

---

MASTER SCIENCES DE LA MER

Parcours : Océanographie Physique et Biogéochimique

Laurina OMS

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

Rapport de Stage réalisé au sein du laboratoire : Institut Méditerranéen  
d'Océanologie (M.I.O)

Sous la direction de : Gérald Grégori et Andrea Doglioli

Année universitaire : 2021-2022

## **Remerciements**

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué au bon déroulé de mon stage et qui m'ont aidé lors de la rédaction de ce mémoire.

Tout d'abord ce stage a été financé par le programme TOSCA du CNES dans le cadre du projet SWOT-AdAC ([www.swot-adac.org](http://www.swot-adac.org)). Je remercie donc le CNES pour leur participation à la réussite de ce stage.

J'exprime toute ma reconnaissance à mes encadrants Gérard Grégori et Andrea Doglioli, pour leur bienveillance et leur humanité tout au long du stage. Merci pour leur partage et leurs conseils qui m'ont permis d'aller plus loin dans mes réflexions à la fois scientifiques et personnelles. Merci de m'avoir donné la chance de mener ce stage, me donnant encore plus l'envie de poursuivre dans la recherche en Océanographie.

Je tiens également à remercier Roxane Tzortzis pour sa présence et son aide durant le stage ainsi que Francesco d'Ovidio pour ses précieux conseils qui ont enrichi ma rédaction.

Enfin je remercie toutes les personnes que j'ai rencontrées dans le cadre de ce stage, qui ont rendu cette expérience d'autant plus vivante.

## Résumé

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

## Abstract

Ocean circulation is an important factor to take into account in the distribution of phytoplanktonic organisms. The behavior of their communities have major consequences on a global scale. Observations *in situ*, satellite observations and numerical modelling have shown that the fine-scale ocean circulation strongly influences phytoplankton dynamics. Most of these results concern the surface layer. However, along the water column, phytoplankton layers are formed where production can be very high. The core of the work presented here is therefore the study of these deep layers at fine scales. Cytometric and physical data from PROTEVSMED-SWOT (2018) and CALYPSO (2022) campaigns adopting a Lagrangian approach are analyzed. The results show that the deep phytoplankton layers are also forced by the type of physical structure present. On both sides of a front we observe a bimodal distribution of phytoplankton communities, while in an eddy we observe a patch distribution of phytoplankton communities at the surface as well as at depth. These results demonstrate the thinness with which biological and physical processes of interest must be followed to understand the functioning of living organisms, especially in a three-dimensional space.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>7</b>
2.1	Présentation des campagnes . . . . .	7
2.2	Mesures physiques <i>in situ</i> . . . . .	7
2.3	Mesures biologiques <i>in situ</i> . . . . .	8
2.3.1	Principe de la cytométrie en flux . . . . .	8
2.3.2	Protocoles d'échantillonnage à bord . . . . .	9
2.4	Mesures satellites . . . . .	10
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>11</b>
3.1	Caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques des zones d'étude . . . . .	11
3.2	Caractérisation et répartition des groupes phytoplanctoniques par cytométrie en flux .	12
3.3	Identification des structures phytoplanctoniques sur la verticale . . . . .	15
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>17</b>
4.1	Dynamiques des structures de fines échelles pendant les campagnes . . . . .	17
4.2	Couplage biophysique : dans une région frontale et dans une région tourbillonnaire . .	20
4.3	Identification des scénarios de formation de couches phytoplanctoniques profondes . .	21
<b>5</b>	<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>23</b>
	<b>Références</b>	<b>24</b>

# 1 Introduction

La circulation océanique est un facteur important à considérer dans la distribution des organismes marins. La dynamique des masses d'eau affecte non seulement la disponibilité des ressources telles que les nutriments et la lumière mais aussi le transport des organismes. De nombreuses questions naissent à propos des échelles spatio-temporelles à prendre en compte pour étudier l'étroit couplage existant entre la physique de l'océan et les organismes y vivant. Toute la complexité de cette étude réside dans le caractère éphémère et dynamique à la fois des phénomènes physiques se mouvant dans le temps et l'espace et des organismes biologiques soumis aux lois du vivant. Cette complexité est révélée à l'instar de l'évolution de la compréhension de la circulation océanique. En effet entre les années 40 à aujourd'hui la vision de la circulation a évolué d'un océan parcouru par des courants stables, selon les modèles classiques de Sverdrup, Stommel et Munk proposant une circulation stationnaire à un océan possédant une forte caractéristique tourbillonnaire, avec une variabilité spatio-temporelle conséquente. Cette évolution a été permise par le développement d'instruments tels que les bouées dérivantes, de méthodes numériques et de l'imagerie satellitaire. Une des composantes biologiques de l'océan particulièrement impactée par la circulation océanique est le phytoplancton. Ces micro-organismes jouent un rôle clé dans le fonctionnement de la planète. En effet ils sont responsables d'environ la moitié de la production primaire globale, par le processus de photosynthèse qui fixe le carbone inorganique (issu du CO<sub>2</sub>) pour ensuite le transmettre sous forme de carbone organique aux échelons supérieurs du réseau trophique. La photosynthèse constitue donc un puits de CO<sub>2</sub>, mais aussi une source d'O<sub>2</sub>. On estime notamment que le phytoplancton est à l'origine de 50% de l'O<sub>2</sub> atmosphérique produit par photosynthèse chaque année (Field *et al.*, 1998). Le phytoplancton est donc un maillon clé dans la compréhension des grands cycles biogéochimiques tels que le cycle du carbone et d'autres éléments biogéniques. Le phytoplancton assure en grande partie la pompe biologique du carbone et en conséquent supporte la vie marine et devient aussi un maillon clé pour comprendre les organisations écologiques dans l'océan. Or dans le contexte du réchauffement climatique son rôle devient fondamental. Cependant, la diversité phytoplanctonique dans l'océan est immense et de nombreux mystères demeurent sur le comportement de ses communautés. La mer Méditerranée illustre bien la notion de "Paradoxe du Plancton" : comment une telle diversité peut-elle régner face au peu de ressources disponibles ? Comment tant d'espèces différentes peuvent-elles coexister en contradiction avec le principe d'exclusion compétitive ? Mais de façon générale un nombre limité de groupes fonctionnels phytoplanctoniques (ensembles d'espèces possédant un rôle bien défini dans leur milieu) est observé dans presque toutes les régions du globe. Ces groupes dominent leurs niches écologiques à certains moments mais leur dynamique est encore mal comprise aujourd'hui. Une façon de répondre à ces questions est d'étudier comment la distribution du phytoplancton se produit et qu'est-ce qui la contrôle. Une partie de la réponse repose sur l'étude du couplage entre la physique et la biologie. Plusieurs approches sont possibles et dépendent du choix de l'échelle spatio-temporelle à laquelle les observations sont réalisées. Or il est important de considérer les différentes échelles auxquelles le phytoplancton est soumis. A l'échelle d'un bassin sa dynamique est contrôlée par le pompage d'Ekman (Lévy, 2008) et la production dépend surtout des saisons et de la latitude. En revanche aux plus fines échelles (mésos- et submésos-échelle) la dynamique du phytoplancton est régie par l'advection verticale

et horizontale, elle-même contrôlée par une circulation tridimensionnelle associée soit aux tourbillons baroclines soit aux processus de frontogénèse et de frontolyse (Lévy, 2008). A ces plus fines échelles, la production est très variable et les observations satellites ont révélé que les concentrations de phytoplancton en surface ne sont pas homogènes et forment des mosaïques. Notamment d'après Lévy *et al.* (2001), une erreur de plus 50% sur le calcul de la production primaire est estimée si l'on ne prend pas en compte la submésos-échelle. Yoder *et al.* (1994) ont étudiés les mosaïques de *Rhizosolenia* observées lors des campagnes JGOFS (*Joint Global Ocean Flux Study*) de l'été 1992 dans le Pacifique équatorial. Ces mosaïques sont observées au niveau d'un front séparant deux masses d'eau. Cette étude a montré que ces fronts correspondaient à des sites d'intense activité biologique. D'autres études s'appuyant sur des données *in situ* confirment cela. Hitchcock *et al.* (1993) ont découvert à l'aide de transects des maximums de chlorophylle autour d'un "anneau chaud" du Gulf Stream, et Strass (1992) des mosaïques de fortes concentrations en chlorophylle dans l'Atlantique Nord associées à un front. Ces observations sont le résultat de la dynamique fortement non-linéaire de la circulation océanique, qui peut s'appréhender en plusieurs sous-échelles. Les vortex ou tourbillons représentent l'échelle à laquelle la rotation devient assez importante pour créer un effet de frontière, ils sont de l'ordre de la mésos-échelle (10 à 100km). Si le tourbillon est capable de piéger de l'eau pour une période de temps assez longue on parle de structure cohérente qui est donc perméable aux flux de particules (Provenzale, 1999). Les fronts ou filaments sont considérés comme de la submésos-échelle (1 à 10km), ils sont formés par la déformation de l'écoulement du fluide et sont caractérisés par de forts gradients de vitesse (Hoskins, 1982). Dans le cas des filaments ou fronts, on est dans une dynamique agéostrophique, marquée par d'intenses vitesses verticales (Lévy, 2008). Or dans l'océan de forts gradients de vorticité potentielle au niveau des bords des structures telles que les tourbillons ou au niveau des fronts sont observés (Barceló-Llull *et al.*, 2021). Cela a deux effets importants : tout d'abord ce fort gradient, s'il est supérieur à la dissipation, constitue une barrière contre le transport mais aussi une zone présentant des courants verticaux (Barceló-Llull *et al.*, 2021). Les structures de (sub)mésos-échelle agissent donc sur les communautés biologiques en formant des niches écologiques dynamiques et en contraignant le transport des nutriments et des cellules (d'Ovidio *et al.*, 2010) à la fois sur l'horizontale et sur la verticale. La complexité liée au caractère éphémère et dynamique du couplage physique-biologie de fine échelle requière une réflexion d'étude et de recherche adaptée permettant de suivre l'évolution à différentes échelles des structures physiques et biologiques. C'est pourquoi de nouvelles méthodes d'échantillonnage sont développées, comme par exemple la stratégie Lagrangienne adaptative qui permet de cibler et suivre en temps réel les structures océaniques d'intérêts. C'est ce qui a été employé lors de la campagne OSCAHR (Doglioli, 2015) (*Observing Submesoscale Coupling At High Resolution*) en mer Ligure (Méditerranée occidentale). En effet la combinaison d'observations physiques et biologiques de hautes résolutions *in situ*, de mesures par télédétection et de modélisations numériques a permis une meilleure compréhension de la dynamique biogéochimique et physique de la zone. L'utilisation de ce protocole de suivi, a permis à Marrec *et al.* (2018) de montrer qu'au niveau d'une zone de recirculation anticyclonique d'une masse d'eau, il y a une ségrégation horizontale et verticale des communautés phytoplanctoniques. Un fait intéressant dans cette étude est que cela est visible sur les transitions à court terme lors d'un passage d'un type

d'eau à un autre type d'eau, et par conséquent l'étude de la structure des communautés permet aussi de définir l'origine d'une masse d'eau. L'étude menée par d'Ovidio *et al.* (2010) a mis en avant le rôle des fronts dans la délimitation de niches écologiques. Pour cette étude, une approche Lagrangienne numérique a été employée afin de déterminer l'advection horizontale en surface. Des simulations du transport d'un traceur numérique ont montré qu'il y avait une similitude entre le paysage écologique et le paysage physique. C'est à dire que le front écologique observé est contrôlé par un forçage physique lié à la frontogénèse. Cela signifie que le temps de vie de ces structures physiques de fines échelles est comparable au temps d'apparition du bloom. Or ce temps qui va du jour à la semaine pourrait permettre la mise en place d'interactions biologiques.

