE and the Gulf Stream and the less dynamic,
305 oligotrophic conditions of the NBF involving different ecosystem structures, particularly longer trophic
306 networks⁵⁶. Within productive and dynamic regions, the chlorophyll-a variability is dominated by
307 large scale, whereas in oligotrophic and less dynamic regions the chlorophyll-a variability is
308 dominated by small scale potentially due to more complex biological interactions⁵⁷. This suggests
309 that plankton communities composition in oligotrophic regions are more sensitive to ecological or
310 biological forcings. Moreover, in oligotrophic regions, fine-scale fronts are moderately to weakly
311 energetic, resulting in limited nutrient input to the euphotic layer contrary to more energetic regions.
312 This promotes physiological adjustments of phytoplankton rather than biomass accumulation⁵⁸, and
313 can explain why small phytoplankton species dominating in oligotrophic regions appear to be
314 primarily shaped by fine-scale physical drivers rather than by nutrient inputs^{54,55}.

315 Gaining insight into the processes through which phytoplankton composition is modified at fronts
316 including in oligotrophic and moderately energetic regions could potentially be a rich source of
317 general knowledge on plankton dynamics. A conceptual framework is already in place that
318 distinguishes passive, active, and reactive scenarios (i.e., respectively, spatial redistribution of
319 biogeochemical properties by advection; physics affecting phytoplankton growth rates via
320 modulations of nutrient enrichment or light availability; and more complex ecological and
321 biogeochemical feedbacks mediated by physics)⁶. The relevance of these scenarios to
322 BioSWOT-Med is briefly examined in sequence.

323 Regarding passive transport, a water mass with a distinct salinity signature was observed within the
324 front on the western side of the cross-front transect (Suppl. Fig. C3a). FTLE patterns (Fig. 2b-c and
325 Suppl. Fig. A2) and convergent and rapid drifter trajectories associated with strong horizontal
326 deformation (Fig. 3a-b) suggest this water filament was trapped in the eastward frontal current. This
327 implies that the frontal community, with a higher proportion of E+, may have originated from a
328 distinct water source advected by the convergent flow. Another possible mechanism related to
329 passive transport within the front is that the E+ group may possess physiological traits allowing it to
330 use buoyancy to remain near the surface despite subduction, whereas the E- group may have been
331 advected downward by frontal dynamics, similar to what has been suggested for *Synechococcus*
332 and certain eukaryotic phytoplankton within the submesoscale front south of Gran Canaria⁵⁵.

333 Active processes are unlikely to have acted in isolation since no increase in nutrient concentration
334 nor in total nor E+ cytometric biomass was observed at the surface. However, various possible
335 forms of interplay between active and reactive factors could have contributed to produce
336 advantageous (resp. disadvantageous) conditions for E+ (resp. E-) groups at station F2, as
337 discussed below. To conclude, the most likely underlying mechanisms are related to intensified
338 horizontal physical forcings that shape flow heterogeneities and, consequently, passively influence
339 biogeochemical fields and phytoplankton communities. Ecological interactions may then act
340 secondarily, reactively shaping the community into a distinct frontal assemblage, given that distinct
341 zooplankton communities were also observed during the cruise⁵⁹.

342 The considerations above imply that E+ species may be selected based on physiological traits
343 suited better than other groups to the local frontal conditions, whether via grazing resistance, or via
344 growth optimization. As such, the higher contribution of E+ groups in the front could potentially be
345 explained by distinct ecological niche strategies. Generalists are widely distributed across oceanic
346 areas, while specialists are spatially confined⁶⁰. Applying this framework to our study, an hypothesis
347 could be that E+ groups may behave as generalists with broad niches, can tolerate environmental
348 changes and thrive under frontal conditions, whereas E- or T groups may behave as specialists
349 adapted to the oligotrophic background and are disadvantaged within the front. As an example, the
350 vertical circulation of fronts reduces daily light exposure compared to adjacent stable waters,

351 favoring phytoplankton able to rapidly adjust their light-harvesting physiology⁵⁸, a capacity possibly
352 found in species with broad ecological tolerance, such as generalists. This hypothesis aligns with
353 studies showing that non-dominant species (e.g., E+) are mainly shaped by stochastic dispersal
354 (e.g., currents), whereas dominant species (e.g., E- and T) reflect physiological adaptation to local
355 conditions and thus display strong bioregionalization^{61,62}). In this context, fine-scale fronts may
356 disadvantage E- and T species whose traits are poorly suited to frontal conditions, while E+ species
357 are less constrained by them. Additional information beyond flow cytometry, such as from genomic
358 analyses (upcoming), are required to identify E+ species and assess their physiological traits.

359 Thanks to the dedicated sampling strategy guided by the first SWOT images, this work
360 demonstrates the existence of a distinct frontal phytoplankton community associated with a
361 fine-scale front of the North Balearic Frontal region. Our results extend our understanding of the
362 specificity of phytoplankton communities at ephemeral fronts and on their ability to “live on the edge”
363 by providing an investigation of front-phytoplankton association in moderately energetic and
364 oligotrophic conditions, largely neglected in the past but characteristic of a substantial part of the
365 world ocean. The main finding of this study is the demonstration, based on an extensive dataset,
366 that in this type of region, fronts do not increase phytoplankton biomass but rather restructure
367 community composition by enhancing the contribution of less abundant groups, potentially acting as
368 refuges. This highlights an important role of the fine-scale variability in sustaining the heterogeneity
369 of phytoplankton communities, in line with a statistical modelling approach previously used to reveal
370 frontal phytoplankton communities under sparse sampling⁶³. Adding information on vertical
371 processes, nutrient fluxes, growth and grazing rates, plankton species taxonomy, and a Lagrangian
372 modeling framework⁶⁴ into the sampling strategy developed here will help disentangle
373 passive/active/reactive scenarios in contrasted regions of the world ocean.

374 **Materials and Methods**

375 **Cruise strategy**

376

377 The BioSWOT-Med cruise³⁰ took place from April 21 to May 15, 2023 aboard the R/V L'Atalante, in
378 the North Balearic Islands region of the northwestern Mediterranean Sea (Fig. 1). The timing,
379 location, and strategy of the cruise were carefully designed to leverage data from the novel SWOT
380 satellite mission, to better resolve fine-scale oceanic features. Specifically, the BioSWOT-Med cruise
381 was scheduled to match the SWOT “fast sampling phase”, characterized by high spatial resolution
382 and a 1-day revisit period over ~150 km-wide oceanic regions, in the framework of the international
383 SWOT AdAc (Adopt-A-Crossover, <https://www.swot-adac.org/>) Consortium. An adaptive
384 multidisciplinary approach was employed by combining daily SWOT images and environmental
385 bulletins provided daily by the SPASSO toolbox⁶⁵ (<https://spasso.mio.osupytheas.fr/>), and *in situ*
386 measurements using a suite of instruments to capture physical, biological, and chemical properties.
387 This strategy enabled the targeting of fine-scale features within the recurrent NBF. Continuous
388 underway systems (here, TSG, MVP and automated flow cytometer) revealed a weak salinity
389 gradient of 0.2-0.3 g/kg across a few kilometers associated with distinct biological patterns (Fig. 2
390 and 3). Surface drifters deployed along the converging front, in close spatial agreement with the
391 front derived by SWOT maps, revealed an eastward frontal jet characterized by an average speed of
392 30 cm/s and local intensifications up to approximately 70 cm/s (Suppl. Fig. 3a).

393

394 **Satellite products for front detection**

395

396 Circulation patterns of the NBF are evidenced using three different types of satellite products. The
397 European Seas DUACS Level-4 gridded product is used as a reference for conventional
398 multi-mission altimetry-derived ADT over the western Mediterranean Sea
399 (<https://doi.org/10.48670/moi-00141>). For this work, the 2023 version of the DUACS product is used
400 (i.e. not including SWOT nadir) to evidence the contribution of the SWOT mission over traditional
401 (pre-SWOT) multi-mission altimetry products. The 2-km ADT derived from SWOT observations

allows for the precise identification of a fine-scale front location. Version v1.0.2 of SWOT Level-3 product is used in this study. The SWOT_L3_LR_SSH product, derived from the L2 SWOT KaRIn low rate ocean data products (NASA/JPL and CNES), is produced and made freely available by AVISO and DUACS teams as part of the DESMOS Science Team project". AVISO/DUACS, 2024. *SWOT Level-3 KaRIn Low Rate ADT Expert* (v1.0.2) [Data set]. CNES. <https://doi.org/10.24400/527896/A01-2023.018>). To extend high-resolution SWOT observations beyond SWOT swaths, we used a joint-reconstruction of gridded ADT over the western Mediterranean Sea using all available altimetry missions including SWOT data (hereafter referred to as the VarDyn product⁶⁶). VarDyn was chosen as the best representation of fine-scale circulation in the studied area and was used to compute Lyapunov exponents, a Lagrangian diagnostic detecting frontal areas¹¹. The Lagrangian Manifolds and Trajectories Analyzer (LAMTA) computed thousands of numerical particle trajectories advected backward-in-time for 15 days to derive Finite Time Lyapunov Exponents (FTLEs) and advected longitude both with DUACS and VarDyn velocity fields⁶⁵. Ocean color data from Sentinel-3 product distributed by EUMETSAT (OLCI Level 2 CHL Concentration - Sentinel-3A: <https://navigator.eumetsat.int/product/EO:EUM:DAT:0178>) is also used to identify the front on May 5.

A, F, B identification

The TSG continuously measured seawater drawn from the ship's intake at a depth of 4.23 m below the waterline (time resolution: 6 s). High-resolution underway TSG data show strong horizontal salinity patterns between the north and south parts of the front. To accurately and objectively identify the boundaries of the frontal area we used a Gaussian Mixture Model (GMM) on the cross-front transect dataset. GMM is a probabilistic approach for describing and classifying data. It attempts to fit data as a linear combination of multidimensional gaussian distributions with unknown means and unknown standard deviations⁶⁷. X is the array of n samples (here, $n=26,229$), and $p(X)$ be the probability distribution function (PDF) representing the entire dataset. GMM provides the PDF as a weighted sum of K gaussian classes, indexed by k ; that is,

$$p(X) = \sum_{k=1}^K \lambda_k N(X; \mu_k, \Sigma_k).$$

Here $N(X; \mu_k, \Sigma_k)$ is the multidimensional Gaussian PDF with a vector of means μ_k and covariance matrix Σ_k , λ_k represents the probability associated with class k . In our case, we supposed $k = 2$, for A and B water masses. The Expectation-Maximization (EM) algorithm is employed to estimate the unknown means and unknown standard deviations of gaussian distributions. In the E-step, the algorithm computes the probability that each data point belongs to each gaussian component, while in the M-step, it maximizes the likelihood function by adjusting the parameters of the gaussians. This algorithm is repeated until the convergence of the solution. We estimated boundaries of the front F as the position of isohalines corresponding to the lower and upper limits of the 1σ confidence intervals for the A and B gaussians, respectively.

Drifter data for front tracking

Drifters are Lagrangian oceanographic instruments freely advected by sea currents, designed to float at a specific depth and regularly transmit their GPS position, therefore giving a direct measurement of passive transport driven by ocean dynamics. During BioSWOT-Med, surface drifters^{68,69,70} were deployed within distinct water masses, identified through satellite products and TSG transects, in order to guide the adaptive sampling strategy of the cruise. Here we focus on the drifters deployed within the front, therefore supporting the localization of region F and station F2, and consequently the sampling of the surrounding water masses.