La mer Méditerranée peut-être considérée comme un modèle en échelles spatiale et temporelle réduites de la circulation globale. Son étude permet donc de mieux comprendre la dynamique des masses d'eau dans l'océan, à la fois au niveau de la circulation thermohaline de grande échelle, mais aussi au niveau des structures de plus petites échelles dont parle ce rapport. Elle est représentative de l'océan global de par son aspect peu énergétique et son caractère oligotrophe. Notamment, les résultats de la campagne PROTEVSMED-SWOT (*Prévision Océanique, Turbidité, Ecoulements, Vagues et Sédimentologie-Strengths - SWOT*) (Dumas, 2018) au sud des Îles Baléares, dont les perspectives étaient similaires à celles de OSCHAR, appuient le fait que les communautés phytoplanctoniques montrent des abondances contrastées de part et d'autre d'un front. Et donc que les fronts physiques ont un fort effet structurant en formant une barrière hydrodynamique séparant en surface les différents groupes phytoplanctoniques, selon leur affinité avec le type de masses d'eau (Tzortzis *et al.*, 2021). En effet, les fronts en empêchant le mélange de deux masses d'eau aux caractéristiques différentes conduisent au développement d'espèces adaptées de part et d'autre du front. De plus l'étude de Tzortzis *et al.* (2021), a mis en avant que ce front présent au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT est associé à différents régimes de vitesses verticales (up-welling et down-welling). Cependant, les études précédentes montrent des résultats du couplage physique-biologie de fine échelle essentiellement sur la couche de surface. En effet, un manque de données physiques de haute résolution et de données biologiques de haute fréquence sur la verticale empêche la compréhension de ce couplage au sein même d'un front et sur la profondeur. Notamment, le DCM (*Deep Chlorophyll Maximum*), région ubiquiste dans l'océan et importante d'un point de vue biologique et biogéochimique en raison de l'intense activité biologique qui lui est associée, est mal compris. Le DCM est une couche cohérente pouvant faire plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur, situé en règle générale à la profondeur où ni la lumière ni les nutriments ne limitent la croissance phytoplanctonique (Cullen, 2015). Or, ses mécanismes de formations, et les structures biologiques le composant restent aujourd'hui flous pour les scientifiques. D'autres formes profondes de mosaïques existent où un grand nombre de cellules phytoplanctoniques se retrouvent dans un intervalle plus étroit. Durham & Stocker (2012) les définissent comme des couches minces où l'on trouve des agrégations temporellement et spatialement cohérentes de phytoplancton, allant de plusieurs centimètres à quelques mètres d'épaisseur et s'étendant horizontalement sur quelques kilomètres. Comme pour les DCM les dynamiques de formations et écologiques de ces couches fines sont mal connues. L'énigme de ces structures repose sur leur cohérence. En effet, comment de telles structures peuvent-elles persister

face à la dispersion turbulente tendant à l'homogénéisation ? Durham & Stocker (2012) ont proposé différents scénarios plausibles basées principalement sur l'environnement physique et le comportement des cellules à fines échelles. Ces scénarios hypothétiques sont schématisés et expliqués sur la figure 1. Dans ce rapport, l'objectif est d'étudier le forçage de la physique sur la biologie au niveau des couches profondes phytoplanctoniques par comparaison à ce que l'on retrouve au niveau de la surface. Pour cela les données physiques et biologiques des campagnes, PROTEVSMED-SWOT (Dumas, 2018) et CALYPSO (Mahadevan, 2022)<sup>1</sup>, ayant eu lieu autour des Îles Baléares, sont exploitées ici. Ces campagnes déployées dans le cadre d'une dynamique de recherche sur les structures physiques et biologiques de fines échelles permettent d'avoir une vision *in situ* des caractéristiques hydrologiques, hydrodynamiques, et microbiologiques de la région. Cela fournit des données importantes pour le projet BIOSWOT ayant comme objectif d'utiliser les observations haute résolution du satellite SWOT (*Surface Water and Ocean Topography*) qui sera lancé en 2023 pour comprendre les processus biophysiques de fines échelles. SWOT permettra de déterminer la variabilité spatiale et temporelle des caractéristiques océaniques à petite échelle sur des bandes d'environ 120 km de large (d'Ovidio *et al.*, 2019). Au cours des premiers mois après son lancement, le satellite réalisera des croisements d'orbites permettant d'obtenir deux fois par jour des images de la circulation océanique à haute résolution (15km). Notamment, un point de croisement aura lieu au sud des Îles Baléares, d'où l'intérêt de déployer des campagnes comme PROTEVSMED-SWOT dans cette zone. Un des objectifs de ce projet est de reconstruire la dynamique tridimensionnelle de ces processus. Un exemple d'étude à l'issue, pourrait être d'estimer les vitesses verticales afin de reconstruire les flux biogéochimiques et biologiques verticaux. Cela permettra de déterminer l'effet tridimensionnelle des fronts physiques sur la distribution du phytoplancton et notamment valider ou non les différents scénarios de formations des couches profondes mentionnés précédemment. Le défi est donc d'étudier les conditions biophysiques *in situ* et de relier les hypothèses émises sur la figure 1 aux observations de terrains, afin d'apporter de nouvelles connaissances sur la structure des communautés phytoplanctoniques dans les eaux plus profondes par comparaison à ce que l'on retrouve en surface. Il est attendu d'observer un couplage fin entre les caractéristiques physiques de la zone, et les structures biologiques verticales, comme il a déjà été observé en surface. Notamment d'après Clayton *et al.* (2014), lors d'une étude menée dans le front du Kurushio des variations dans les concentrations en chlorophylle, en nutriment et dans la composition des communautés, étaient observées à travers un front et selon la profondeur. Cela renforce donc les hypothèses de formations de couches phytoplanctoniques liées à la dynamique physique de petite échelle. Donc dans ce rapport, les caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques lors des deux campagnes seront comparées, ainsi que les principaux résultats de microbiologie issus d'analyses cytométriques. La finalité étant de relier le tout afin d'obtenir une partie de l'histoire des communautés biologiques au sein des masses d'eau dont la dynamique peut-être extrêmement variable d'une région à une autre. Ainsi que de comprendre l'organisation de ces communautés dans les régions intéressantes d'un point de vue biogéochimique et écologique.

---

1. L'investissement initialement prévu dans le sujet de stage avec Tara ne s'est pas réalisé car le cytomètre automatisé n'a pas pu être embarqué, d'où l'association avec CALYPSO



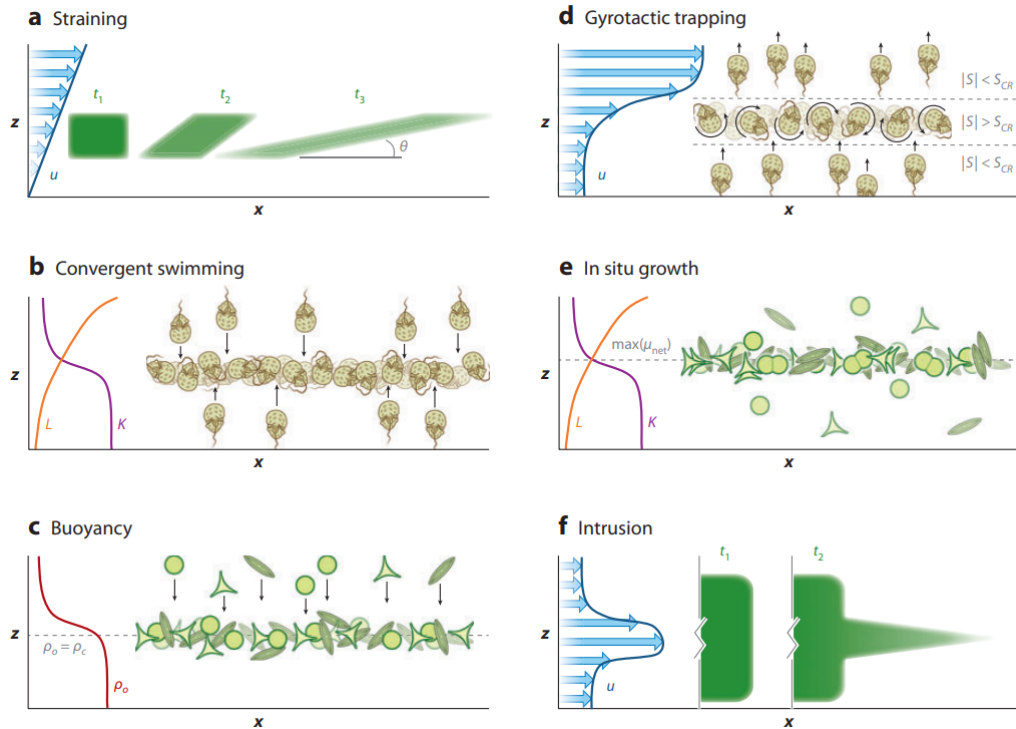


FIGURE 1 – Scénarios pouvant conduire à la formation de couches profondes de phytoplancton. (a) La déformation transforme l’hétérogénéité horizontale initiale (temps  $t_1$ ) du phytoplancton en une couche mince ( $t_3$ ), en inclinant progressivement ( $t_2$ ) un patch de phytoplancton. Le changement de couleur de  $t_1$  à  $t_3$  (moins vert) indique une concentration plus faible de phytoplancton. (b) L’accumulation de cellules en couches peut également résulter d’une motilité dirigée, guidée par les ressources qui poussent les cellules vers des conditions souhaitables (intensité lumineuse spécifique,  $L$ , ou une concentration de nutriments,  $K$ ). (c) Les cellules non mobiles dont la densité diffère de celle de l’eau environnante coulent (si elles sont plus lourdes) ou s’élèvent (si elles sont plus légères) et s’accumulent à leur profondeur de flottabilité neutre (ligne pointillée), ce qui se produit généralement dans les pycnoclines. (d) La migration verticale du phytoplancton mobile peut être supprimée dans les régions où le cisaillement des fluides est élevé, formant des couches par piégeage gyrotactique. Lorsque les cellules nagent dans une région où le taux de cisaillement,  $|S|$ , dépasse un seuil,  $SCR$ , l’écoulement induit un culbute des cellules, les piégeant en profondeur sous la forme d’une couche mince. (e) Des couches minces peuvent également se former lorsque les taux de croissance sont accrus à mi-profondeur. Par exemple, cela peut se produire lorsque l’intensité lumineuse et la concentration en nutriments sont toutes deux adaptées à la croissance sur un petit intervalle de profondeur (comme illustré ici). La profondeur du taux de croissance maximal est indiquée par une ligne pointillée. (f) Des intrusions peuvent former des couches minces en transportant des eaux contenant de fortes concentrations de phytoplancton dans des eaux adjacentes contenant des concentrations plus faibles. Tirée de Durham & Stocker (2012).

## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Présentation des campagnes

La campagne PROTEVSMED-SWOT a eu lieu au sud des Îles Baléares du 30 avril au 18 mai 2018, à bord du RV Beautemps-Beaupré. Cette campagne avait pour but d'étudier la dynamique à fine échelle, en utilisant une stratégie Lagrangienne adaptative. Un échantillonnage à haute résolution des variables physiques et biologiques à l'aide de plusieurs outils *in situ* a donc été réalisé. L'étude de Tzortzis *et al.* (2021) donne une description complète de la stratégie d'échantillonnage et des différentes mesures *in situ* effectuées ainsi que des premiers résultats sur le couplage physique-biologie de fine échelle en surface. La campagne CALYPSO a eu lieu très récemment au nord des Îles Baléares du 17 février au 11 mars 2022, à bord du RV Pourquoi Pas ? et du RV Pelagia. Cette campagne s'inclut dans un projet cherchant à améliorer la compréhension de la structure physique 3D de la partie supérieure de l'océan. La dynamique des zones frontales retrouvées en Méditerranée occidentale est alors explorée à des échelles comprises entre 1 et 100 km. Cela est permis grâce aux données collectées par des instruments embarqués, des plateformes lagrangiennes, des planeurs sous-marins et des satellites. De plus, à bord du Pourquoi Pas ? un cytomètre automatisé a été embarqué ce qui a permis d'échantillonner la composante microbiologique autotrophe de la campagne. Les régions d'intérêts (zones tourbillonnaires et frontales) étaient identifiées à l'aide de divers outils pour une analyse en temps réel afin de déduire les conditions océaniques et météorologiques et de surveiller l'emplacement des instruments déployés. Ce processus a nécessité la coordination de la sortie et de l'analyse de modèles, d'images satellite, de la position des instruments mis à l'eau et du bateau ainsi que des données des échantillonnages en cours. Ici, l'intérêt est porté sur l'étude biophysique à partir de l'analyse des données de cytométrie associées aux différentes stations CTD (*Conductivity Temperature Depth*) déployées. Cela correspond pour PROTEVSMED-SWOT à un transect réalisé à travers une zone frontale, et pour CALYPSO à l'échantillonnage d'une zone tourbillonnaire à bord du Pourquoi Pas ? (Fig 2). Les données issues comportent des informations sur les structures phytoplanctoniques profondes (analyses cytométriques). C'est pourquoi seules les parties où les échantillonnages CTD sont associés aux analyses cytométriques seront exploitées ici. Or pour CALYPSO les résultats montrés ici sont originaux car ils représentent une toute première vision post-campagne du couplage biophysique au Nord des Baléares.

### 2.2 Mesures physiques *in situ*

Au cours de la campagne PROTEVSMED-SWOT un transect de 11 casts CTD a été réalisé (Fig 2) du 4 au 5 Mai 2018 sur lequel vont porter les résultats présentés ici. Une CTD ou bathysonde est une sonde multicateur mesurant la conductivité (ce qui permet de déterminer la salinité), la température et la profondeur tout au long du profil. La bathysonde est montée sur une rosette munie de plusieurs bouteilles Niskin dont la fermeture est contrôlée sur le bateau. L'instrument peut-être équipé additionnellement d'autres capteurs, comme ici un fluorimètre. L'ADCP (*Acoustic Doppler Current Profiler*) de coque du navire a permis de mesurer en continu les courants horizontaux et verticaux, aux fréquences de 150 et 38 kHz. Les vitesses de courants déduites à partir de l'enregis-

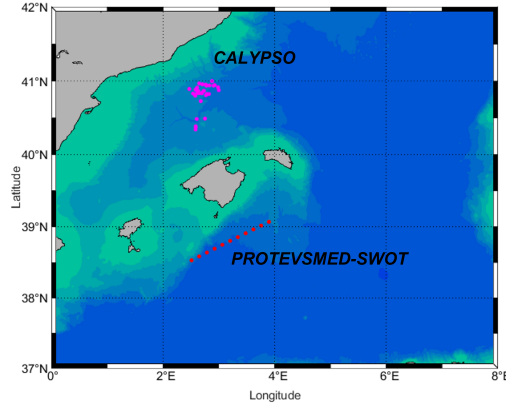


FIGURE 2 – Carte et position des zones d’étude. Au nord des Baléares (en rose) stations CTD de la campagne CALYPSO. Au sud des Baléares (en rouge) stations du transect CTD de la campagne PROTEVSMED-SWOT.

trement à 150 kHz, sont estimées sur une couche de 0 à 250 m de profondeur. Les données ADCP nécessitent cependant un traitement préalable réalisé avec le logiciel Matlab Cascade. La température et la salinité de surface (*SST* : *Sea Surface Temperature*, *SSS* : *Sea Surface Salinity*) ont été mesurées en continu à partir du TSG (*thermosalinographe*) du navire. Cet instrument échantillonnant à haute fréquence l’eau de mer en surface est équipé de deux capteurs mesurant la température et la conductivité de l’eau pompée dans le bateau et au niveau de la prise d’eau. En complément un SeaSoar; véhicule ondulant tracté capable de réaliser des ondulations de la surface jusqu’à 400 mètres était aussi embarqué.

Au cours de la campagne CALYPSO, 31 casts CTD ont été déployés (Fig 2) du 28 février au 9 mars 2022. La bathysonde était équipée en plus des capteurs de température et de conductivité, d’instruments mesurant l’oxygène, les sels nutritifs, et la fluorescence. La température et la salinité étaient mesurées en continu par un TSG mais en complément le bateau était équipé d’une EcoCTD permettant de faire des profils verticaux jusqu’à 250m de profondeur toutes les 5 à 6 minutes, à une vitesse d’environ  $3m s^{-1}$ . Pour localiser les fronts et cartographier en temps réel la circulation de la zone d’étude plus de 350 dispositifs Lagrangiens (bouées dérivantes, flotteurs) ont été déployés du 18 février au 8 mars.

## 2.3 Mesures biologiques *in situ*

### 2.3.1 Principe de la cytométrie en flux

Pour échantillonner à haute fréquence les cellules de phytoplancton un cytomètre en flux automatisé CytoSense (CytoBuoy) a été installé à bord des deux navires et connecté au circuit d’eau de mer du TSG. La cytométrie en flux automatisée est une technique capable d’effectuer une analyse à haute fréquence de l’eau de mer afin d’identifier différents groupes de phytoplancton selon leurs propriétés optiques de diffusion et de fluorescence (Thyssen *et al.*, 2009, 2015). Le cytomètre contient un fluide de gaine composé d’eau de mer filtré sur  $0,1 \mu m$ , qui étire l’échantillon afin de séparer, aligner et conduire une par une les particules (cellules) à travers un faisceau laser de longueur d’onde

488nm. Les cellules interagissent avec les photons du faisceau laser et plusieurs signaux optiques sont enregistrés pour chacune d'elles. Tout d'abord la diffusion aux petits angles (*FWS : forward scatter*), et la diffusion à 90° (*SWS : sideward scatter*), qui sont deux signaux dépendant de la taille, de la forme et de la granularité des particules sont enregistrés. Puis deux signaux de fluorescence induits par l'excitation lumineuse des pigments photosynthétiques sont également collectés par des tubes photomultiplicateurs. Dans le cas du phytoplancton le cytomètre mesure la fluorescence rouge (FLR) induite par la chlorophylle a et la fluorescence orange (FLO) induite par la phycoérythrine. Différents protocoles distincts sont exécutés séquentiellement, afin de traiter les échantillons en fonction des classes de tailles auxquelles appartiennent les organismes. Respectivement pour les campagnes PROTEVSMED-SWOT et CALYPSO les protocoles FLR6 et FLR2 dédiés à l'analyse du plus petit phytoplancton (*Synechococcus*, *Prochlorochoccus*, picoeucaryote) ont un seuil de déclenchement FLR fixé à 6 mV et 2mV et les protocoles FLR25 et FLR15 ciblant les plus grosses cellules (nanophytoplancton et microphytoplancton) ont un seuil de déclenchement FLR fixé à 25 mV et 15mV. Les données ont été acquises grâce au logiciel CytoUSB (Cytobuoy) et ensuite analysées avec le logiciel CytoClus (Cytobuoy). La combinaison des différents signaux optiques enregistrés par le cytomètre fait apparaître sur des cytogrammes bidimensionnels différents amas de points correspondant aux cellules à partir desquelles les groupes phytoplanctoniques sont identifiés manuellement. Les abondances (*cellules cm<sup>-3</sup>*) et les intensités moyennes des variables pour chaque groupe sont fournies par le logiciel CytoCLUS. Le cytomètre comporte aussi une caméra capable de photographier les cellules. Cependant, seules les plus grosses cellules mesurées par les protocoles FLR15 et FLR25 peuvent être vues par la caméra avec une résolution suffisante. Les cytomètres utilisés pour les deux campagnes sont de même modèle mais pas de même génération. Celui embarqué sur le Pourquoi Pas ? est plus récent et possède un système de caméra amélioré et optimisé permettant de faire des photographies bien plus nettes. Grâce à ce système une analyse en image de la composante phytoplanctonique au nord des Baléares durant CALYPSO a été possible.

### 2.3.2 Protocoles d'échantillonnage à bord

Lors des campagnes le cytomètre Cytosense a aussi été utilisé pour analyser les échantillons d'eau frais des bouteilles Niskin de la rosette. Pour PROTEVSMED-SWOT les prélèvements ont été faits sur trois profondeurs à chaque station : 5m, DCM, 100m. La profondeur du DCM a été identifiée à l'aide du fluorimètre et varie tout au long du transect, allant des DCM désignés comme "moins profonds" (DCM supérieurs ou égales à -55m) aux DCM désignés comme "plus profonds" (DCM inférieurs à -55m) (Fig.3a). Pour CALYPSO les bouteilles Niskin étaient fermées à différentes profondeurs selon les données fournies par les capteurs d'oxygène et de fluorescence indiquant les régions intéressantes d'un point de vue biologique et/ou biogéochimique (Fig.3b). Ces régions correspondent aux sites de fortes concentrations en chlorophylle et/ou en oxygène. Sur la figure 3 les étoiles correspondent donc aux profondeurs où les analyses de cytométrie ont été effectuées. De plus, à partir de l'eau provenant du TSG des analyses cytométriques sont aussi disponibles au niveau de la surface. Lorsque le cytomètre analyse les échantillons d'eau issus des bouteilles il était déconnecté de l'eau du continuum de surface. C'est sur les régions où les stations CTD comprennent des analyses

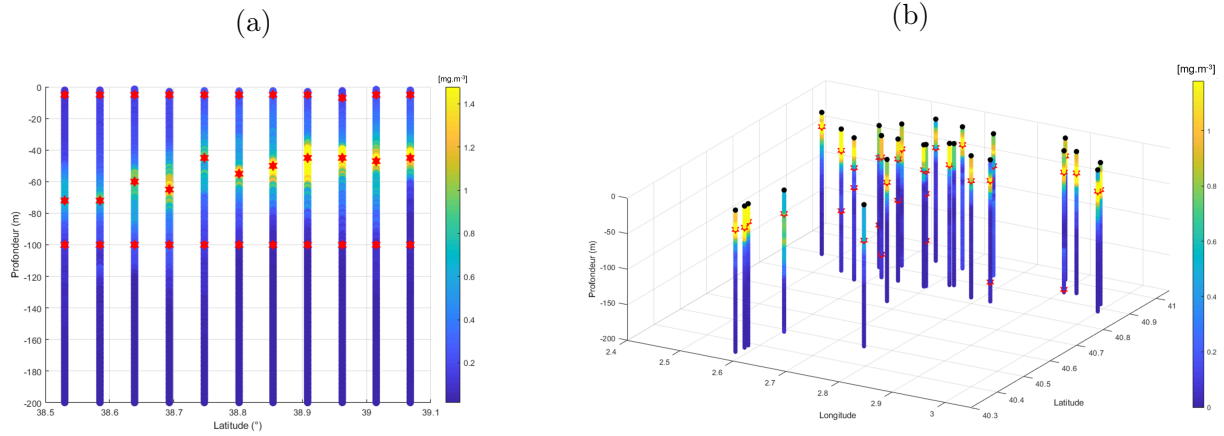


FIGURE 3 – Profils verticaux de fluorescence en  $mg\ m^{-3}$ . (a) : stations au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT ; les 4 stations les plus au sud (entre  $38,5^{\circ}N$  et  $38,7^{\circ}N$ ) sont les stations où le DCM est considéré comme "plus profond", les 7 stations plus au nord (entre  $38,7^{\circ}N$  et  $39,1^{\circ}N$ ) sont celles où le DCM est considéré comme "moins profond". (b) : stations au nord des Baléares durant CALYPSO. Les étoiles rouges représentent les profondeurs d'échantillonnage.

cytométriques que vont porter les résultats présentés ici.