451 Figure 3a highlights the presence of the front by following the advection of drifters deployed in April
 452 23-26 (first experimental phase, 5 westernmost drifters). During the cross-front transect (29-30 April)
 453 and stations A2 (7 May), F2 (6 May) and B2 (5 May) we released additional drifters to track the
 454 water mass advection path and keep the vessel on target (second experimental phase, 7
 455 easternmost drifters). There is a general continuity and agreement of the drifter trajectories deployed
 456 in the two phases, covering continuous areas, providing also information on the scale of the frontal
 457 structure. From the drifter's trajectories, we calculated vorticity, which describes the rotational
 458 tendency of fluid particles, and strain, which characterize fluid deformation through stretching and
 459 shearing, following the method of Molinari et al. (1975)⁷¹.

460 Automated flow cytometry

461

462 An automated CytoSense flow cytometer (CytoBuoy b.v.) was connected to the seawater circuit of
 463 the TSG to perform scheduled automated sampling and analysis of phytoplankton at high frequency
 464 during the cross-front transect and stations, providing us with real-time, detailed information on the
 465 phytoplankton community structure, which helped us identify the frontal region. Three distinct
 466 analyses using the same instrument set-up (protocol) have been run sequentially every 15 min. The
 467 protocol named FLR8 had a trigger threshold fixed at 8 mV on the red fluorescence signal (FLR8)
 468 and analyzed a volume of 0.5 cm³. It was dedicated to the analysis of the smaller phytoplankton
 469 (picoplankton and nanophytoplankton), which are dominant in the Mediterranean Sea. We did not
 470 take into consideration the other protocol (FLR25) which is used to run to detect larger cells such as
 471 microphytoplankton for two main reasons: first, the analyses performed at the beginning of the
 472 cruise confirmed that the oligotrophic Mediterranean ecosystem is predominantly characterized by
 473 small phytoplankton (pico- and nanoplankton); second, flow cytometry has inherent limitations in
 474 accurately detecting larger cells when its occurrence is too low in the small volume analysed^{72,73}.

475

476 The data were acquired by using the USB software (Cytobuoy b.v.) and were analyzed with the
 477 CytoClus 4 software (Cytobuoy b.v.). We determined and measured the abundance of 7
 478 phytoplankton clusters named following the standardized cytometric nomenclature⁴⁹ except for those
 479 written in quotes: HsNano, "HfNano", RedNano, "HflrNano", RedPico, "HflrPico", OraPicoProk
 480 (*Synechococcus*) (Fig. C1).

481

482 Biomass estimations

483

484 Phytoplankton abundances measured by flow cytometry were converted in terms of carbon
 485 biomass. Cell carbon content (Q_c [mmolC cell⁻¹]) can be estimated from cell biovolume
 486 (corresponding to the 3D space occupied by a cell) according to Eq. 1a⁷⁴, enabling measured
 487 abundances [cell m⁻³] to be converted into biomass [mmolC m⁻³] according to Eq. 1d. Coefficients α_0
 488 and α_1 are identical to those previously applied to a similar dataset¹³.

489

490 Assuming the cells are spherical, the cell diameter (equivalent spherical diameter, ESD [μm]) and
 491 the biovolume (BioV [μm^3]) were estimated from the FWS signal according to Eq. 1b and Eq.
 492 1c^{75,76,77} using an empirical relationship calibrated with silica beads of known sizes. The log-log
 493 regression coefficients β_0 and β_1 correspond to the intercept and slope. This relationship between
 494 bead diameter and FWS signal improves when beads are grouped by size class and regressions
 495 are computed separately⁵⁰. Here, this yields two sets of β_0 and β_1 coefficients: for smaller cells
 496 (OraPicoProk, HflrPico, RedPico: -1.0484 and 0.2641), and larger cells (HfNano, RedNano,
 497 HflrNano, HsNano: -8.5691 and 0.9553).

$$498 \quad Q_c = \alpha_0 \cdot \text{BioV}^{\alpha_1} \quad (1a)$$

$$499 \quad \text{ESD} = \text{FWS}^{\beta_1} \cdot e^{-\beta_0} \quad (1b)$$

$$500 \quad \text{BioV} = \frac{\pi}{6} \cdot \text{ESD}^3 \quad (1c)$$

501 $BioM = abundance \cdot \overline{Q}_c$ (1d)

502

503 Statistical analysis of cytometric samples

504

505 A total of 451 cytometric samples were collected during the cross-front transect and at the stations.
506 The front is under-represented in the cross-front transect dataset due to its small spatial footprint: 26
507 samples vs 79 for A and 66 for B. As a consequence, to ensure the robustness of the dataset, only
508 the station data are used in statistical analysis. The number of samples per station included in the
509 statistical analyses is as follows: 103 for station A2, 85 for station F2 (more than three times more
510 than for F), and 94 for station B2.

511

512 We conducted a Mann-Whitney test to statistically evaluate differences in the biomass proportions of
513 phytoplankton groups between stations. Specifically, we aimed to determine whether significant
514 differences exist at station F2 compared to other stations. The Mann-Whitney test is a
515 non-parametric statistical method used to assess whether two independent samples come from
516 distributions with different medians. It evaluates the probability that a randomly chosen value from
517 one sample (X) is greater than a randomly chosen value from the other sample (Y). In our case, X
518 and Y represent the biomass proportions of a given phytoplankton group i at two stations (e.g.,
519 station x versus station y). We performed 18 tests in total: 7 phytoplankton groups \times 2 station
520 comparisons (F2 vs. A2 and F2 vs. B2). Additionally, we conducted the same analysis to compare
521 transient (T1, T2) and edge (E+, E-) groups within each station. This resulted in 8 additional tests: 4
522 groups \times 2 station comparisons (F2 vs. A2 and F2 vs. B2).

523

524 We also conducted two other statistical analyses using PRIMER 8
525 (<https://www.primer-e.com/software>) to investigate the community structures in A, F and B regions.
526 For these analyses, we used normalised biomass proportions for each phytoplankton group to
527 minimise bias due to significant differences between phytoplankton groups. These statistical
528 analyses are based on the estimation of distances between pairs of samples and therefore require a
529 sufficiently large number of samples within each water mass (A, F, and B), as well as comparable
530 sample sizes among the three water masses. The key contribution of the sampling strategy
531 implemented during BioSWOT-Med was to provide a large and well-balanced set of biological
532 observations at stations A2, F2, and B2, thereby allowing the statistical analyses to be applied
533 reliably.

534

535 First, ANOSIM analysis⁷⁸ was conducted to statistically test the existence of the A, F, and B
536 communities. ANOSIM evaluates differences between categories (A2, F2, B2) by calculating the R
537 statistic, which represents the scaled difference between average dissimilarity ranks within and
538 between categories,

539

540 $R = \frac{\overline{r}_B - \overline{r}_W}{M/2}$ with $M = \frac{N(N-1)}{2}$,

541 \overline{r}_B and \overline{r}_W represent the average rank similarities between and within categories, respectively,
542 calculated here using Euclidean distance matrices, with distances calculated between all pairs of
543 samples. N is the total number of samples. An R value near zero indicates no group differences,
544 while higher R values signify greater differences between categories.

545

546 Second, SIMPER analysis⁷⁹ was conducted to identify which phytoplankton groups are responsible
547 for differences between A, F and B communities. SIMPER evaluates the relative contribution of
548 species to dissimilarities between categories (A2, F2, B2) by calculating the percentage of
549 contribution $\delta_{jk}(i)$ of i th species to Eulerian distance dissimilarity between one pair of samples, j and

550 k ,

551

552
$$\delta_{jk}(i) = \frac{100|y_{ij} - y_{ik}|^2}{\sum_i (y_{ij} + y_{ik})^2},$$

553

554 This calculation is repeated for each pair (all combinations of j and k from A2, F2, and B2), and the
555 contribution of the i th species to overall dissimilarity is represented as the mean of all $\delta_{jk}(i)$.

556

557 **Data Availability statement**

558

559 All data are available at⁸⁰: <https://doi.org/10.17882/111629>

560

561 **Acknowledgments**

562

563 The authors acknowledge the CNES TOSCA funding the project BIOSWOT-ADAC and the ANR –
564 FRANCE (French National Research Agency) for its financial support of the BIOSWOT project
565 ANR-23-CE01-0027, the International Cooperation Project DYF2M (CNRS-CAS), the State-Region
566 Planning Contract (CPER) 2007-2013. The French oceanographic fleet and, in particular, the
567 captain Gilles Ferrand and the crew of the R/V L'Atalante are acknowledged for their precious
568 support during the BioSWOT-Med cruise. Dr. Maristella Berta's contribution was supported by the
569 ITINERIS Project (IR0000032-Italian Integrated Environmental Research Infrastructures
570 System-CUP B53C22002150006) and by CNR-ISMAR (Lerici, Italy) dedicated fundings. Monique
571 Messié's contribution was supported by the David and Lucile Packard Foundation. We thank the
572 entire BioSWOT-Med research team and all contributors, with special appreciation to Thierry Moutin,
573 John Ryan, Riccardo Martellucci for their precious scientific insights.

574 **Author contributions**

575 L.O. performed the data analysis and led the manuscript writing. A.D. and M.M. contributed equally
576 to the guidance and interpretation of results, as well as to the manuscript writing. F.d'O. and X.C.
577 contributed equally to the manuscript writing. L.R. assisted in satellite data acquisition, contributed to
578 the analysis of satellite data and computed Lagrangian diagnostics. L.I. contributed to the guidance
579 and interpretation of results and performed manuscript proofreading. M.L. helped conceive the figure
580 designs and contributed to the manuscript structure. M.Berta assisted in the deployment and
581 acquisition of drifter data and provided results on drifter trajectories. A.J. calculated the kinematic
582 properties from the drifter trajectories and nutrient concentrations. E.P. led the onboard nutrient
583 measurements. L.G. performed the conventional cytometry clustering for vertical phytoplankton
584 profiles. K.L. and B.C. were responsible for microphytoplankton identification and biomass
585 estimation. A.P. analyzed the two S-ADCP in real-time on board assisting the Lagrangian strategy to
586 cross the front and the eddy. M.Bellacicco., A.P., S.B., contributed equally to the manuscript
587 conception and proofreading. WZ contributes to the discussion to develop the *in situ* sampling
588 strategy to sample with high-resolution phytoplankton communities. G.G. enabled the installation
589 and operation of the automated flow cytometer aboard R/V l'Atalante and contributed to the
590 manuscript conception and writing.

591 **Competing interests**

592 The authors declare no competing interests.

593 **References**

594

595 (1) Prairie JC, Sutherland KR, Nickols KJ, Kaltenberg AM. Biophysical interactions in the plankton: A
596 cross-scale review. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. 2012 Apr;2(1):121-45.
597 <https://doi.org/10.1215/21573689-1964713>
598

599 (2) McWilliams JC. Submesoscale currents in the ocean. *Proceedings of the Royal Society A:*
600 *Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2016 May 31;472(2189):20160117.
601 <https://doi.org/10.1186/s40562-019-0133-3>
602

603 (3) McGillicuddy Jr DJ. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic
604 mesoscale. *Annual Review of Marine Science*. 2016 Jan 3;8(1):125-59.
605 <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
606

607 (4) Mahadevan A. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annual*
608 *review of marine science*. 2016 Jan 3;8(1):161-84.
609 <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>
610

611 (5) Lévy M, Jahn O, Dutkiewicz S, Follows MJ, d'Ovidio F. The dynamical landscape of marine
612 phytoplankton diversity. *Journal of The Royal Society Interface*. 2015 Oct 6;12(111):20150481.
613 <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-020723-020531>
614

615 (6) Lévy M, Franks PJ, Smith KS. The role of submesoscale currents in structuring marine
616 ecosystems. *Nature communications*. 2018 Nov 12;9(1):4758.
617 <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>
618

619 (7) Franks PJ. Phytoplankton blooms at fronts: patterns, scales, and physical forcing mechanisms.
620 *Rev. Aquat. Sci.* 1992 Jan 1;6(2):121-37.
621

622 (8) Kemp AE, Pearce RB, Grigorov I, Rance J, Lange CB, Quilty P, Salter I. Production of giant
623 marine diatoms and their export at oceanic frontal zones: Implications for Si and C flux from
624 stratified oceans. *Global Biogeochemical Cycles*. 2006 Dec;20(4).
625 <https://doi.org/10.1029/2006GB002698>
626

627 (9) Taylor AG, Goericke R, Landry MR, Selph KE, Wick DA, Roadman MJ. Sharp gradients in
628 phytoplankton community structure across a frontal zone in the California Current Ecosystem.
629 *Journal of Plankton Research*. 2012 Sep 1;34(9):778-89. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs036>
630

631 (10) De Verneil A, Franks PJ, Ohman MD. Frontogenesis and the creation of fine-scale vertical
632 phytoplankton structure. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2019 Mar;124(3):1509-23.
633 <https://doi.org/10.1029/2018JC014645>
634

635 (11) d'Ovidio F, De Monte S, Alvain S, Dandonneau Y, Lévy M. Fluid dynamical niches of
636 phytoplankton types. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010 Oct
637 26;107(43):18366-70. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004620107>
638

639 (12) Franks PJ. Phytoplankton blooms in a fluctuating environment: the roles of plankton response
640 time scales and grazing. *Journal of Plankton Research*. 2001 Dec 1;23(12):1433-41.
641 <https://doi.org/10.1093/plankt/23.12.1433>
642

643 (13) Oms L, Messié M, Poggiale JC, Grégori G, Doglioli A. Fine-scale phytoplankton community
644 transitions in the oligotrophic ocean: A Mediterranean Sea case study. *Journal of Marine Systems*.
645 2024 Nov 1;246:104021. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2024.104021>
646

647 (14) Martin AP. Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Progress in*
648 *oceanography*. 2003 May 1;57(2):125-74. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00085-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00085-5)

649
650 (15) Paparella F, Vichi M. Stirring, mixing, growing: microscale processes change larger scale
651 phytoplankton dynamics. *Frontiers in Marine Science*. 2020 Aug 27;7:654.
652 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00654>
653
654 (16) Freilich MA, Mahadevan A. Decomposition of vertical velocity for nutrient transport in the upper
655 ocean. *Journal of Physical Oceanography*. 2019 Jun;49(6):1561-75.
656 <https://doi.org/10.1175/JPO-D-19-0002.1>
657
658 (17) Della Penna A, De Monte S, Kestenare E, Guinet C, d'Ovidio F. Quasi-planktonic behavior of
659 foraging top marine predators. *Scientific reports*. 2015 Dec 15;5(1):18063.
660 <https://doi.org/10.1038/srep18063>
661
662 (18) Clayton S, Nagai T, Follows MJ. Fine scale phytoplankton community structure across the
663 Kuroshio Front. *Journal of Plankton Research*. 2014 Jul 1;36(4):1017-30.
664 <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu020>
665
666 (19) Tzortzis R, Doglioli AM, Barrillon S, Petrenko AA, d'Ovidio F, Izard L, Thyssen M, Pascual A,
667 Barceló-Llull B, Cyr F, Tedetti M. Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the
668 phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. *Biogeosciences*. 2021 Dec
669 17;18(24):6455-77. <https://doi.org/10.5194/bg-18-6455-2021>
670
671 (20) Mangolte I, Lévy M, Haëck C, Ohman MD. Sub-frontal niches of plankton communities driven
672 by transport and trophic interactions at ocean fronts. *Biogeosciences*. 2023 Aug 11;20(15):3273-99.
673 <https://doi.org/10.5194/bg-20-3273-2023>
674
675 (21) Gray PC, Savelyev I, Cassar N, Lévy M, Boss E, Lehahn Y, Bourdin G, Thompson KA, Windle
676 A, Gronniger J, Fløge S. Evidence for kilometer-scale biophysical features at the Gulf Stream front.
677 *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2024 Mar;129(3):e2023JC020526.
678 <https://doi.org/10.1029/2023JC020526>
679
680 (22) Mousing EA, Richardson K, Bendtsen J, Cetinić I, Perry MJ. Evidence of small-scale spatial
681 structuring of phytoplankton alpha-and beta-diversity in the open ocean. *Journal of Ecology*. 2016
682 Nov;104(6):1682-95. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12634>
683
684 (23) Li QP, Franks PJ, Ohman MD, Landry MR. Enhanced nitrate fluxes and biological processes at
685 a frontal zone in the southern California current system. *Journal of plankton research*. 2012 Sep
686 1;34(9):790-801. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs006>
687
688 (24) Von Appen WJ, Strass VH, Bracher A, Xi H, Hörstmann C, Iversen MH, Waite AM.
689 High-resolution physical–biogeochemical structure of a filament and an eddy of upwelled water off
690 northwest Africa. *Ocean Science*. 2020 Feb 28;16(1):253-70.
691 <https://doi.org/10.5194/os-16-253-2020>
692
693 (25) Gangrade S, Franks PJ. Phytoplankton patches at oceanic fronts are linked to coastal upwelling
694 pulses: Observations and implications in the California Current System. *Journal of Geophysical*
695 *Research: Oceans*. 2023 Mar;128(3):e2022JC019095. <https://doi.org/10.1029/2022JC019095>
696
697 (26) Eppley RW, Peterson BJ. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the
698 deep ocean. *Nature*. 1979 Dec 13;282(5740):677-80.
699
700 (27) Buzzicotti M, Storer BA, Griffies SM, Aluie H. A coarse-grained decomposition of surface
701 geostrophic kinetic energy in the global ocean. *Authorea Preprints*. 2022 Nov 22.
702 <https://doi.org/10.1002/essoar.10507290.1>

703
704 (28) Storer BA, Buzzicotti M, Khatri H, Griffies SM, Aluie H. Global cascade of kinetic energy in the
705 ocean and the atmospheric imprint. *Science Advances*. 2023 Dec 20;9(51):eadi7420.
706 <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi7420>
707
708 (29) Buitenhuis ET, Li WK, Vaultot D, Lomas MW, Landry MR, Partensky F, Karl DM, Ulloa O,
709 Campbell L, Jacquet S, Lantoine F. Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean.
710 *Earth System Science Data*. 2012 Aug 29;4(1):37-46. <https://doi.org/10.5194/essd-4-37-2012>
711
712 (30) Doglioli AM, Grégori G, d'Ovidio F, Bosse A, Pulido-Villena E, Carlotti F, Lescot M, Aude B,
713 Barrillon S, Berline L, Berta M. *Biological applications of the satellite Surface Water and Ocean*
714 *Topography in the Mediterranean* (Doctoral dissertation, Université Aix Marseille).
715 <https://doi.org/10.13155/100060>
716
717 (31) Bethoux JP, Gentili B, Morin P, Nicolas E, Pierre C, Ruiz-Pino D. The Mediterranean Sea: a
718 miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the
719 North Atlantic. *Progress in Oceanography*. 1999 Aug 1;44(1-3):131-46.
720 [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00023-3)
721
722 (32) Bianchi CN, Morri C. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and
723 prospects for future research. *Marine pollution bulletin*. 2000 May 1;40(5):367-76.
724 [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00027-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00027-8)
725
726 (33) Bosc E, Bricaud A, Antoine D. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary
727 production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global*
728 *Biogeochemical Cycles*. 2004 Mar;18(1). <https://doi.org/10.1029/2003GB002034>
729
730 (34) d'Ortenzio F, Ribera d'Alcalà M. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite
731 analysis. *Biogeosciences*. 2009 Feb 5;6(2):139-48. <https://doi.org/10.5194/bg-6-139-2009>
732
733 (35) Uitz J, Stramski D, Gentili B, d'Ortenzio F, Claustre H. Estimates of phytoplankton class-specific
734 and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations.
735 *Global Biogeochemical Cycles*. 2012 Jun;26(2). <https://doi.org/10.1029/2011GB004055>
736
737 (36) Olita A, Sparnocchia S, Cusí S, Fazioli L, Sorgente R, Tintoré J, Ribotti A. Observations of a
738 phytoplankton spring bloom onset triggered by a density front in NW Mediterranean. *Ocean Science*.
739 2014 Jul 14;10(4):657-66. <https://doi.org/10.5194/os-10-657-2014>
740
741 (37) Mayot N, d'Ortenzio F, Ribera d'Alcalà M, Lavigne H, Claustre H. Interannual variability of the
742 Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences*. 2016 Mar
743 30;13(6):1901-17. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1901-2016>
744
745 (38) Salgado-Hernanz PM, Racault MF, Font-Muñoz JS, Basterretxea G. Trends in phytoplankton
746 phenology in the Mediterranean Sea based on ocean-colour remote sensing. *Remote Sensing of*
747 *Environment*. 2019 Feb 1;221:50-64. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.10.036>
748
749 (39) d'Ovidio F, Pascual A, Wang J, Doglioli AM, Jing Z, Moreau S, Grégori G, Swart S, Speich S,
750 Cyr F, Legresy B. Frontiers in fine-scale in situ studies: Opportunities during the SWOT fast
751 sampling phase. *Frontiers in Marine Science*. 2019 Apr 30;6:168.
752 <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00168>
753
754 (40) Morrow R, Blurmstein D, Dibarboure G. Fine-scale altimetry and the future SWOT mission. *New*
755 *frontiers in operational oceanography*. 2018:191-226. <https://doi.org/10.17125/gov2018.ch08>.
756

757 (41) Fu LL, Pavelsky T, Cretaux JF, Morrow R, Farrar JT, Vaze P, Sengenés P, Vinogradova-Shiffer
758 N, Sylvestre-Baron A, Picot N, Dibarboure G. The surface water and ocean topography mission: A
759 breakthrough in radar remote sensing of the ocean and land surface water. *Geophysical Research*
760 *Letters*. 2024 Feb 28;51(4):e2023GL107652. <https://doi.org/10.1029/2023GL107652>
761

762 (42) Vinogradova NT, Pavelsky TM, Farrar JT, Hossain F, Fu LL. A new look at Earth's water and
763 energy with SWOT. *Nature Water*. 2025 Jan 13:1-1. <https://doi.org/10.1038/s44221-024-00372-w>
764

765 (43) Robin Rolland, Pascale Bouruet-Aubertot, Yannis Cuypers, et al. Near-inertial wave trapping
766 inside a fine-scale anticyclonic eddy during the BioSWOT-Med 2023 cruise: turbulence and energy
767 flux. *ESS Open Archive*. June 25, 2025. <https://doi.org/10.22541/essoar.175087428.89625935/v1>
768

769 (44) Barral QB, Zakardjian B, Dumas F, Garreau P, Testor P, Beuvier J. Characterization of fronts in
770 the Western Mediterranean with a special focus on the North Balearic Front. *Progress in*
771 *Oceanography*. 2021 Sep 1;197:102636. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102636>
772

773 (45) F, Holt HJ, Meijers AJ, Shuckburgh E. Unsupervised clustering of Southern Ocean Argo float
774 temperature profiles. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2019 Jan;124(1):390-402.
775 <https://doi.org/10.1029/2018JC014629>
776

777 (46) Thomas SD, Jones DC, Faul A, Mackie E, Pauthenet E. Defining Southern Ocean fronts using
778 unsupervised classification. *Ocean Science*. 2021 Nov 2;17(6):1545-62.
779 <https://doi.org/10.5194/os-17-1545-2021>
780