## 2.4 Mesures satellites

Plusieurs ensembles de données satellitaires ont été utilisés dans ce rapport. La topographie dynamique absolue (ADT), la température de surface de la mer (SST) et la concentration de chlorophylle a ([chl<sub>a</sub>]) ont été fournies par le CMEMS (*Copernicus Marine Environment Monitoring Service*). Les vitesses géostrophiques dérivées de l'altimétrie de la base de données AVISO (*Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic data*) ont été exploitées pour extraire des cartes représentant le champ de vitesse horizontale tout au long des campagnes (résolution  $1/8^{\circ}$ ). Celles-ci ont également été utilisées pour dériver les FSLEs (*Finite Size Lyapunov Exponent*) (d'Ovidio *et al.*, 2004) de la campagne PROTEVSMED-SWOT. Pour CALYPSO les FSLEs sont issus du produit global AVISO (résolution  $1/4^{\circ}$ ) et ne sont donc pas calculés à haute résolution. Les FSLEs calculent le taux de séparation des trajectoires de particules initialement proches dans l'espace. Ils permettent d'identifier des régions océaniques potentiellement intéressantes d'un point de vue physique et biogéochimique. En effet les FSLEs, forment des lignes ou crêtes représentant les régions frontales, là où les particules ont un taux élevé de séparation. Les FSLEs ( $\lambda$ ) sont déterminés selon le temps  $\tau$  au bout duquel deux particules initialement, à un temps  $t$ , proches de  $x$  d'une distance  $\delta_0$  se retrouvent éloignées de  $x$  d'une distance  $\delta_f$  :

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

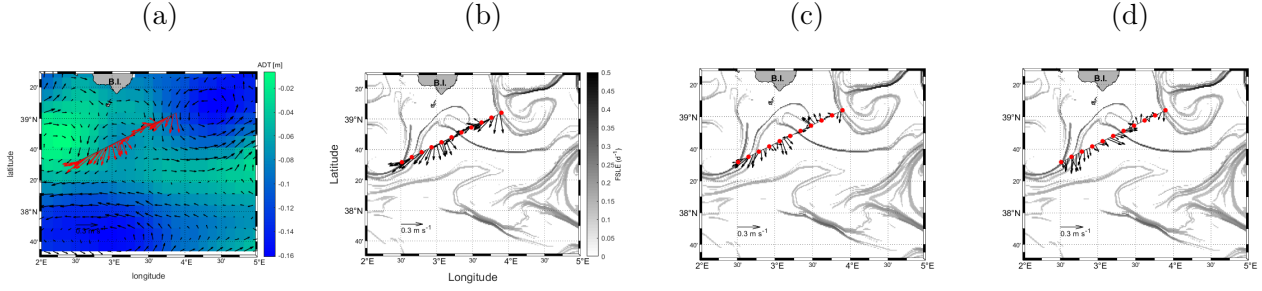


FIGURE 4 – (a) : carte AVISO du 4 mai 2018 au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT, superposée aux vitesses horizontales mesurées par ADCP le long du transect CTD. La barre de couleur représente l’ADT en  $m$ . (b),(c),(d) : vitesses horizontales mesurées par l’ADCP de coque le long du transect CTD au sud des Baléares en  $m s^{-1}$ , superposées au champ FSLEs. Les points rouges représentent les stations CTD et la barre de couleur représente l’intensité des FSLEs en  $j^{-1}$ . (b) : courants ADCP à -20m. (c) : courants ADCP à -55m. (d) : courants ADCP à -70m.

### 3 Résultats

#### 3.1 Caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques des zones d’étude

Au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT le 4 et 5 mai, le champ de vitesse horizontale de surface mesuré par satellite et par ADCP ainsi que l’ADT est représenté sur la figure 4a. Les données *in situ* et satellites concordent bien au niveau du transect. Les vitesses horizontales à 20, 55, et 72 mètres de profondeur mesurées par l’ADCP sont superposées aux champs FSLEs (Fig.4b,c,d). L’intensité et l’orientation des courants varient tout au long du transect. Une région frontale identifiée par les champs FSLEs et confirmée par les changements de direction des courants coupe le transect a une latitude de  $38^{\circ}50'N$  environ. Le changement de direction dans les vitesses de courant est visible pour les trois profondeurs mais de façon légèrement différente. Les courants sont plus intenses à -20m et le changement de direction des vecteurs se fait au sud de la région frontale tandis que pour les deux autres profondeurs ce contraste a lieu au nord.

Au nord des Baléares, la caractérisation hydrodynamique de la zone de CALYPSO est faite à l’aide des champs FSLEs basse résolution, des champs de vitesse horizontale estimés à partir des données satellites et des trajectoires des nombreuses bouées dérivantes déployées. Cela permet de caractériser uniquement la dynamique de surface. Premièrement, la figure 5a,b représentant les champs FSLEs, ainsi que le champ de vitesse horizontale à partir des données satellites indique que la zone où ont été effectuées les stations CTD d’intérêts ne présente pas de région frontale visible, mais un tourbillon cyclonique est présent sur le champ de vitesse horizontale entre  $2^{\circ}30'E$  et  $3^{\circ}00'E$ . Ce tourbillon est clairement visible sur les cartes AVISO du 28 février au 12 mars. Selon ces cartes il commence à se former le 26 février et se déforme à partir du 12 mars, puis disparaît totalement le 17 mars. De plus la trajectoire des bouées dérivantes confirme aussi la présence du tourbillon (Fig.5c). En effet les bouées dérivantes sont restées piégées dans ce tourbillon du 28 février au 12 mars, puis ont continué leur route en direction du sud-ouest le long de la côte espagnole.

Les diagrammes T-S (Température-Salinité) réalisés à partir des données CTD des deux sites d’études sont représentés sur la figure 6. Au niveau du transect CTD au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT (Fig.6a), le diagramme indique deux types d’eau : eaux intermédiaires, et eaux de sub-surface.

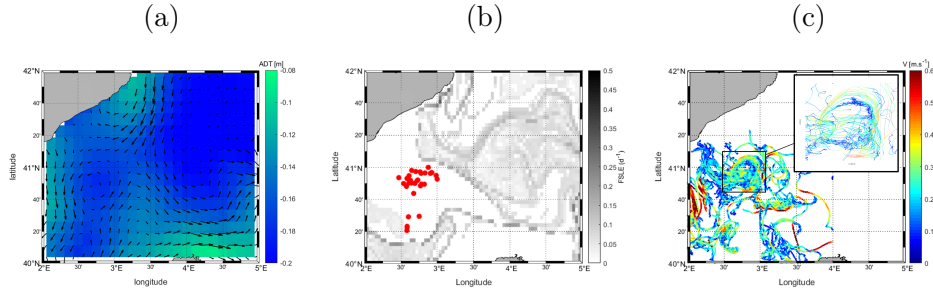


FIGURE 5 – (a) : carte avisé du 8 mars 2022 au nord des Baléares durant CALYPSO. (b) : champs FSLEs le 8 mars 2022. Les points rouges représentent les stations CTD d’intérêts, réalisées du 28 février au 9 mars. (c) : trajectoires des bouées dérivantes du 28 février au 12 mars, les couleurs représentent la vitesse des bouées dérivantes en  $m s^{-1}$ .

En ce qui concerne les eaux de sub-surface une claire séparation entre deux masses d’eau est visible. Ces résultats sont en accord avec ceux de Tzortzis *et al.* (2021), identifiant ces deux types d’eau comme : (1) une masse d’eau plus chaude, moins salée, plus légère correspondante à la Jeune Eau Atlantique (JEA) apportée par les méandres et tourbillons du courant Algérien et (2) une masse d’eau plus froide, plus salée, plus lourde correspondante à la Vieille Eau Atlantique (VEA) provenant de la partie nord du bassin et ayant subit durant son trajet le refroidissement et l’évaporation. Au niveau de la zone tourbillonnaire étudiée au nord des Baléares durant CALYPSO (Fig.6b) on retrouve différentes eaux intermédiaires mais pour les eaux de sub-surface, une seule masse d’eau est retrouvée. D’après Ruiz *et al.* (2019) au nord des Îles Baléares circule la VEA transportée par le courant Nord et le courant des Baléares. Parmi les eaux intermédiaires, différentes masses d’eau se distinguent dans cette zone témoignant de la dynamique particulière de la région où plusieurs masses d’eau différentes se rencontrent. Les concentrations en chlorophylle les plus élevées se retrouvent pour PROTEVSMED-SWOT dans les eaux intermédiaires les moins profondes (entre -40 et -80m), tandis que pour CALYPSO elles sont plus élevées en sub-surface (entre 0 et -50m). Les données satellites de SST confirment la présence des deux eaux Atlantique au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT (Fig. 7a). Au nord des Baléares la situation est plus contrastée et dans la région d’intérêt, on retrouve une masse d’eau plus froide entre  $40^{\circ}40'N$  et  $41^{\circ}00'N$ , entourée d’eau plus chaude (Fig. 7b).

### 3.2 Caractérisation et répartition des groupes phytoplanctoniques par cytométrie en flux

Tout d’abord l’analyse manuelle sur le logiciel CytoClus des fichiers de cytométrie a permis de distinguer huit groupes phytoplanctoniques similaires pour les deux campagnes (Fig 8a et b). Cependant durant PROTEVSMED-SWOT deux groupes additionnels sont observés (Fig 8c). Ces groupes identifiés par leur propriétés optiques influençant la diffusion de la lumière et l’intensité de leur fluorescence sont appelés selon leurs noms conventionnels utilisés en cytométrie. Parmi les huit groupes communs certains se rapportent à la taxonomie (*Synechococcus*, *Prochlorococcus*, *Cryptophytes*) tandis que d’autres se rapportent à une gamme de taille (Picoeucaryotes, Nanoeucaryotes). En effet, *Synechococcus* (SYNECO) et *Prochlorococcus* (PROCHLO) sont des picophytoplanctons

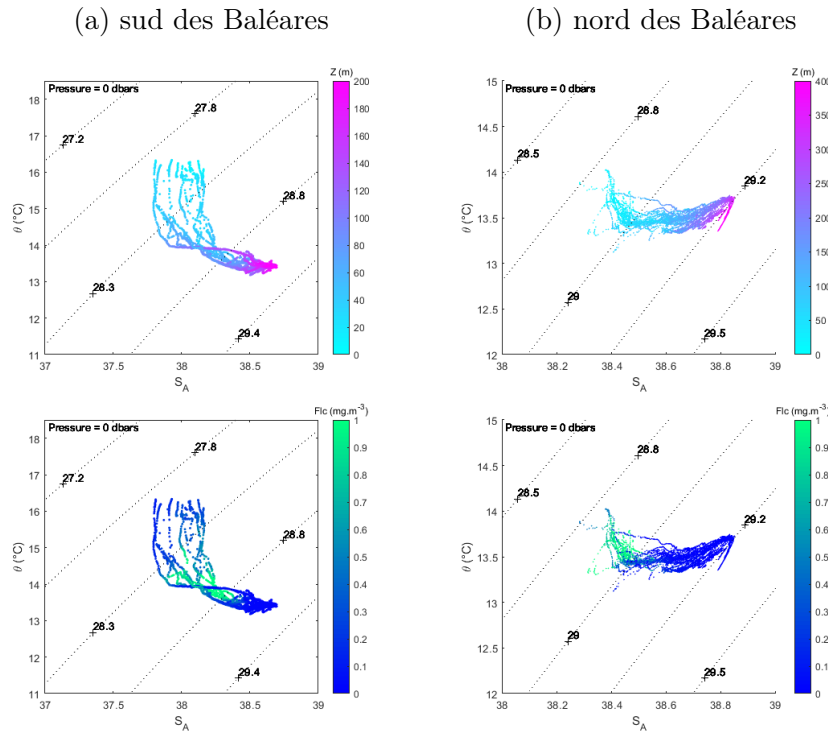


FIGURE 6 – Diagramme T-S. (a) Au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT. (b) Au nord des Baléares durant CALYPSO. En haut les couleurs représentent la profondeur en  $m$ , en bas la fluorescence en  $mg\ m^{-3}$ .