781 (47) Thyssen M, Mathieu D, Garcia N, Denis M. Short-term variation of phytoplankton assemblages
782 in Mediterranean coastal waters recorded with an automated submerged flow cytometer. *Journal of*
783 *Plankton Research*. 2008 Sep 1;30(9):1027-40. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn054>
784

785 (48) Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera d'Alcalá M, Vaqué D,
786 Zingone A. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences*. 2010 May
787 18;7(5):1543-86. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010>
788

789 (49) Thyssen M, Grégory G, Créach V, Lahbib S, Dugenne M, Aardema HM, Artigas LF, Huang B,
790 Barani A, Beaugeard L, Bellaaj-Zouari A. Interoperable vocabulary for marine microbial flow
791 cytometry. *Frontiers in Marine Science*. 2022 Nov 18;9:975877.
792 <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.975877>
793

794 (50) Felip M, Andreatta S, Sommaruga R, Straskrábová V, Catalan J. Suitability of flow cytometry for
795 estimating bacterial biovolume in natural plankton samples: comparison with microscopy data.
796 *Applied and environmental microbiology*. 2007 Jul 15;73(14):4508-14.
797 <https://doi.org/10.1128/AEM.00733-07>
798

799 (51) Moutin T, Thingstad TF, Van Wambeke F, Marie D, Slawyk G, Raimbault P, Claustre H. Does
800 competition for nanomolar phosphate supply explain the predominance of the cyanobacterium
801 *Synechococcus*?. *Limnology and Oceanography*. 2002 Sep;47(5):1562-7.
802 <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.5.1562>
803

804 (52) Lévy M, Couespel D, Haëck C, Keerthi MG, Mangolte I, Prend CJ. The impact of fine-scale
805 currents on biogeochemical cycles in a changing ocean. *Annual Review of Marine Science*. 2024
806 Jan 17;16(1):191-215. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-020723-020531>
807

808 (53) Mangolte I, Lévy M, Dutkiewicz S, Clayton S, Jahn O. Plankton community response to fronts:
809 winners and losers. *Journal of Plankton Research*. 2022 Mar;44(2):241-58.
810 <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac010>

811
812 (54) Hernández-Hernández N, Arístegui J, Montero MF, Velasco-Senovilla E, Baltar F, Marrero-Díaz
813 Á, Martínez-Marrero A, Rodríguez-Santana Á. Drivers of plankton distribution across mesoscale
814 eddies at submesoscale range. *Frontiers in Marine Science*. 2020 Aug 21;7:667.
815 <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00667>
816
817 (55) Hernández-Hernández N, Santana-Falcón Y, Estrada-Allis S, Arístegui J. Short-term
818 spatiotemporal variability in picoplankton induced by a submesoscale front south of gran Canaria
819 (Canary Islands). *Frontiers in Marine Science*. 2021 Mar 17;8:592703.
820 <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.592703>
821
822 (56) Armengol L, Calbet A, Franchy G, Rodríguez-Santos A, Hernández-León S. Planktonic food
823 web structure and trophic transfer efficiency along a productivity gradient in the tropical and
824 subtropical Atlantic Ocean. *Scientific reports*. 2019 Feb 14;9(1):2044.
825 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38507-9>
826
827 (57) Gray PC, Boss E, Bourdin G, Lehahn Y. Emergent patterns of patchiness differ between
828 physical and planktonic properties in the ocean. *Nature Communications*. 2025 Feb 20;16(1):1808.
829 <https://doi.org/10.1038/s41467-025-56794-x>
830
831 (58) Liu Y, He Q, Zhan W, Guo M, Zheng Y, Shen X, Zhan H. Heterogeneity of phytoplankton
832 response to submesoscale processes in the global ocean. *Communications Earth & Environment*.
833 2025 May 16;6(1):386. <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02365-3>
834
835 (59) Duranson M, Berline L, Guilloux L, Della Penna A, Ohman MD, Gastauer S, Cotte C, Bănaru D,
836 Garcia T, Berta M, Doglioli A. The North Balearic Front as an ecological boundary: zooplankton
837 fine-scale distribution patterns in late spring. *Biogeosciences*. 2026 Jan 13;23(1):363-85.
838 <https://doi.org/10.5194/bg-23-363-2026>
839
840 (60) Lin S, Yuan H, Zhu C, Luo H, Zhang W. Niche features and assembly mechanisms of
841 microeukaryotic generalists and specialists along a north–south gradient of a subtropical coastal
842 sea. *Mar Ecol Prog Ser*. 2024;742:35-57.
843
844 (61) Ser-Giacomi E, Zinger L, Malviya S, De Vargas C, Karsenti E, Bowler C, De Monte S.
845 Ubiquitous abundance distribution of non-dominant plankton across the global ocean. *Nature*
846 *ecology & evolution*. 2018 Aug;2(8):1243-9. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0587-2>
847
848 (62) Pigani E, Mele BH, Campese L, Ser-Giacomi E, Ribera M, Iudicone D, Suweis S. Deviation
849 from neutral species abundance distributions unveils geographical differences in the structure of
850 diatom communities. *Science Advances*. 2024 Mar 8;10(10):eadh0477.
851 <https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.adh0477>
852
853 (63) Garcia T, Oms L, Milhaud X, Doglioli AM, Messié M, Vandekerkhove P, Lacour C, Grégori G,
854 Pommeret D. A statistical approach to unveil phytoplankton adaptation to ocean fronts. *Advances in*
855 *Statistical Climatology, Meteorology and Oceanography*. 2026 Jan 30;12(1):21-41.
856 <https://doi.org/10.5194/ascmo-12-21-2026>
857 (64) Messié M, Sancho-Gallegos DA, Fiechter J, Santora JA, Chavez FP. Satellite-based
858 Lagrangian model reveals how upwelling and oceanic circulation shape krill hotspots in the
859 California current system. *Frontiers in Marine Science*. 2022 May 26;9:835813.
860 <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.835813>
861
862 (65) Rousselet L, d'Ovidio F, Izard L, Della Penna A, Petrenko A, Barrillon S, Nencioli F, Doglioli A. A
863 Software Package for an Adaptive Satellite-based Sampling for Oceanographic cruises (SPASSOV2).

864 0): tracking fine scale features for physical and biogeochemical studies. *Journal of Atmospheric and*
865 *Oceanic Technology*. 2025 Jun 24. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-24-0071.1>

866 (66) Le Guillou F, Chapron B, Rio MH. VarDyn: Dynamical joint-reconstructions of sea surface height
867 and temperature from multi-sensor satellite observations. *Journal of Advances in Modeling Earth*
868 *Systems*. 2025 Apr;17(4):e2024MS004689. <https://doi.org/10.1029/2024MS004689>

869 (67) McLachlan GJ, Basford KE. *Mixture models: Inference and applications to clustering*. New York:
870 M. Dekker; 1988 Jul.

871 (68) Davis RE. Drifter observations of coastal surface currents during CODE: The method and
872 descriptive view. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1985 May 20;90(C3):4741-55.
873 <https://doi.org/10.1029/JC090iC03p04741>

874 (69) Novelli G, Guigand CM, Cousin C, Ryan EH, Laxague NJ, Dai H, Haus BK, Özgökmen TM. A
875 biodegradable surface drifter for ocean sampling on a massive scale. *Journal of Atmospheric and*
876 *Oceanic Technology*. 2017 Nov;34(11):2509-32. <https://doi.org/10.1175/JTECH-D-17-0055.1>

877 (70) Niiler PP, Sybrandy AS, Bi K, Poulain PM, Bitterman D. Measurements of the water-following
878 capability of holey-sock and TRISTAR drifters. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research*
879 *Papers*. 1995 Nov 1;42(11-12):1951-64. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00076-3](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00076-3)

880 (71) Molinari R, Kirwan Jr AD. Calculations of differential kinematic properties from Lagrangian
881 observations in the western Caribbean Sea. *Journal of Physical Oceanography*. 1975
882 Jul;5(3):483-91. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1975\)005%3C0483:CODKPF%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1975)005%3C0483:CODKPF%3E2.0.CO;2)
883

884 (72) Cunningham A, Buonaccorsi GA. Narrow-angle forward light scattering from individual algal
885 cells: implications for size and shape discrimination in flow cytometry. *Journal of plankton research*.
886 1992 Jan 1;14(2):223-34. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.2.223>
887

888 (73) Peperzak L, Zetsche EM, Gollasch S, Artigas LF, Bonato S, Créach V, Vré PD, Dubelaar GB,
889 Henneghien J, Hess-Erga OK, Langelaar R. Comparing flow cytometry and microscopy in the
890 quantification of vital aquatic organisms in ballast water, *Journal of Marine Engineering &*
891 *Technology*. <https://doi.org/10.1080/20464177.2018.1525806>
892

893 (74) Menden-Deuer S, Lessard EJ. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and
894 other protist plankton. *Limnology and oceanography*. 2000 May;45(3):569-79.
895 <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
896

897 (75) Foladori P, Quaranta A, Ziglio G. Use of silica microspheres having refractive index similar to
898 bacteria for conversion of flow cytometric forward light scatter into biovolume. *Water research*. 2008
899 Aug 1;42(14):3757-66. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.06.026>
900

901 (76) Marrec P, Grégori G, Doglioli AM, Dugenne M, Della Penna A, Bhairy N, Cariou T, Hélias
902 Nunige S, Lahbib S, Rougier G, Wagener T. Coupling physics and biogeochemistry thanks to
903 high-resolution observations of the phytoplankton community structure in the northwestern
904 Mediterranean Sea. *Biogeosciences*. 2018 Mar 15;15(5):1579-606.
905 <https://doi.org/10.5194/bg-15-1579-2018>
906

907 (77) Tzortzis R, Doglioli AM, Messié M, Barrillon S, Petrenko AA, Izard L, Zhao Y, d'Ovidio F, Dumas
908 F, Gregori G. The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern
909 Mediterranean Sea. *Biogeosciences*. 2023 Aug 22;20(16):3491-508.
910 <https://doi.org/10.5194/bg-20-3491-2023>
911

912 (78) Clarke KR, Green RH. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. Marine
913 Ecology Progress Series. 1988 Jun 30:213-26. <https://doi.org/10.5194/essd-4-149-2012>

914

915 (79) Clarke KR, Warwick RM. Change in marine communities. An approach to statistical analysis
916 and interpretation. 2001 Jun;2:1-68.

917

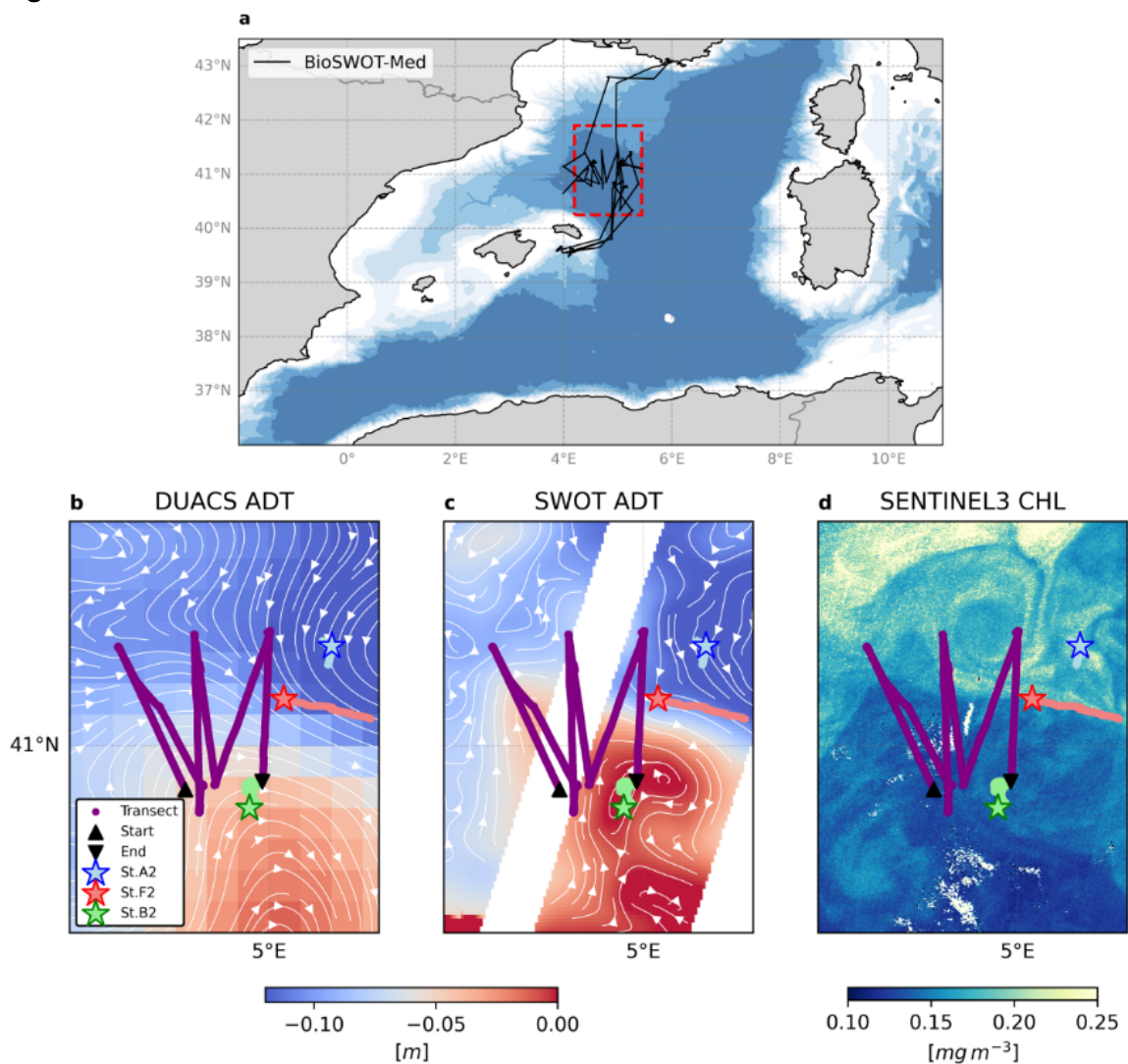
918 (80) Oms Laurina, Messié Monique, Doglioli Andrea, Aude Joel, Karine Leblanc, Maristella Berta,
919 Ludivine Grand, Elvira Pulido-Villena, Grégori Gérald (2026). Flow cytometry dataset from the
920 BioSWOT-Med cruise. SEANOE. <https://doi.org/10.17882/111629>

921

922

923

924 Figures

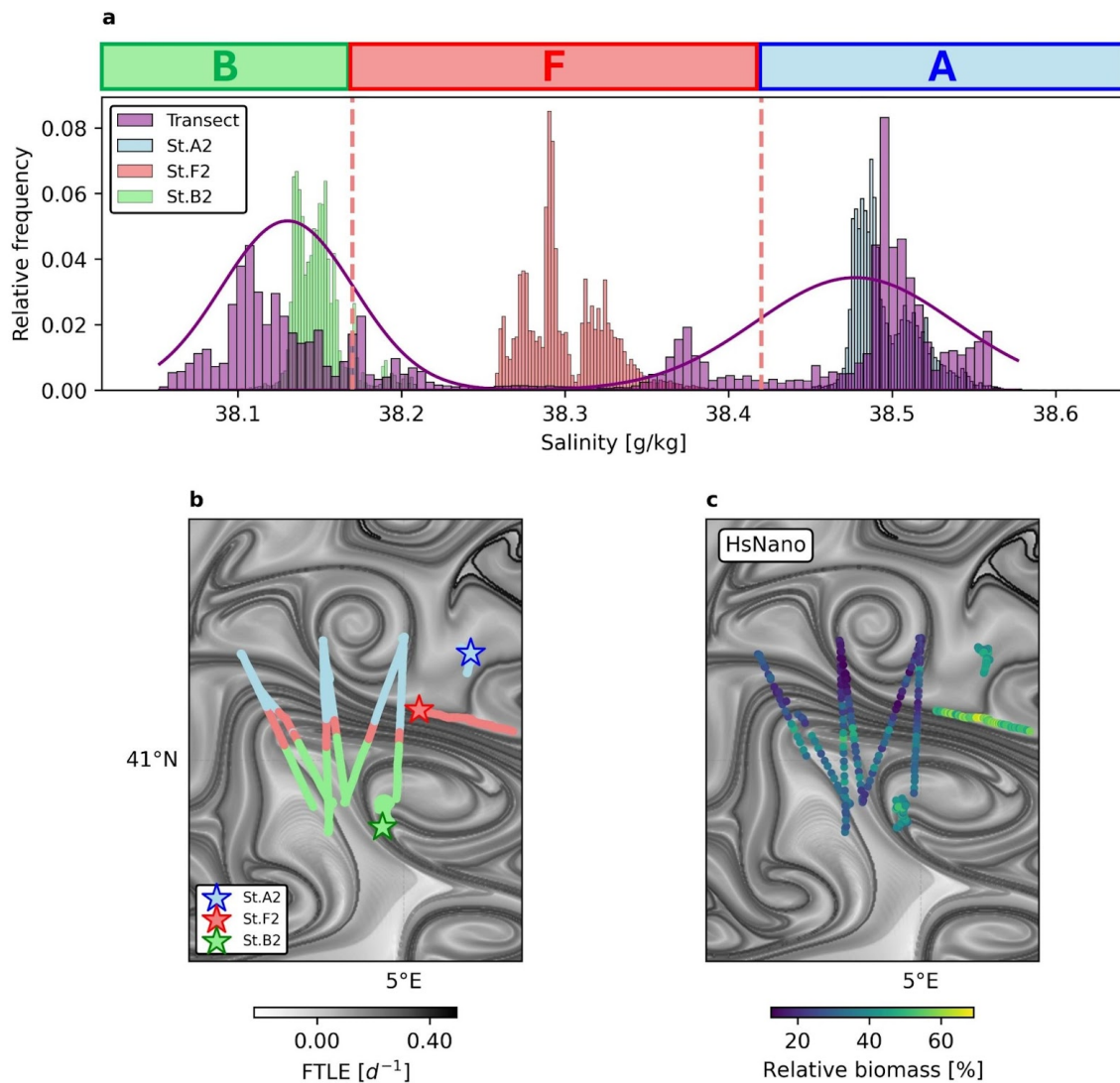


925

926

927 **Fig. 1.** Study area and sampling strategy. **a** BioSWOT-Med sampling region. The black line
928 represents the ship's track during the entire cruise, while the red box delineates the area presented
929 in panels **b**, **c**, and **d**. Panels **b** and **c** display respectively the Absolute Dynamic Topography (ADT)

930 from DUACS 2023 and SWOT on May 5 (date for which satellite image of chlorophyll is available).
 931 Current streamlines are shown in white. Panel **d** displays the surface chlorophyll concentration
 932 (CHL) from OLCI/Sentinel-3A/B on May 5. The purple line indicates the adaptive cross-front transect
 933 strategy performed on April 29–30 using daily SWOT imagery, which provided a finer-scale view of
 934 the front, combined with *in situ* measurements. The eastward-moving frontal jet (Fig. A2 and A3)
 935 guided the alignment of the cross-front transect with a specific angular delay to follow its evolution
 936 (black triangles mark the transect direction). Additionally, three 24h drifting stations were performed
 937 (green, red, and blue stars and lines): B2 (May 5), F2 (May 6), and A2 (May 7). Notably, at the F2
 938 station located within the front, the ship drifted eastward with the frontal jet aligning with current
 939 streamlines and chlorophyll distribution (star positions indicate the beginning of stations). The
 940 stations are named according to the cruise convention.



941

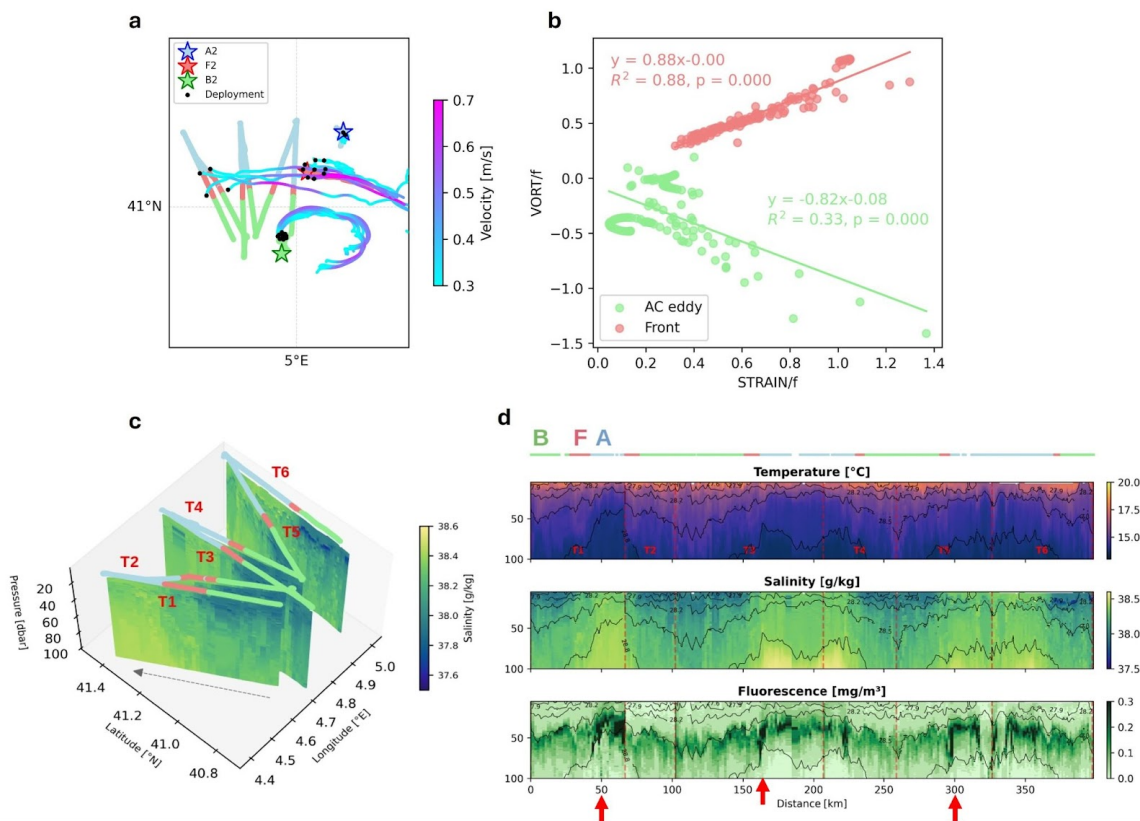
942 **Fig. 2.** Identification of the front. **a** Frequency histograms of the absolute *in situ* salinity along the
 943 cross-front transect (purple bars) and at each station: A2 (blue bars), F2 (red bars), and B2 (green
 944 bars). The width of the bars was adjusted to reflect the larger number of data collected during the
 945 stations. The purple curve represents the fitted salinity distribution for the cross-front transect,

946 modeled as a Gaussian mixture. The vertical red dashed lines represent the salinity values at the
 947 boundaries of the front (F), corresponding to the lower and upper limits of the 1-sigma confidence
 948 interval for the A and B Gaussians, respectively. **b** Resulting map of the cross-front transect, colored
 949 according to the salinity criterion and stations, overlaid on SWOT FTLE on April 29 (the first day of
 950 the cross-front transect). The three stations are also shown (star positions indicate the beginning of
 951 stations). **c** Example of relative biomass percentage for one cytometric phytoplankton group:
 952 HsNano, along the cross-front transect and at stations, overlaid on the same SWOT FTLEs.