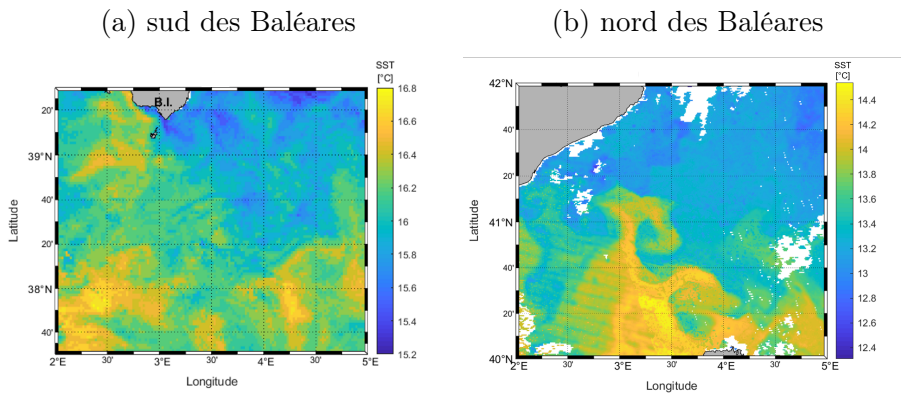


FIGURE 7 – Cartes satellite de la SST. (a) : Sud des Baléares le 4 Mai. (b) : Nord des Baléares le 8 mars.

procaryotes clairement identifiables par cytométrie en flux. Ils représentent les plus petits phytoplanctons connus dans l'océan. De plus *Synechococcus* a une forte signature dans la fluorescence orange (FLO) due à la phycoérythrine. Deux souches de *Synechococcus* (SYNECO et SYNECO2) ont été identifiées. Les *Cryptophytes* (CRYPTO) appartenant au nanophytoplancton sont également bien discriminés car ils produisent une fluorescence orange caractéristique aussi induite par la phycoérythrine. D'autres groupes de phytoplancton sont mis en évidence uniquement en fonction de leur taille car ne présentent pas de signature de fluorescence particulière : les autres picophytoplanctons (PICO) et les nanophytoplanctons (NANO). Au sein des nanophytoplanctons un sous-groupe est caractérisé : les nanophytoplanctons présentant un fort signal de SWS "High Scatter NANO" (HS-NANO). Enfin le microphytoplancton (MICRO) est caractérisé par les intensités les plus élevées de



FLR, FLO, et de diffusion lumineuse. Les deux groupes additionnels perçus le long du transect CTD au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT sont remarquables de par leurs propriétés de taille et de fluorescence différentes des autres. En effet, un groupe de picophytoplancton présentant à la fois un fort signal de FLR et de FLO, défini comme "High Red and Orange Fluorescence" (PICOHFLRHFLO) est visible à 5m de profondeur sur toutes les stations CTD. Le deuxième groupe additionnel est représenté par les *Coccolithophoridés* (COCCO) qui affichent un signal de diffusion particulier en raison de leurs coccolithes (plaques calcaires).

La répartition en terme d'abondance est maintenant présentée. Pour la campagne PROTEVSMED-SWOT, les données disponibles ont permis de superposer les courants mesurés par ADCP et les FSLEs à haute résolution aux abondances phytoplanctoniques. En effet la figure 9(a,b,c,d) montre la variation des abondances le long du transect CTD au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT pour deux profondeurs : surface (-5m) et DCM. Pour simplifier seules les abondances de CRYPTO et SYNECO sont représentées. A 5m de profondeur les SYNECO, CRYPTO, MICRO, et NANO présentent un modèle de distribution similaire avec des abondances plus élevées sur la partie nord du transect, alors que les PICO et PICOHFLRHFLO sont plus abondant sur la partie sud. Les HSNANO et COCCO présentent des abondances contrastées tout au long du transect. Au niveau du DCM, les abondances de CRYPTO et NANO sont similaires à ce qu'on observe en surface cependant les abondances de MICRO sont plus élevées au niveau de la partie sud du transect. Celles de SYNECO, PROCHLO et PICO ne montrent pas de séparation entre la partie sud et nord. En revanche, une claire distinction avec des abondances plus fortes dans la partie nord est visible au niveau du DCM pour les HSNANO et COCCO ce qui ne s'observait pas en surface. La figure 9(e,f) montre la variation des abondances le long des profils CTD, pour les trois profondeurs (5m, DCM, 100m), pour simplifier seuls les HSNANO et MICRO sont montrés. Les MICRO présentent des abondances relativement élevée à 100m de profondeur dans la partie sud du transect, ce qui est également visible pour les COCCO, PROCHLO, NANO, PICO et SYNECO. Les HSNANO et les CRYPTO sont absents à cette profondeur. Pour la campagne CALYPSO, les données disponibles ont permis de visualiser les abondances superposées aux données issues des bouées dérivantes. En effet la figure 10(a,b) montre la variation des abondances en surface dans la zone tourbillonnaire échantillonnée au Nord des Baléares. Les données haute fréquence de surface du 28 février au 9 mars dans cette zone superposées aux trajectoires des bouées dérivantes du 28 février au 12 mars sont représentées. Les abondances le long des profils CTD sont représentées sur la figure 10(c,d) pour les mêmes groupes phytoplanctoniques. Ces figures montrent des abondances contrastées dans la zone d'étude pour tous les groupes. Il n'y a pas de modèle de distribution distinct comme il est observé à travers le front sud-Baléares, cela est en cohérence avec les caractéristiques hydrodynamiques et hydrologiques de la zone qui sont eux-mêmes très contrastés. On observe cependant quelques caractéristiques notables pour tous les groupes : dans le tourbillon les abondances sont plus fortes en sub-surface au niveau des DCM et un point de forte abondance est retrouvé à 195m de profondeur.

Pour les deux régions d'étude les groupes phytoplanctoniques sont les mêmes en surface qu'en profondeur excepté les PICOHFLRHFLO au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT qui ne sont présents qu'à -5m. De plus à -100m les HSNANO et les CRYPTO sont absents. Sinon seules les

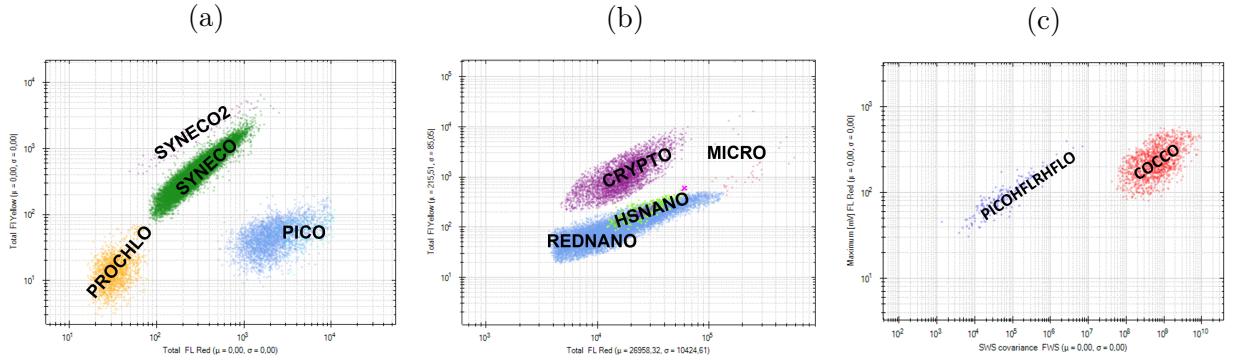


FIGURE 8 – Cytogrammes. (a) : petites cellules (protocoles FLR6 et FLR2). (b) : plus grosses cellules (protocoles FLR25 et FLR15). (c) : groupes additionnels à -5m lors de PROTEVSMED-SWOT.

abondances sont variables en fonction de la position du point d'échantillonnage.

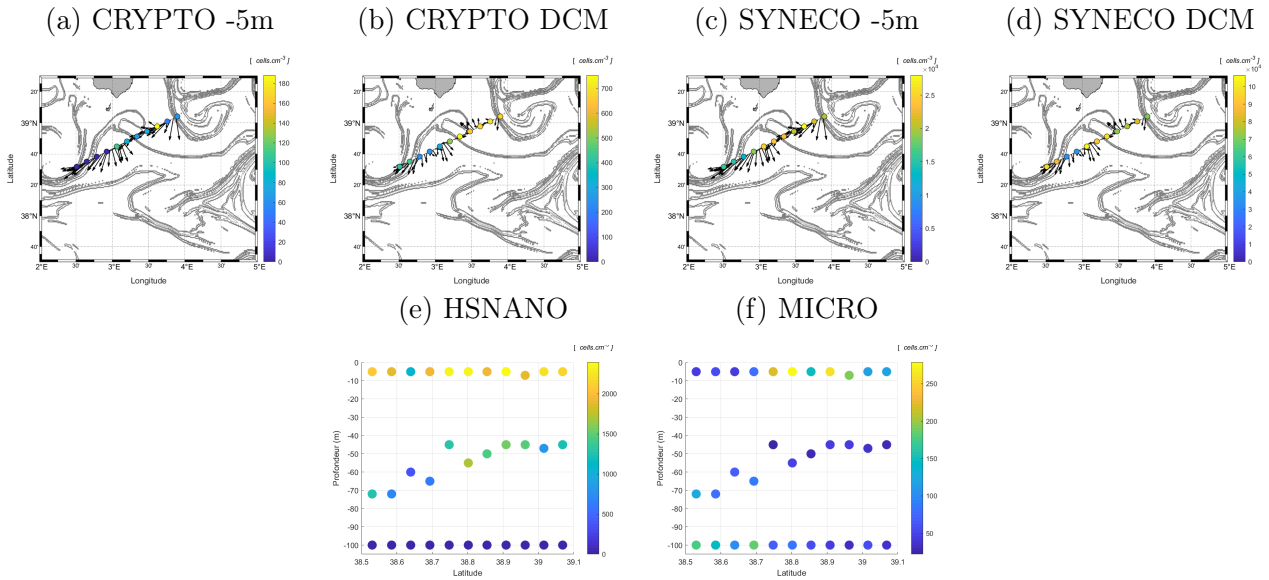


FIGURE 9 – (a),(b),(c),(d) : abondances phytoplanctoniques le long du transect au sud des Baléares durant PROTEVSMED-SWOT, vue horizontale. (a) : abondances de CRYPTO à -5m, (b) : abondances de CRYPTO au niveau du DCM. (c) : abondances de SYNECO à -5m. (d) : abondances de SYNECO au niveau du DCM. (e),(f) : Vue verticale. (e) : abondances de HSNANO. (f) : abondances de MICRO.

### 3.3 Identification des structures phytoplanctoniques sur la verticale

Les données disponibles de la campagne CALYPSO permettent de faire le lien entre les caractéristiques physiques de température, de salinité et de masse volumique avec les types de cellules phytoplanctoniques retrouvées. En effet les photographies prises par le cytomètre permettent ici d'avoir une vue générale sur le type d'organismes présents en chaque point d'échantillonnage. Ici trois régions de stations CTD correspondant à trois jours d'échantillonnage différents ont été particulièrement étudiées afin de caractériser l'influence de cette région très dynamique sur le phytoplancton (Fig.11) : les 3 et 7 mars correspondant à des stations plutôt au bord du tourbillon, et le 4 mars correspondant à

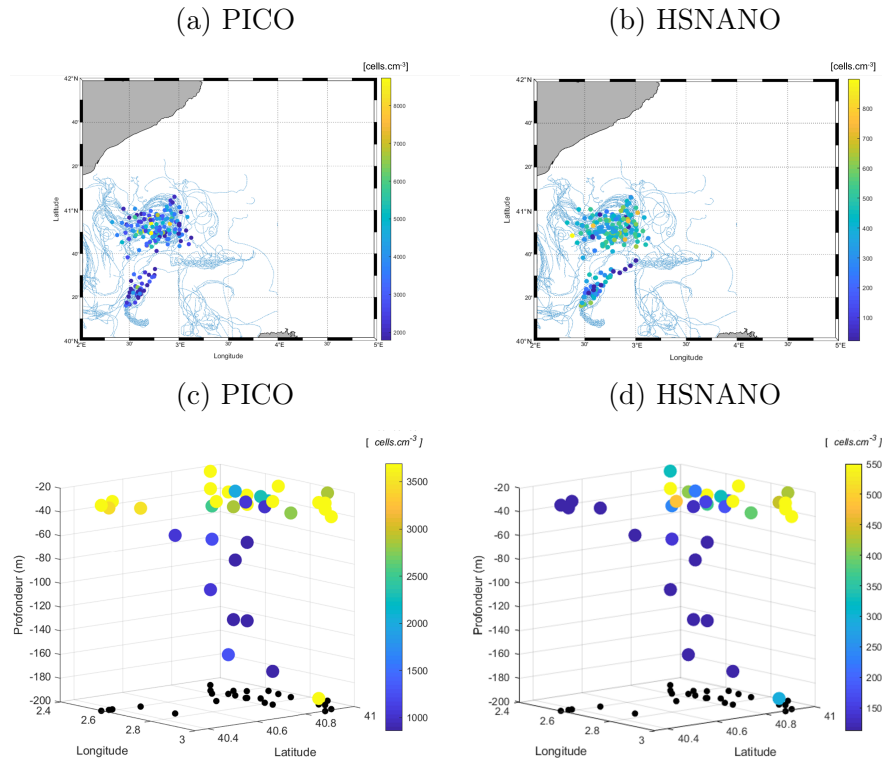


FIGURE 10 – (a),(b) : abondances phytoplanctoniques en surface du 28 février au 9 mars au nord des Baléares durant CALYPSO superposées aux trajectoires des bouées dérivantes (en bleu). (a) : abondances de PICO. (b) : abondances de HSNANO. (c),(d) : abondances phytoplanctoniques le long des profils CTD. (c) : abondances de PICO. (d) : abondances de HSNANO. Les points noirs représentent la projection en 2D des points d'échantillonnage.