953

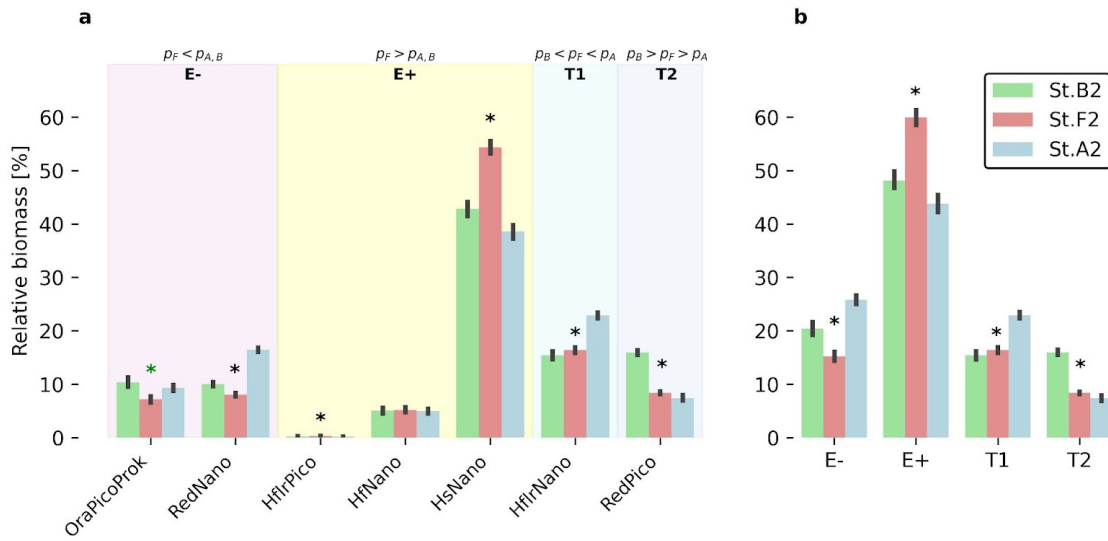
954

955



956

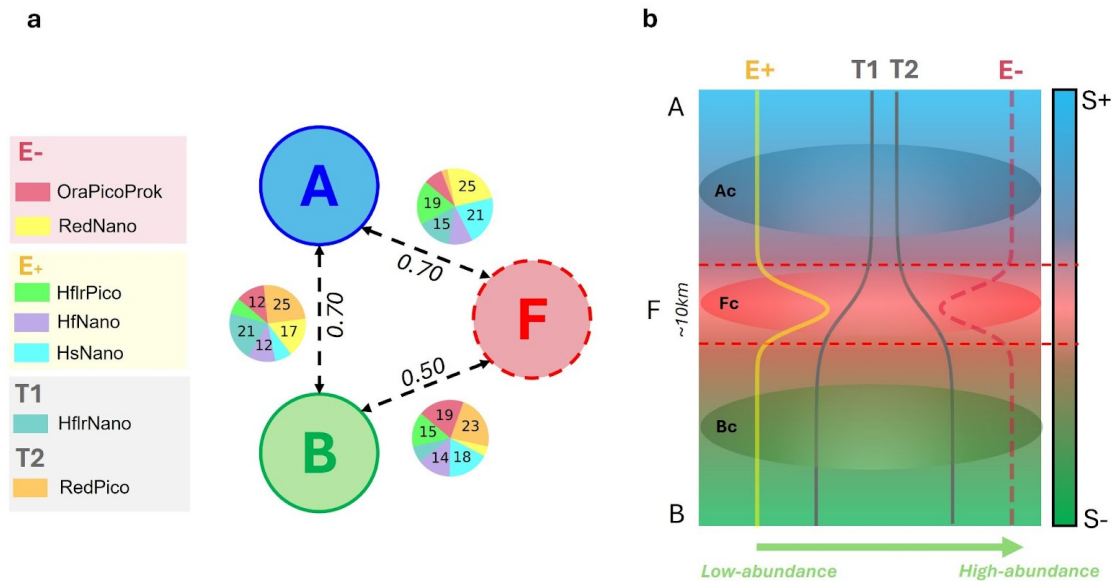
957 **Fig. 3.** Frontal dynamics. **a** Surface drifter trajectories deployed along the front and the anticyclonic
 958 eddy, for the period April 23 - May 7, 2023. Black dots indicate deployment positions, while the
 959 colorbar indicates the speed (m/s) of drifters. Superimposed are the cross-front transect and water
 960 mass stations colored as in Fig. 2. **b** Normalized vorticity and strain (relative to the front and B region
 961 parameter) derived from drifter trajectories collected on May 5, 6 and 7 within the front and B region.
 962 **c-d** MVP vertical profiles collected along the cross-front transect (T1 to T6). The MVP was deployed
 963 down to 350 m depth to measure temperature, salinity, and fluorescence. Only the upper 100 m are
 964 shown here to emphasize surface and subsurface structures. Regions A, F, and B, identified from
 965 TSG salinity, are indicated on the surface above the transects. Red arrows indicate intensified SCM
 966 within the front F.



967

968 **Fig. 4.** Phytoplankton community composition. **a** Relative biomass proportions of each cytometric
 969 phytoplankton group averaged for stations A2 (p_A), F2 (p_F), and B2 (p_B) (vertical color spans indicate
 970 the classification of phytoplankton groups into transient and edge groups). Transient groups (T:
 971 HflrNano, RedPico) are those with p_F values between p_B and p_A (T1: if $p_B < p_A$, T2: if $p_B > p_A$), while
 972 edge groups (E: OraPicoProk, RedNano, HsNano, HfNano, HflrPico) are characterized by p_F values
 973 either lower (E-) or higher (E+) than both p_A and p_B . HfNano was classified as E+ despite a lack of
 974 significant percentage increase at F2 due to its lack of biomass decrease at F2 relative to
 975 conservative mixing (Suppl. Fig. C4). **b** Relative proportions of transient (T) and edge (E) groups
 976 across the three stations. Error bars indicate 95% confidence intervals. A Mann-Whitney test was
 977 conducted with 101 samples for station A2, 85 for station F2, and 94 for station B2. Black stars
 978 indicate a significant difference in relative biomass at F2 compared to both A2 and B2 ($p < 0.01$).
 979 The blue star indicates a significant difference at F2 only compared to A2, for the HfNano group.
 980 The green star indicates a significant difference at F2 only compared to B2, for the OraPicoProk
 981 group. Note that, based on abundance (Fig. C2), we classified OraPicoProk, RedPico, and
 982 RedNano as “major” groups, and HflrNano, HfNano, HsNano, and HflrPico as “minor” groups.

983



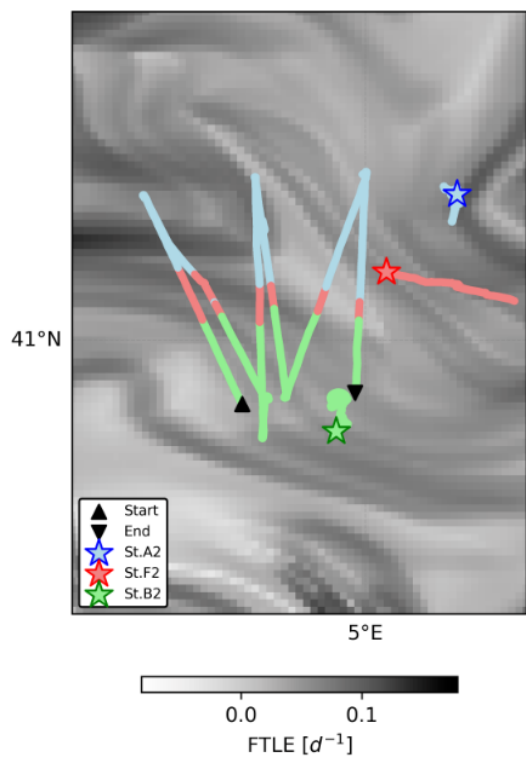
984

985 **Fig. 5.** Frontal phytoplankton community characterization. **a** Results of the ANOSIM (dashed black
 986 arrow) and SIMPER (pie charts) statistical analyses of station data. The R statistical values from
 987 ANOSIM are shown on the dashed black arrows for each pairwise comparison (contrasting stations
 988 A2-B2, A2-F2, B2-F2), indicating the separation of three distinct phytoplankton communities
 989 corresponding to regions A, F, and B. Pie charts display the percentage contributions of
 990 phytoplankton groups to the differences between these communities, as determined by SIMPER
 991 analysis. **b** Schematic conclusion of the eastward frontal system sampled during BioSWOT-Med.
 992 The A community (Ac) is found in the saltier water mass (A region, S+), the B community (Bc) in the
 993 fresher water mass (B region, S-), and the F community (Fc) in the haline gradient between A and B
 994 (F region). The A and B communities differ primarily due to opposite trends in T1 and T2 groups. In
 995 contrast, the F community is characterized by a higher proportion of E+, encompassing diverse
 996 low-abundance phytoplankton groups, and a lower representation of E-, the high-abundance group.

997

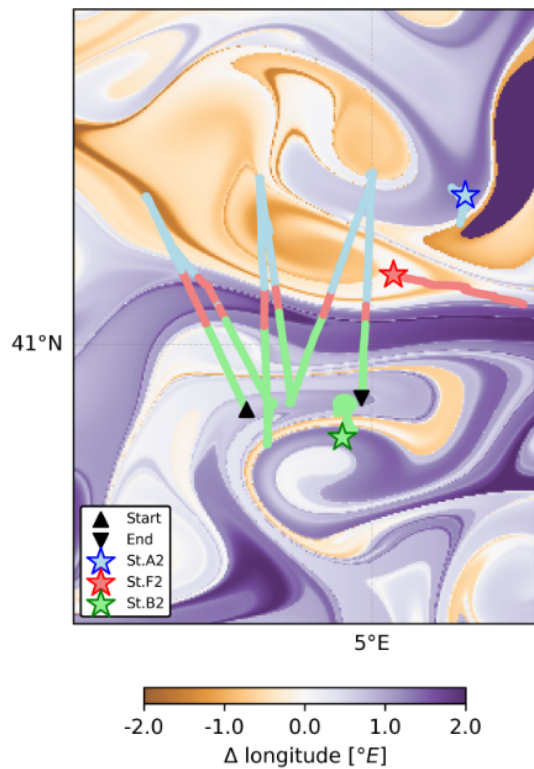
998 Supplementary information

999 A - Physical description of the study area



1000

1001 **Supplementary Fig. A1.** “Before SWOT” satellite characterization of the frontal region. Resulting
 1002 map of the cross-front transect regions from the GMM method, colored as in Fig. 2, overlaid on
 1003 DUACS 2023 FTLEs [d^{-1}]. At the scale of the front identified during BioSWOT-Med (~10 km),
 1004 DUACS Lagrangian products lack sufficient resolution to effectively identify it, while it is clearly
 1005 possible with the FLTE product including SWOT data (Fig. 2b-c). The three stations are also shown
 1006 (star positions indicate the beginning of stations).