des stations au centre du tourbillon. L'objectif ici est d'identifier des formations phytoplanctoniques profondes pouvant valider ou non les hypothèses présentées sur la figure 1 associées à une dynamique physique de méso-échelle. La figure 11a, montre que la station du 3 mars a été échantillonnée à deux profondeurs présentant des valeurs élevées de fluorescence. Notamment, le point le plus profond à -195m correspond à celui évoqué dans la section précédente où les abondances phytoplanctoniques de tous les groupes sont remarquablement élevées. La figure 11b montre que les stations du 4 mars ont été échantillonnées en sub-surface et pour la plus à l'ouest à -86m. En sub-surface les valeurs de fluorescence sont élevées tandis que pour le point plus profond la valeur est proche de 0. La figure 11c montre que la station du 7 mars a été échantillonnée dans une zone où la fluorescence est élevée. La variabilité de forme des cellules retrouvées est illustrée sur la figure 12. Cette figure regroupe les images des organismes trouvées dans chaque échantillons. Pour les PICO, NANO et CRYPTO les mêmes formes sont retrouvées à chaque fois. En revanche pour les MICRO différents types de cellules sont retrouvées selon l'échantillon. Ces cellules ne présentent pas d'organe moteur qui permettrait une mobilité volontaire dans la colonne d'eau. Cependant au sein des MICRO, des diatomées sont retrouvées. Or beaucoup de ces organismes peuvent contrôler leur flottabilité et donc réaliser des migrations verticales (Moore & Villareal, 1996). La figure 13 montre où dans la colonne d'eau et en quelle proportion sont retrouvées ces cellules. De façon globale les SYNECO, NANO et PICO sont toujours les plus abondants quelle que soit la position du point d'échantillonnage, suivit des PRO-CHLO. Les CRYPTO et MICRO sont présents mais avec des abondances relatives bien plus faibles et

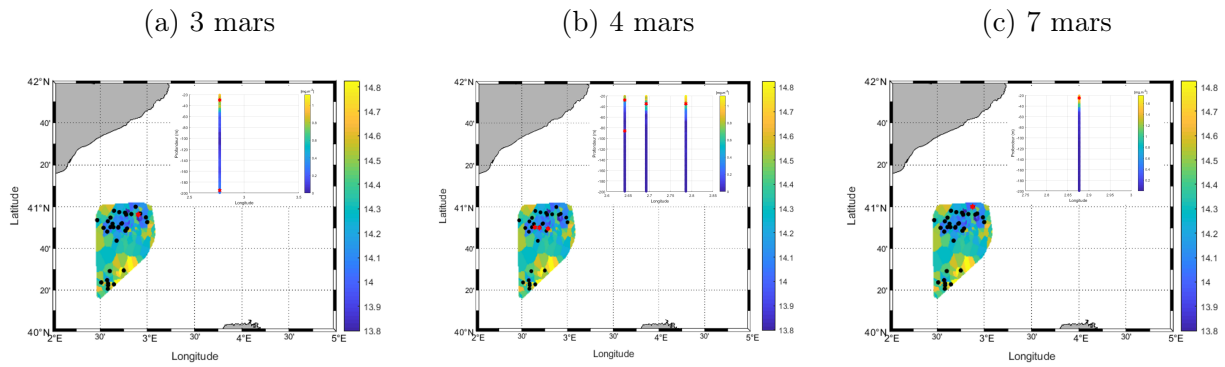


FIGURE 11 – Cartes des stations CTD au nord des Baléares superposées à la SST issue des données TSG interpolées, et les profils verticaux de fluorescence associés. Les étoiles rouges correspondent aux stations étudiées dans cette section. (a) : 3 mars. (b) : 4 mars. (c) : 7 mars.

ne représentent pas une fraction importante d'un point de vue quantitatif au sein des communautés. Cependant, il est notable que les MICRO ne sont pas forcément les mêmes en terme de forme et donc d'espèces en fonction de la date et de la position. Les profils de température, salinité et masse volumique autour des différentes stations CTD étudiées indiquent pour le 3 mars (Fig13a, seule la température est montrée), qu'une masse d'eau plus chaude, plus salée et plus lourde est présente autour de 200m de profondeur, là où de forte valeurs de fluorescence et d'abondance sont retrouvées. De plus la zone est assez contrastée sur la verticale avec des variations locales des caractéristiques hydrologiques. La région du 4 mars est plus stable et plus stratifiée (Fig13b), et les échantillons proviennent d'une profondeur comprise entre -20 et -80m. La région du 7 mars présente au niveau du point d'échantillonnage une couche fine de -20 à -40m où la température est plus élevée, et la salinité et la masse volumique plus faibles. Tandis que dans le reste de la colonne d'eau les conditions sont plus homogènes (Fig13b).

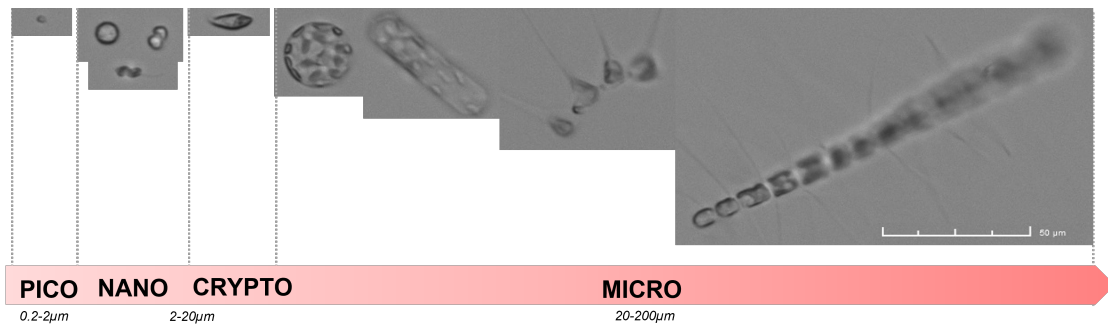


FIGURE 12 – Photographies des cellules phytoplanctoniques perçues par la caméra au niveau des 3 zones étudiées ici.

## 4 Discussion

### 4.1 Dynamiques des structures de fines échelles pendant les campagnes

Les conditions hydrodynamiques et hydrologiques au sud et au nord des Baléares durant les 2 campagnes montrent des différences majeures. Lors de PROTEVSMED-SWOT la région d'étude

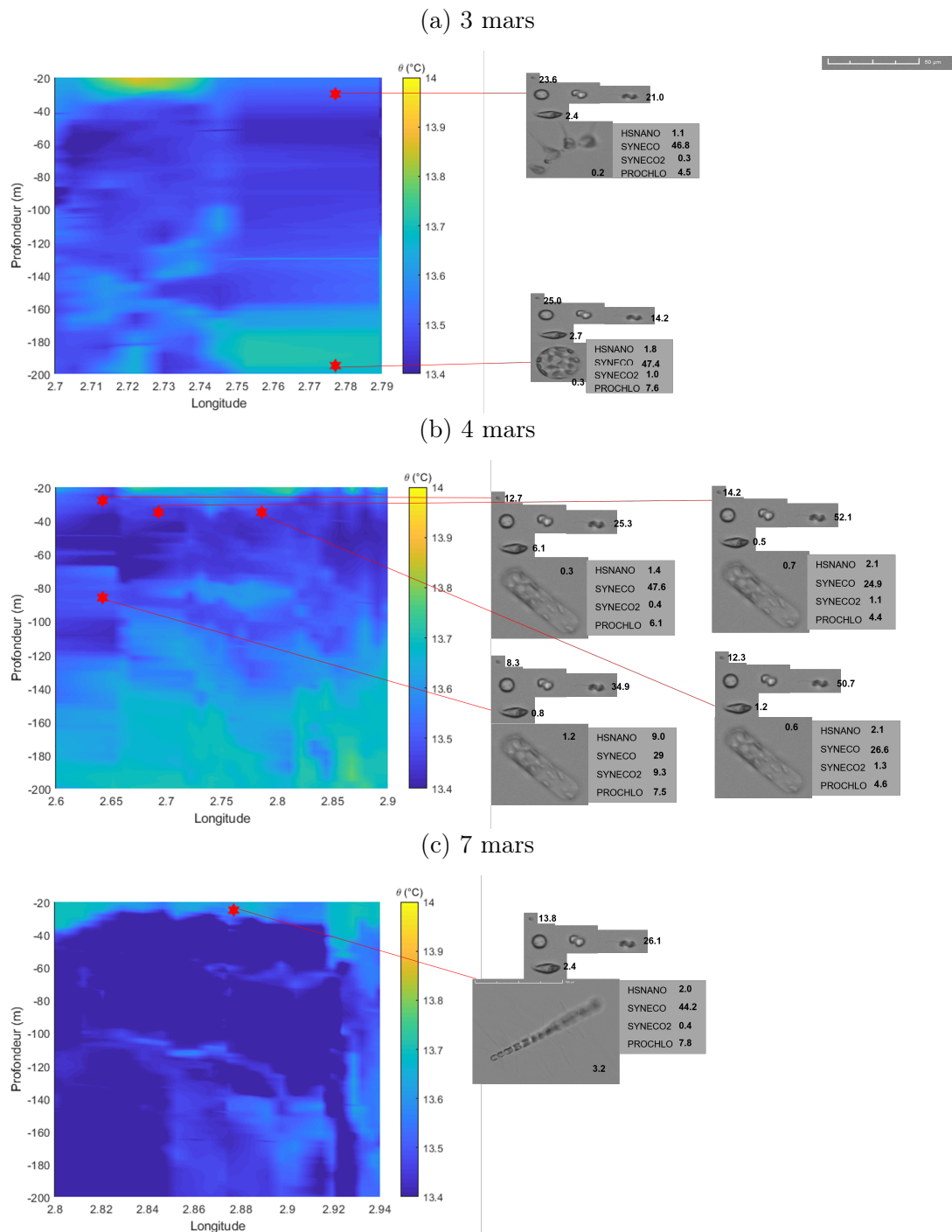


FIGURE 13 – Profils verticaux de température pour les trois jours étudiés associés aux photographies et aux abondances relatives en chaque points d'échantillonnage (chiffres en %).

était caractérisée par une dynamique frontale séparant 2 masses d'eau. Tandis que pour CALYPSO la région était caractérisée par une activité tourbillonnaire, entraînant le mélange et la rencontre de plusieurs masses d'eau. En effet au cours de la campagne PROTEVSMED-SWOT au sud des Baléares, de surface (pas montrée dans ce rapport), la SST et la SSS déterminées par satellite ont montré des valeurs contrastées entre le sud-ouest et le nord-est de la zone étudiée. Au sud-ouest l'eau est plus chaude, moins salée et plus pauvre en chlorophylle qu'au nord-est. Ces observations combinées au champ FSLEs dérivé de l'altimétrie sont associées à la forte variation de la direction du courant observée dans les vitesses horizontales mesurées par l'ADCP. Cela permet l'identification d'une zone frontale située à environ 38°50'N. Les analyses des données CTD du transect, montrent une transition entre deux masses d'eau différentes visible sur le diagramme T-S. Ces deux masses d'eau sont définies comme une plus jeune (JEA) et une plus vieille (VEA) eau Atlantique (Tzortzis *et al.*, 2021). Durant PROTEVSMED-SWOT la séparation de ces deux eaux par le front est visible jusqu'à environ 100m de profondeur selon les sections verticales de température, de salinité et de masse volumique réalisées par le Seasor (Fig.14). Au cours de CALYPSO au nord des Baléares, la [chl<sub>a</sub>] de surface (pas montrée dans ce rapport) ainsi que la SST et la SSS mesurées par satellite ont montré que la région étudiée présente une dynamique fortement instable et évoluant rapidement. Notamment un tourbillon cyclonique est visible sur ces données du 28 février au 12 mars, entre 2°30'E et 3°00'E. Dans ce tourbillon, des mosaïques de chlorophylle sont visibles particulièrement au bord et au centre de la structure. Ces observations combinées au champ de vitesse horizontale sont associées à la trajectoire des bouées dérivantes confirmant la présence du cyclone.

La particularité de cette étude repose donc sur les dynamiques physiques de fines échelles différentes entre ces deux régions. La région frontale au sud des Baléares, agit comme une barrière contre le transport. En effet, un front est caractérisé par un fort gradient de vorticité potentielle. Or ce fort gradient devient pour une particule Lagrangienne dans l'océan<sup>2</sup> un obstacle difficile à passer en raison de la grande différence de vorticité entre (1) une particule arrivant et (2) les particules au sein du front. Dans ce cas la rotation des particules dans le front est supérieure à la dissipation pouvant être créée par l'arrivée de particules, le front devient alors une barrière hydrodynamique contre le transport (Pasquero *et al.*, 2007). Des hypothèses concernant la présence du front séparant la JEA et la VEA ont été proposées (Balbín *et al.*, 2012, 2014) et s'appuient sur une variabilité saisonnière des masses d'eau influençant la présence et la position du front. Cela signifie que le front sud-Baléare est une structure physique récurrente au cours des années dont la variabilité dépend des conditions météorologiques. En revanche, l'activité tourbillonnaire et contrastée au nord des Baléares peut-être perçue comme un phénomène épisodique de cascade turbulente, entraînant des transferts d'énergie des grands aux petits tourbillons. En effet, les observations faites par l'équipe CALYPSO soutiennent l'hypothèse de la formation de petits tourbillons issus de la déformation d'un gyre convectif en un filament (comm. pers). Le filament s'est par la suite divisé en 2 tourbillons migrants dans des directions opposées (ici l'étude est faite sur le tourbillon migrant au nord). Or ce phénomène de cascade énergétique a des conséquences sur la géométrie des modèles de distribution de certaines caractéristiques océaniques (SST,SSS, [chl<sub>a</sub>], ...) (Nieves *et al.*, 2007), bien plus difficiles à prédire

---

2. Petite masse d'eau aux caractéristiques homogènes soumise au mouvement du fluide

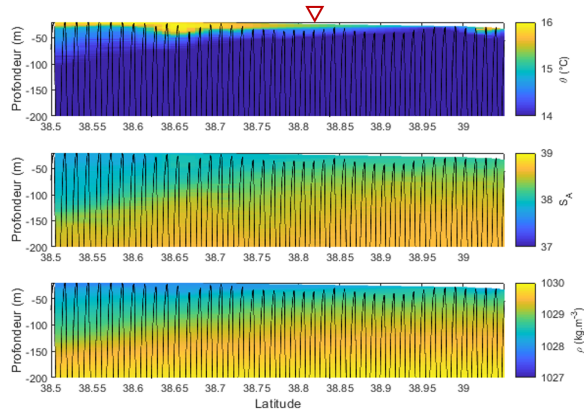


FIGURE 14 – Sections verticales de température, de salinité et de densité échantillonnées le long du transect. La trajectoire du SeaSoar est représentée par les lignes noires. Le triangle indique la position du front sud-Baléares lors de PROTEVSMED-SWOT

que celles d'un front.

## 4.2 Couplage biophysique : dans une région frontale et dans une région tourbillonnaire

Les contrastes physiques entre le nord et le sud des Baléares au cours des deux campagnes se reflètent aussi sur la distribution des organismes phytoplanctoniques à la fois en surface et en profondeur. Le front sud-Baléares influence les 100 premiers mètres de la colonne d'eau et d'après les résultats de cytométrie des modèles de distribution bimodales pour certains groupes phytoplanctoniques en surface, dans le DCM et aussi à 100m sont retrouvés de part et d'autre de la région frontale. En d'autres termes, le front en séparant deux masses d'eau aux caractéristiques différentes sépare des groupes phytoplanctoniques aux préférences environnementales différentes. Comprendre le couplage entre la distribution des groupes phytoplanctoniques et l'environnement physique revient à s'intéresser aux exigences éco-physiologiques de ces groupes (Mostajir *et al.*, 2001). Ici il a été montré que certains groupes ont des abondances plus élevées ou plus faibles en fonction du type d'eau aux trois profondeurs échantillonnées. Cependant ce phénomène n'est pas toujours visible. En effet, des différences sont observées de part et d'autres du front selon la profondeur. Au niveau du DCM les abondances de certains groupes deviennent relativement homogènes alors qu'en surface une répartition bimodale était observée (cas des PICO et SYNECO). L'inverse se produit également, des groupes dont la répartition était homogène en surface voient leurs abondances se différencier de part et d'autre du front au niveau du DCM (cas des HSNANO et COCCO). Or comme dit précédemment, l'influence des deux masses d'eau est visible jusqu'à environ 100m de profondeur. Une hypothèse pourrait être que des transitions de communautés s'observent sur la verticale. Plus précisément, les espèces adaptées en surface à des caractéristiques de salinité et de température particulières vont se retrouver à la profondeur où ces mêmes caractéristiques apparaissent. Or cela pourrait se produire dans le cas où comme ici un front sépare deux masses d'eau aux caractéristiques physiques bien différentes. Par exemple la JEA à une certaine profondeur commence à avoir les mêmes conditions de température et de salinité que la VEA de surface, en conséquent les espèces ayant une affinité propre avec la VEA de

surface vont pouvoir aussi se développer dans l'eau plus profonde de la JEA. Ces transitions écologiques dépendantes des exigences éco-physiologiques ont été mises en avant par Marrec *et al.* (2018). Sur la verticale des couches profondes phytoplanctoniques de part et d'autre d'un front peuvent donc être créées par les transitions écologiques relatives aux conditions hydrologiques variant rapidement le long de la colonne d'eau. Cependant, les observations faites par Marrec *et al.* (2018) montrant une dominance des *Synechococcus* dans les eaux chaudes ( $SST > 18.5$  °C) sont en contradiction avec les observations faites ici montrant une dominance des *Synechococcus* dans la VEA qui est plus froide ( $SST < 16.6$  °C). De plus les profondeurs des DCM varient selon le type d'eau, en effet dans la JEA les DCM sont plus profonds que dans la VEA. Cela montre que de part et d'autre d'un front séparant deux masses d'eau sur la verticale des transitions dans les structures biologiques sont rapidement observables sur de courtes distances. Le tourbillon nord-Baléares, comme dit précédemment est une région où les masses d'eau se rencontrent activement. Or l'hypothèse de transitions écologiques rapides peut aussi être posée. Cela expliquerait les valeurs des abondances très contrastées à la fois en surface et en profondeur et par conséquent les mosaïques de [chl<sub>a</sub>] observées dans le tourbillon. Or d'après Marrec *et al.* (2018), en étudiant les préférences éco-physiologiques des espèces ou des groupes fonctionnels de phytoplanctons, et en suivant l'évolution de ces organismes au cours du temps la biologie peut devenir à fine échelle un traceur du type de masse d'eau et de son origine. Par exemple, dans l'étude présentée ici, la présence d'une forte abondance phytoplanctonique à -195m de profondeur est à mettre en lien avec les caractéristiques physiques de température et de salinité, et donc avec le type de masse d'eau. Cela sera discuté dans la section suivante. L'étude du couplage physique-biologie 3D à travers des structures physiques variées (tourbillons, front) et ayant des dynamiques très différentes comme présenté ici, nécessite pour être compris de s'intéresser en profondeur aux réponses écologiques des organismes. Cela devient rapidement très complexe lorsqu'on étudie des régions où la dynamique physique est chaotique comme au nord des Baléares au cours de CALYPSO. L'étude de ce couplage nécessite aussi de s'intéresser à d'autres variables, notamment pour expliquer la formation des couches profondes phytoplanctoniques et leur comportement. Une approche par modélisation numérique (Huisman *et al.*, 2006) a montré que les DCM ne sont pas toujours stable et leur cohérence peut-être perturbée par un mélange vertical moins efficace. Ce phénomène peut modifier la composition des communautés ou la biomasse phytoplanctonique en changeant le flux de nutriment et la vitesse de chute des cellules. Or ces perturbations résultent de processus physiques et biologiques de fine échelle, objets de cette étude. Pour être interprétés au mieux, les résultats issus des deux cam-pagnes étudiées, concernant les couches profondes de phytoplancton sont donc à mettre par la suite dans le contexte à la fois physique, biogéochimique et biologique de la région.

### 4.3 Identification des scénarios de formation de couches phytoplanctoniques profondes

Les hypothèses de formation des couches phytoplanctoniques profondes présentées en figure 1 sont reprises et analysées dans le cadre de la campagne CALYPSO, pour trois dates correspondant à différentes stations CTD au bord et au centre du tourbillon. Tout d'abord, les images de cytométrie ne montrent pas la présence de cellules possédant des organes moteurs, l'hypothèse de migration



volontaire des cellules peut donc être éliminée et par conséquent la présence de couche phytoplanctonique profonde aux trois dates étudiées n'est pas contrôlée par les scénarios Fig.1.b et Fig.1.d. Le 3 mars, en bordure du tourbillon les profils de fluorescence issus des mesures CTD ont montré une forte concentration en chlorophylle à -35m et -195m. Le point à -195m est particulièrement intéressant car il se distingue par de fortes abondances pour chacun des groupes, contrairement aux autres points profonds (<-80m). L'association avec les profils verticaux de salinité, de température et de masse volumique mesurée par l'EcoCTD permet d'identifier à cette profondeur de -195m la présence d'une masse d'eau chaude, salée et lourde. L'hypothèse Fig.1.f de l'intrusion d'une masse d'eau répond à ces observations. En effet, l'hypothèse serait que la masse d'eau provient d'une région productive où les cellules phytoplanctoniques peuvent se développer, et par la capacité de piégeage du tourbillon se retrouve advectée en profondeur entraînant en conséquence les organismes phytoplanctoniques et les nutriments qui s'y trouvaient. Notamment, à la suite de CALYPSO, des hypothèses concernant l'advection de masses d'eau en profondeur ont été émises par les collègues physiciens américains. En effet, d'après les premières observations de la structure 3D du tourbillon, les isopycnes plongent exactement au même endroit où des concentrations élevées en oxygène sont retrouvées (D'Asaro, communication personnelle). Cela témoigne de l'advection d'une masse d'eau qui était initialement proche de la surface vers les eaux plus profondes (autour de -200m). Les résultats présentés ici montrent que ce phénomène se reflète également sur la distribution phytoplanctonique, soit en produisant directement des couches profondes par advection des cellules, soit en augmentant les taux de croissance par advection des nutriments (Durham & Stocker, 2012). Les types de cellules présents ici ne sont pas différents pour les deux profondeurs échantillonnées sauf pour les MICRO. En effet des formes différentes sont retrouvées, et en se tenant à l'hypothèse f. de l'intrusion d'une masse d'eau, ces différences peuvent s'expliquer selon l'origine de la masse d'eau qui possédait avant d'arriver ici des communautés de MICRO différentes de celles déjà installées. Le 4 mars, les prélèvements ont été effectués en sub-surface au centre du tourbillon entre -20m et -40m dans une zone de transition entre deux couches d'eau. Les communautés phytoplanctoniques ont des compositions peu variables même pour les MICRO. Cela peut s'interpréter par l'isolement de cette région au centre du tourbillon, empêchant l'advection de masses d'eau apportant de nouvelles cellules. Le scénario le plus probable concernant ces observations est celui de la Fig.1.e. En effet les conditions de lumière et nutritives à cette profondeur, et dans une zone plus calme d'un point de vue hydrodynamique que la bordure, peut devenir pour les cellules phytoplanctoniques une niche écologique leur permettant d'avoir des taux de croissance élevés. Pour vérifier cela des mesures cytométrique en continu, suivant le cycle diurnes des cellules sont nécessaires afin d'estimer le taux de croissance. Le 7 mars, un grand nombre de diatomées formant des chaînes de plusieurs cellules et capables de contrôler leur flottabilité sont retrouvées sur les photographies. Le scénario pouvant expliquer cela est celui de la Fig.1.c, en effet le profil vertical de masse volumique (non montré ici) indique que le point de prélèvement a eu lieu dans la pycnocline. Or d'après le scénario c., les cellules comme les chaînes de diatomées retrouvées ici migrent à la recherche de leur flottabilité neutre. C'est-à-dire là où l'eau environnante possède la même masse volumique que ces cellules. Or cela a plus facilement lieu dans les pycnoclines. Globalement, dans toutes les régions les groupes dominants les communautés profondes en terme d'effectif

sont les SYNECO, les NANO et en moindre mesure les PICO. Enfin, ces résultats montrent qu'au sein même d'un tourbillon des "micro-structure" phytoplanctoniques se forment sur la verticale en raison de "micro-niches" écologiques formées par les multiples conditions environnementales qu'on y retrouve.