1007

1008 **Supplementary Fig. A2.** “With SWOT” satellite characterization of the frontal region. Resulting map
 1009 of the cross-frontal transect regions from the GMM method, colored according to the salinity criterion
 1010 and stations (Fig. 2), overlaid on SWOT backward-advected longitude [°E], for 15 days starting from
 1011 April 29 (first day of the cross-frontal transect). A positive value indicates eastward transport of the
 1012 fluid (purple), while a negative value represents westward transport (orange). The three stations are
 1013 also shown (star positions indicate the beginning of stations). The red section of the cross-front
 1014 transect (F) aligns well with the frontal region highlighted by the advected longitude in purple. Note
 1015 that the F2 station appears in the orange region on this map due to the temporal dynamics of the
 1016 front. This reflects the difference between the period of the cross-transect (April 29–30), represented
 1017 by this map, and the period when the stations were sampled (May 5, 6, and 7), during which the
 1018 front had shifted slightly northward (see Suppl. Fig. A3).

1019 **B - Nutrient data**

1020

1021

1022

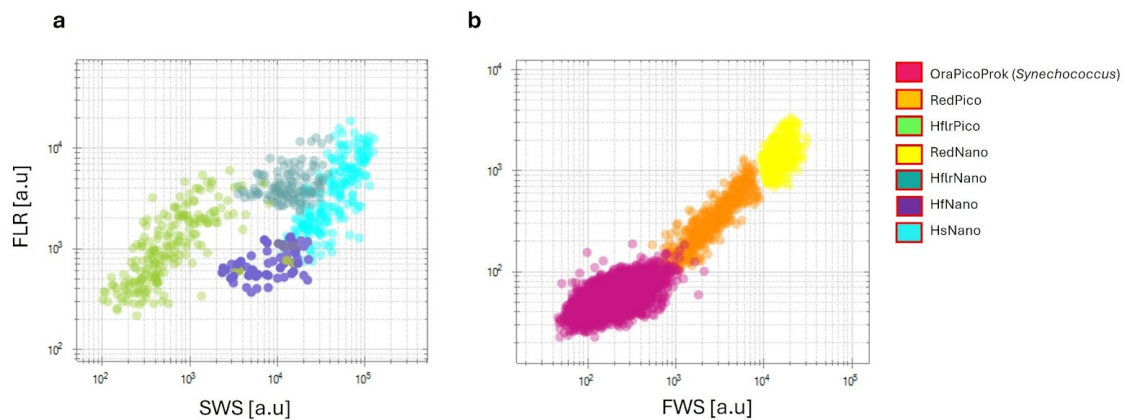
Supplementary Table B1. Surface and subsurface concentrations of nitrate (N) and phosphate (P). Surface concentrations are averaged over the upper 20 m, while subsurface concentrations are averaged over the euphotic layer, corresponding to 64 m at station A2 and 72 m at stations F2 and B2. Nutrient samples were collected from Niskin bottles and analyzed onboard within 2 to 12 h using a segmented flow analyzer (Aminot & K erouel, 2007). Four profiles per station were collected in the surface and subsurface layers with high vertical resolution: at 2 and 5 m, then every 10 m down to 100 m.

		A2	F2	B2
N [μM]	Surface layer	0.068 \pm 0.098	0.040 \pm 0.069	0.012 \pm 0.022
	Euphotic layer	1.10 \pm 0.23	0.42 \pm 0.15	0.11 \pm 0.03
P [μM]	Surface layer	0.010 \pm 0.001	0.007 \pm 0.001	0.008 \pm 0.005
	Euphotic layer	0.027 \pm 0.006	0.012 \pm 0.006	0.006 \pm 0.006

1023

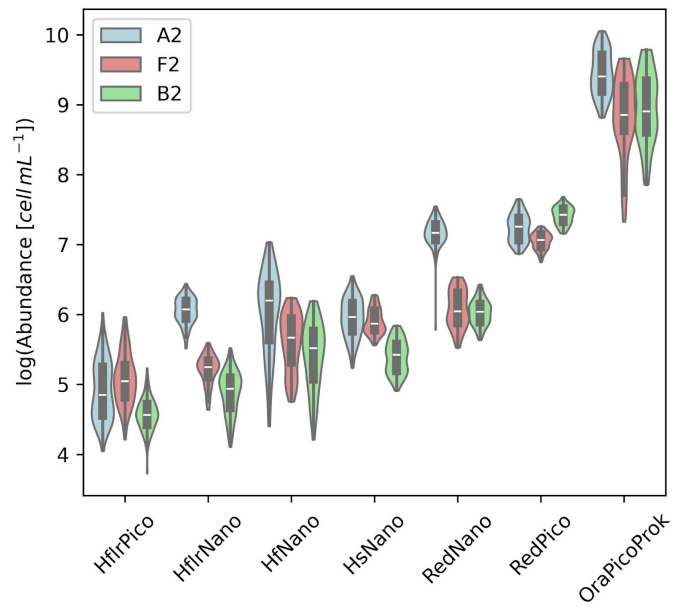
1024

1025 **C - Phytoplankton community**



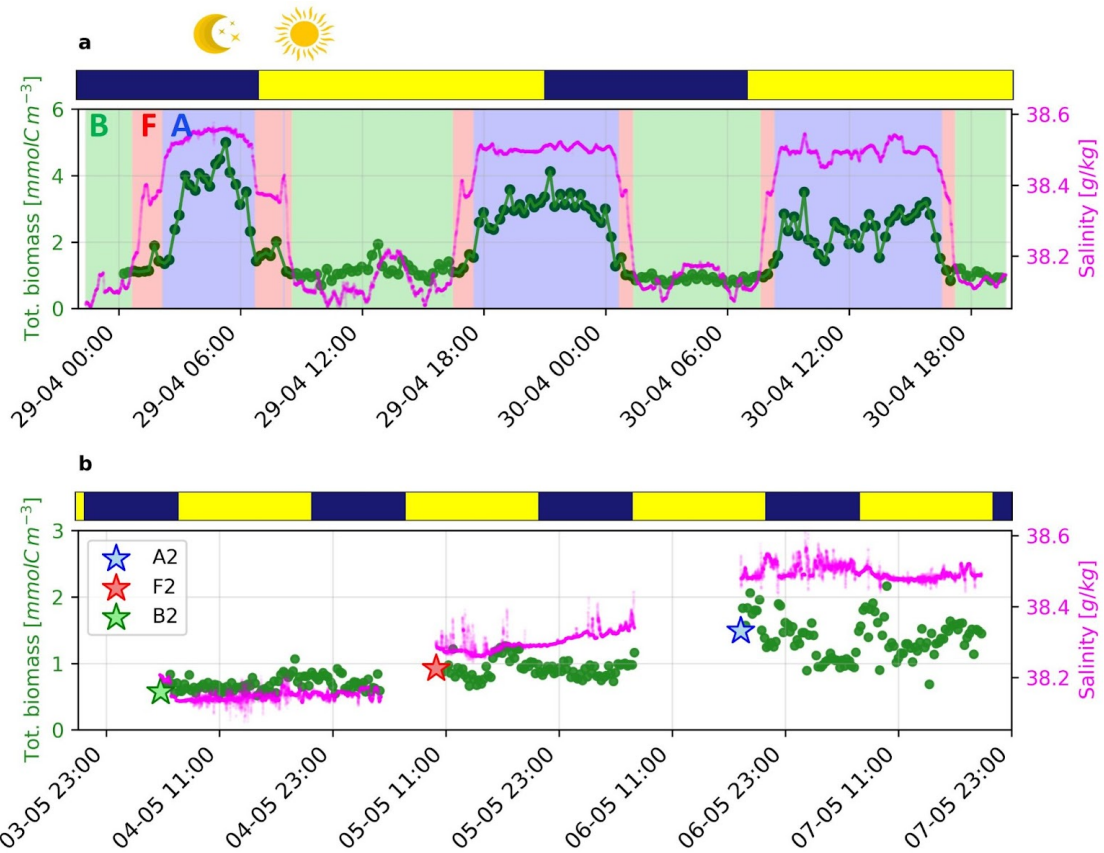
1026

1027 **Supplementary Fig. C1.** Cytograms of the seven phytoplankton groups identified by flow cytometry
 1028 during BioSWOT-Med. These groups were distinguished through an analysis of various cytograms
 1029 combining four key signals: fluorescence (red and orange) and scattering (forward and sideward)
 1030 [arbitrary units, a.u.]. Here, two examples of cytograms are presented. In both cases, the y-axis
 1031 represents the total red fluorescence (FLR) signal recorded for each cell. The x-axis of **a** represents
 1032 the total sideward scatter signal (SWS), while in **b** it corresponds to the forward scatter signal
 1033 (FWS).



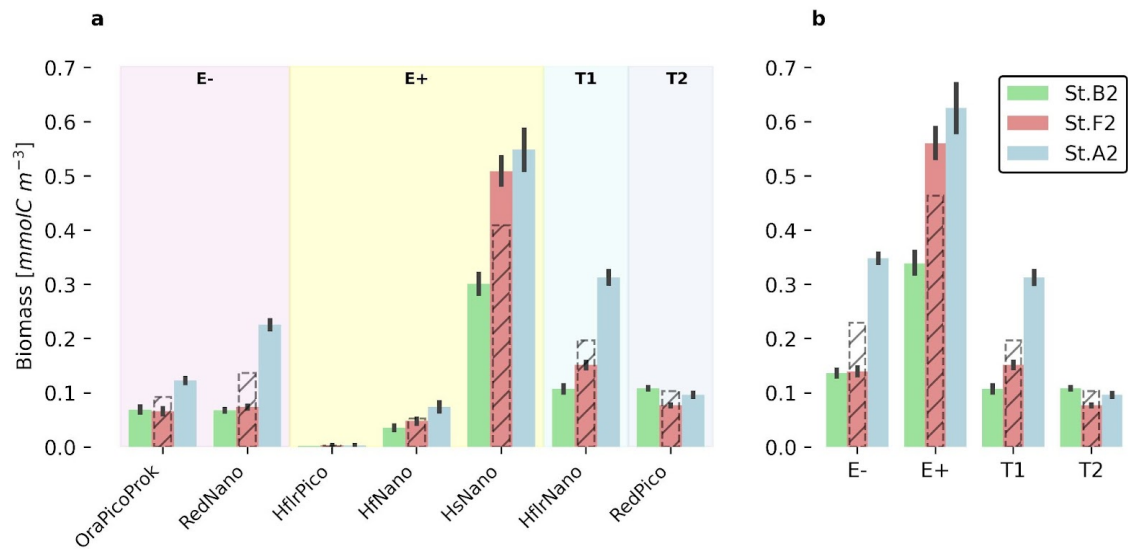
1034

1035 **Supplementary Fig. C2.** Phytoplankton group abundance at stations A2, F2, and B2. We classified
 1036 OraPicoProk, RedPico, and RedNano as “major” groups, and HflrNano, HfNano, HsNano, and
 1037 HflrPico as “minor” groups.