## 5 Conclusion et perspectives

Pour conclure, cette étude a mis en évidence le forçage des structures physiques de fines échelles sur la distribution et la composition des communautés phytoplanctoniques sur la verticale, et plus particulièrement que les différents types de structures physiques créent des forçages différents. En effet, le front sud-Baléares, en empêchant le mélange de la jeune et la vieille eau Atlantique crée des modèles bimodaux de la distribution phytoplanctoniques de part et d'autre de sa structure, et cela est visible jusqu'au moins 100m de profondeur. Le tourbillon nord-Baléares, en permettant la rencontre de plusieurs masses d'eau ayant des origines différentes, crée des mosaïques phytoplanctoniques en surface et en profondeur. Ces observations de fines échelles sont importantes d'un point de vue biogéochimique et écologique car les couches profondes phytoplanctoniques sont le lieu d'une intense activité biologique à considérer dans les bilans de production primaire et de biomasse. De plus cette étude a montré qu'au sein d'une région complexe comme le tourbillon nord-Baléares, les mosaïques phytoplanctoniques peuvent présenter des compositions de communautés variables. Notamment, les *microphytoplanktons* malgré leur plus faible effectif dans la communauté ont au sein du tourbillon une grande variabilité de forme. Cette observation amène à la question de la fonction des organismes dans leur milieu et à l'importance de considérer cette fonction dans les structures de fines échelles. Par la suite, dans le cadre de CALYPSO les données biogéochimiques de la campagne apporteront des indices clés pour répondre aux questions de la formation de couches phytoplanctoniques profondes. Les données physiques concernant les champs de vitesses horizontales et verticales en profondeur seront également disponibles et constitueront aussi un indice clé pour comprendre les scénarios de formation des couches phytoplanctoniques profondes. Les perspectives de ces recherches sont de mettre en lien les différents forçages environnementaux façonnant la vie marine, en prenant en compte la variabilité spatio-temporelle à la fois des mouvements océaniques et des organismes. Cela nécessite d'adopter une vision plus adaptée de l'océan, et d'étudier les histoires de chacune de ses composantes (biologique, chimique, physique) qui ne sont pas indépendantes les unes des autres. Le projet BIOSWOT va dans ce cadre là permettre de mettre étroitement en lien les analyses hautes fréquences de cytométrie et les observations hautes résolutions du satellite SWOT, avec l'utilisation des modèles numériques. A cela s'ajoutera dans le cadre de BIOSWOT une perspective moléculaire et notamment génomique afin d'étudier la biodiversité aux fines échelles. Le travail présenté ici constitue donc un prélude aux futurs travaux de recherche dans le cadre de BIOSWOT sur le couplage biophysique aux fines échelles

## Références

- Balbín, Rosa, Flexas, María del Mar, López-Jurado, José Luis, Peña, M, Amores, A, & Alemany, Francesc. 2012. Vertical velocities and biological consequences at a front detected at the Balearic Sea. *Cont. Shelf. Res.*, **47**, 28–41. doi :10.1016/j.csr.2012.06.008.
- Balbín, Rosa, López-Jurado, José Luis, Flexas, MM, Reglero, Patricia, Vélez-Velchí, P, González-Pola, César, Rodríguez, José María, García, A, & Alemany, Francisco. 2014. Interannual variability of the early summer circulation around the Balearic Islands : driving factors and potential effects on the marine ecosystem. *J. Marine Syst.*, **138**, 70–81. doi :10.1016/j.jmarsys.2013.07.004.
- Barceló-Llull, Bàrbara, Pascual, Ananda, Sánchez-Román, Antonio, Cutolo, Eugenio, d’Ovidio, Francesco, Fifani, Gina, Ser-Giacomi, Enrico, Ruiz, Simón, Mason, Evan, Cyr, Frédéric, Doglioli, Andrea, Mourre, Baptiste, Allen, John T., Alou-Font, Eva, Casas, Benjamin, Díaz-Barroso, Lara, Dumas, Franck and, Gómez-Navarro Laura, & Muñoz, Cristian. 2021. Fine-Scale Ocean Currents Derived From in situ Observations in Anticipation of the Upcoming SWOT Altimetric Mission. *Front. Mar. Sci.*, 1070. doi :doi.org/10.3389/fmars.2021.679844.
- Clayton, Sophie, Nagai, Takeyoshi, & Follows, Michael J. 2014. Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front. *J. Plankton. Res.*, **36**(4), 1017–1030. doi :10.1093/plankt/fbu020.
- Cullen, John J. 2015. Subsurface Chlorophyll Maximum Layers : Enduring Enigma or Mystery Solved? *Annual Review of Marine Science*, **7**(1), 207–239. doi :10.1146/annurev-marine-010213-135111.
- Doglioli, AM. 2015. *OSCAHR cruise, RV Téthys II*. doi :10.17600/15008800.
- d’Ovidio, Francesco, Fernández, Vicente, Hernández-García, Emilio, & López, Cristóbal. 2004. Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. **31**(17). doi :10.1029/2004GL020328.
- d’Ovidio, Francesco, De Monte, Silvia, Alvain, Séverine, Dandonneau, Yves, & Lévy, Marina. 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. **107**(43), 18366–18370. doi :10.1073/pnas.1004620107.
- d’Ovidio, Francesco, Pascual, Ananda, Wang, Jinbo, Doglioli, Andrea, Jing, Zhao, Moreau, Sebastien, Grégori, Gérald, Swart, Sebastiaan, Speich, Sabrina, Cyr, Frederic, *et al.* 2019. Frontiers in Fine-Scale in situ Studies : Opportunities During the SWOT Fast Sampling Phase. *Front. Mar. Sci.*, **6**, 168. doi :10.3389/fmars.2019.00168.
- Dumas, Franck. 2018. *PROTEVSMED\_SWOT\_2018\_LEG1 cruise, RV Beautemps-Beaupré*. doi :10.17183/protevsmed-swot-2018-leg1.
- Durham, William M, & Stocker, Roman. 2012. Thin phytoplankton layers : characteristics, mechanisms, and consequences. *Annual review of marine science*, **4**, 177–207. doi :doi :10.1146/annurev-marine-120710-100957.
- Field, Christopher B, Behrenfeld, Michael J, Randerson, James T, & Falkowski, Paul. 1998. Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, **281**(5374), 237–240. doi :10.1126/science.281.5374.237.
- Hitchcock, Gary L, Mariano, Arthur J, & Rossby, T. 1993. Mesoscale pigment fields in the Gulf Stream : Observations in a meander crest and trough. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, **98**(C5), 8425–8445. doi :10.1029/92JC02911.
- Hoskins, Brian J. 1982. The mathematical theory of frontogenesis. *Annual review of fluid mechanics*, **14**(1), 131–151. doi :10.1146/annurev.fl.14.010182.001023.
- Huisman, Jef, Pham Thi, Nga N, Karl, David M, & Sommeijer, Ben. 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, **439**(7074), 322–325. doi :10.1038/nature04245.

- Lévy, Marina. 2008. The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. *Transport and mixing in geophysical flows*, 219–261. doi :10.1007/978-3-540-75215-8.
- Lévy, Marina, Klein, Patrice, & Treguier, Anne-Marie. 2001. Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. **59**(4), 535–565. doi :10.1357/002224001762842181.
- Mahadevan. 2022. *CALYPSO* cruise, *RV Pourquoi pas ?* doi :10.17600/18001177.
- 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., & Thyssen, M. 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. doi :10.5194/bg-15-1579-2018.
- Moore, J Keith, & Villareal, Tracy A. 1996. Buoyancy and growth characteristics of three positively buoyant marine diatoms. *Marine Ecology Progress Series*, **132**, 203–213.
- Mostajir, Behzad, Gosselin, Michel, Gratton, Yves, Booth, Beatrice, Vasseur, Christophe, Garneau, Marie-Ève, Fouilland, Éric, Vidussi, Francesca, & Demers, Serge. 2001. Surface water distribution of pico-and nanophytoplankton in relation to two distinctive water masses in the North Water, northern Baffin Bay, during fall. *Aquatic Microbial Ecology*, **23**(2), 205–212. doi :10.3354/ame023205.
- Nieves, Verònica, Llebot, Clara, Turiel, Antonio, Solé, Jordi, García-Ladona, Emilio, Estrada, Marta, & Blasco, Dolors. 2007. Common turbulent signature in sea surface temperature and chlorophyll maps. *Geophysical Research Letters*, **34**(23). doi :10.1029/2007GL030823.
- Pasquero, Claudia, Bracco, Annalisa, Provenzale, Antonello, & Weiss, Jeffrey B. 2007. Particle motion in a sea of eddies. *Lagrangian analysis and prediction of coastal and ocean dynamics*, 89–118. doi :10.1017/CBO9780511535901.005.
- Provenzale, Antonello. 1999. Transport by coherent barotropic vortices. *Annual review of fluid mechanics*, **31**(1), 55–93. doi :10.1146/annurev.fluid.31.1.55.
- Ruiz, Simón, Claret, Mariona, Pascual, Ananda, Olita, Antonio, Troupin, Charles, Capet, Arthur, Tovar-Sánchez, Antonio, Allen, John, Poulain, Pierre-Marie, Tintoré, Joaquín, *et al.* 2019. Effects of oceanic mesoscale and submesoscale frontal processes on the vertical transport of phytoplankton. *J. Geophys. Res.-Oceans*, **124**(8), 5999–6014. doi :10.1029/2019JC015034.
- Strass, Volker H. 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling at fronts. *Deep-Sea Res.*, **39**(1), 75–96. doi :10.1016/0198-0149(92)90021-K.
- Thyssen, M., Garcia, N., & Denis, M. 2009. Sub meso scale phytoplankton distribution in the North East Atlantic surface waters determined with an automated flow cytometer. *Biogeosciences*, **6**(4), 569–583. doi :10.5194/bg-6-569-2009.
- Thyssen, M., Alvain, S., Lefèbvre, A., Dessailly, D., Rijkeboer, M., Guiselin, N., Creach, V., & Artigas, L.-F. 2015. High-resolution analysis of a North Sea phytoplankton community structure based on in situ flow cytometry observations and potential implication for remote sensing. *Biogeosciences*, **12**(13), 4051–4066. doi :10.5194/bg-12-4051-2015.
- Tzortzis, Roxane, Doglioli, Andrea M, Barrillon, Stéphanie, Petrenko, Anne A, d’Ovidio, Francesco, Izard, Lloyd, Thyssen, Melilotus, Pascual, Ananda, Barceló-Llull, Bàrbara, Cyr, Frédéric, Tedetti, Marc, Bhairy, Nagib, Garreau, Pierre, Dumas, Franck, & Gregori, Gérald. 2021. Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, **18**(24), 6455–6477. doi :10.5194/bg-18-6455-2021.
- Yoder, James A, Ackleson, Steven G, Barber, Richard T, Flament, Pierre, & Balch, William M. 1994. A line in the sea. *Nature*, **371**(6499), 689–692. doi :10.1038/371689a0.