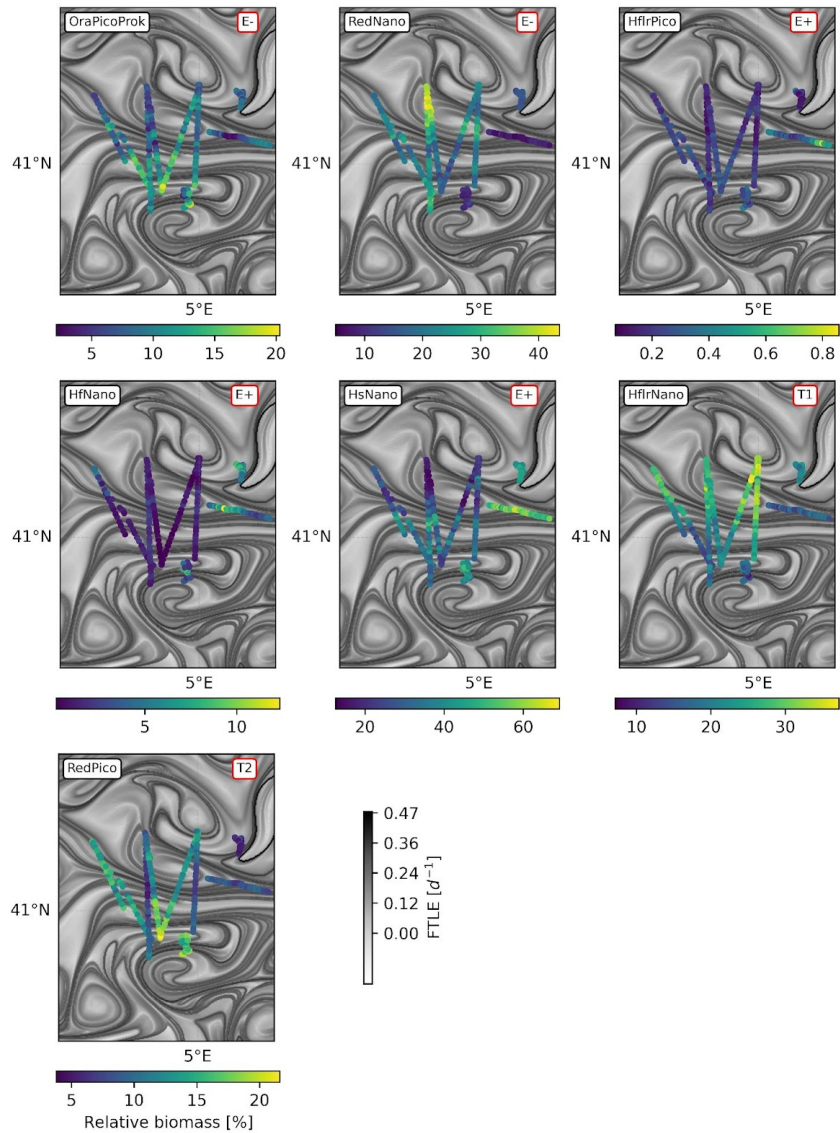
1038

1039 **Supplementary Fig. C3.** Time series of total cytometric biomass (green) and absolute salinity
 1040 (pink). **a** Cross-front transect. The background color gradient represents the three regions (A in blue,
 1041 F in red and B in green) identified based on the salinity criterion (Fig. 2). Note the salinity signature,
 1042 characterized by a short-lived plateau around 38.4 g/kg within F. **b** Station A2, F2, B2 (star positions
 1043 indicate the beginning of stations). The color bar above panels (a) and (b) indicates the diurnal
 1044 cycle, with daytime shown in yellow and nighttime in blue.



1045

1046 **Supplementary Fig. C4.** Phytoplankton biomass. **a** Mean biomass of each cytotmetric
 1047 phytoplankton group in A2, F2, and B2. **b** Mean biomass of transient (T) and edge (E) groups in A2,
 1048 F2, and B2. Error bars indicate 95% confidence intervals. The grey hatched bars represent the
 1049 biomass resulting from a conservative mixing of A2 and B2 biomass. This was calculated using the
 1050 salinity-based mixing ratio (α) within F2: $\alpha = \frac{S_{F2} - S_{B2}}{S_{A2} - S_{B2}}$; where S is the mean salinity within stations
 1051 A2, F2 and B2. α is equal to 0.44, indicating a nearly 1:1 mixing. When the hatched bar is higher
 1052 than the F2 bar, it indicates a lower observed biomass than would have resulted from conservative
 1053 mixing. This suggests that E-, T1, T2 are negatively affected by frontal conditions (due to e.g.,
 1054 increased grazing or subduction/dilution). Conversely, E+ are close to mixed A2/B2 biomass or
 1055 above. Overall, our results indicate that E+ taxa are the “winners” at the front; not by reaching
 1056 biomass maxima, but by not being disadvantaged by frontal conditions.



1057

1058 **Supplementary Fig. C5.** Phytoplankton community distribution. Biomass percentages along the
 1059 cross-front transect and at stations of each phytoplankton group, overlaid on SWOT FTLEs [d⁻¹] on
 1060 April 29. The red box indicates the type of phytoplankton (E+, E-, T1 or T2) relative to the previous
 1061 analysis (cf. Fig. 3 and Suppl. C4).

1062

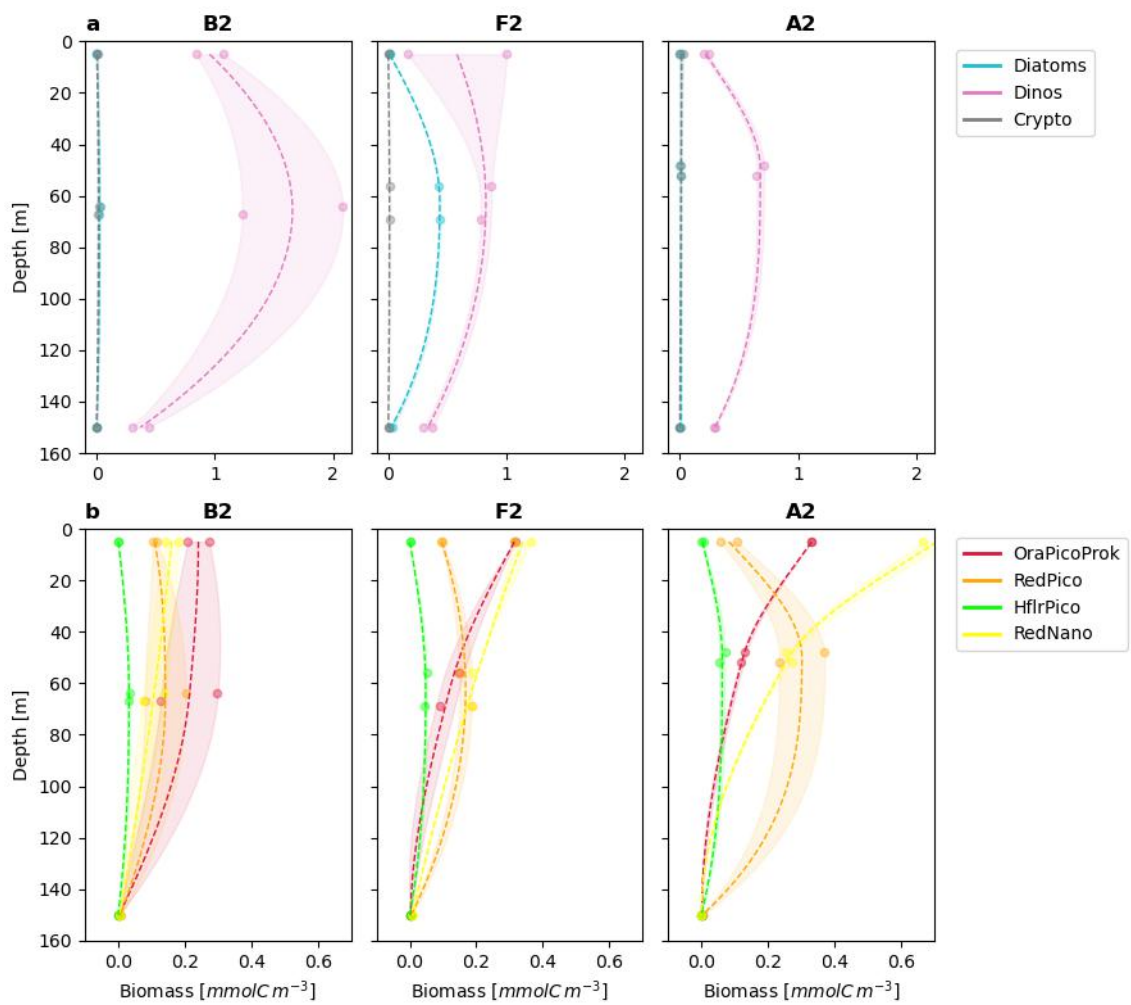
1063

1064

Supplementary Table. C1. Mean Euclidean distances within and between normalized biomass proportions of stations A2, F2, and B2. Calculating the mean distances across all data points yields an average distance of 2.61 ± 1.16 for data points that belong to the same station, and 4.15 ± 0.95 for data points that belong to different stations.

	A2 (N=103)	F2 (N=85)	B2 (N=94)
A2	2.56 ± 1.17		
F2	4.16 ± 1.09	2.48 ± 1.16	
B2	4.13 ± 0.80	3.60 ± 1.10	2.78 ± 1.12

1065



1066

1067 **Supplementary Fig. C6.** Vertical profiles of phytoplankton biomass at the surface (5 m), at the DCM
1068 (detected on board using the CTD-mounted fluorometer), and at 150 m, within the three stations.
1069 Samples were collected using 12 L Niskin bottles attached to a CTD rosette. **a** Cryptophytes and
1070 microphytoplankton detected by optical microscopy (not detected by flow cytometry). **b** Pico- and
1071 nanophytoplankton detected by conventional flow cytometry. Curves represent the smoothed and
1072 interpolated mean of the two replicates at each depth. The shaded area represents the standard
1073 deviation at each depth.

1074 **Supplementary methods**

1075 **Supplementary Note 1.** Samples for microphytoplankton (Fig. C6a) were collected in 250 mL
1076 amber glass bottles and fixed with 0.8 mL acidified Lugol and stored at 4°C until counting. At the
1077 laboratory, 100 mL of samples were sedimented in an Utermöhl column for 48h and then counted
1078 with a TE-2000 Nikon inverted light microscope. Cell abundances were converted into C biomass by
1079 using each taxon's average dimensions as described by Leblanc et al. (2012)¹.

1080 Samples for pico and nanophytoplankton (Fig. C6b) were fixed with glutaraldehyde-pluronic (20 µL +
1081 1,980 µL sample), incubated 30 min in the dark, flash-frozen in liquid nitrogen, and stored at –80°C
1082 until conventional flow cytometry analysis (Fig. C6b). Samples were then run on board using a
1083 CytoFLEX instrument (Beckman Coulter) to discriminate phytoplankton groups based on their
1084 orange and red fluorescence signatures, and to quantify the number of cells in each group (software
1085 CytExpert). Abundances from conventional flow cytometry were converted to carbon biomass using
1086 mean carbon content (Qc) from corresponding phytoplankton groups measured by automated flow
1087 cytometry (OraPicoProk, RedPico, HflrPico, RedNano). Groups that were not detected at the
1088 surface are omitted to allow comparison with the surface layer. Due to differing instruments,
1089 methods, and number of samples, data from flow cytometry samples are not directly comparable to
1090 data presented in the paper.

1091

1092 **Supplementary References**

1093 (1) Leblanc K, Arístegui J, Armand L, Assmy P, Beker B, Bode A, Breton E, Cornet V, Gibson J,
1094 Gosselin MP, Kopczynska E. A global diatom database—abundance, biovolume and biomass
1095 in the world ocean. *Earth System Science Data*. 2012 Nov 22;4(1):149-65.
1096 <https://doi.org/10.5194/essd-4-149-2012>
1097

1098

1099

1100

1101

1102

1103

1104

1105

1106

1107

1108