



HAL
open science

Effet des fronts océaniques sur les communautés de plancton

Inès Mangolte

► **To cite this version:**

Inès Mangolte. Effet des fronts océaniques sur les communautés de plancton. Océanographie. Sorbonne Université, 2022. Français. NNT : 2022SORUS489 . tel-04131771

HAL Id: tel-04131771

<https://theses.hal.science/tel-04131771>

Submitted on 17 Jun 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE DOCTORAT DE SORBONNE UNIVERSITÉ

École doctorale : « 129 - Sciences de l'Environnement d'Île-de-France »

Spécialité : **Océanographie Biologique**

réalisée au

Laboratoire d'Océanographie et du Climat Expérimentations et Approches Numériques

présentée par

Inès MANGOLTE

pour obtenir le grade de

DOCTEURE DE SORBONNE UNIVERSITÉ

Titre de la thèse :

Effet des fronts océaniques sur les communautés de plancton

Soutenue le 16 décembre 2022 devant le jury composé de :

Directrice de thèse	Marina LÉVY	CNRS - LOCEAN, Paris, France
Rapportrice	Isabelle DADOU	Université Fédérale Toulouse Midi-Pyrénées - LEGOS, Toulouse, France
Rapporteur	Andrea DOGLIOLI	Université Aix-Marseille - MIO, Marseille, France
Examineur	Lars STEMMANN	Sorbonne Université - LOV, Villefranche sur Mer, France
Examinatrice	Mar BENAVIDES	IRD - MIO, Marseille, France
Invité	Mark OHMAN	SIO, La Jolla, California, United States



Résumé de la thèse

Résumé en français

Les fronts océaniques sont des zones de transition entre des masses d'eaux aux propriétés physico-chimiques différentes qui sont associés à une circulation horizontale et verticale très dynamique. Des observations empiriques et des études de modélisation ont permis de montrer que l'apport vertical de nutriments par la circulation cross-frontale stimule la production primaire et provoque l'augmentation de la biomasse d'un groupe de phytoplancton opportuniste, les diatomées, au niveau des fronts. Cependant les conséquences de cet apport de nutriments sur le reste de la communauté planctonique sont encore mal connues. Dans cette thèse, j'utilise à la fois des données empiriques et des simulations numériques pour caractériser l'effet des fronts sur l'ensemble de la communauté planctonique, incluant les autres groupes de phytoplancton (comme les cyanobactéries, les coccolithophores et les dinoflagellés) et le zooplancton. Le modèle est une représentation simplifiée à haute résolution d'un courant de bord ouest (comme le Gulf Stream ou le Kuroshio) couplé au modèle d'écosystème DARWIN, qui inclut 30 types de phytoplancton répartis dans quatre groupes fonctionnels et 16 types de zooplancton. Les données empiriques ont été collectées dans la région de l'upwelling de Californie lors de transects à travers des fronts, et sont constituées de 24 groupes de plancton incluant des bactéries hétérotrophes, du phytoplancton et du zooplancton. Je montre que la structure taxonomique et spatiale des communautés planctoniques frontales est extrêmement complexe, et qu'elle ne peut pas être expliquée uniquement par une augmentation de la croissance en réponse à l'apport de nutriments. A l'aide des simulations numériques, je montre que deux types d'interactions biotiques provoquent une diminution de la biomasse de certains groupes de phytoplancton dans les fronts : l'auto-ombrage, qui est une forme de compétition pour la lumière, et la prédation partagée, qui est une forme de compétition indirecte entre deux proies partageant un prédateur commun. A l'aide des données in-situ, je mets en évidence deux caractéristiques des fronts qui étaient absentes des simulations numériques. Premièrement, l'échelle spatiale de l'organisation des communautés planctoniques à travers les fronts est beaucoup plus fine qu'on ne le pensait : les pics de biomasse des divers groupes de plancton sont très étroits et sont décalés de quelques kilomètres les uns par rapport aux autres. Ce résultat suggère que la structure des communautés planctoniques frontales est fortement influencée par des interactions biotiques et par le transport. Le rôle du transport sera exploré grâce à une collaboration sur les trajectoires Lagrangiennes des masses d'eau. Deuxièmement, les fronts ont un effet spectaculaire sur certains organismes zooplanctoniques filtreurs qui ne sont pas représentés dans les modèles de plancton traditionnels, ce qui suggère que ces modèles devront être complexifiés afin de simuler correctement l'effet des fronts. Ainsi, les résultats que j'ai obtenus pendant cette thèse viennent compléter et complexifier le modèle mécanistique établi lors de ces deux dernières décennies : loin d'être limités à la production de bloom de diatomées, les fronts sont le théâtre de couplages biophysiques complexes entre les interactions biotiques top-down et bottom-up et le transport par les courants qui génèrent des communautés planctoniques à la structure taxonomique et spatiale originale. La modification de la structure des communautés planctoniques dans les fronts océaniques pourrait avoir des conséquences importantes sur les niveaux trophiques supérieurs et sur les flux biogéochimiques qui devront être précisées à l'avenir.

Résumé en anglais

Oceanic fronts are transition zones between water masses with different physico-chemical properties that are associated with a very dynamic horizontal and vertical circulation. Empirical observations and modeling studies have shown that the vertical input of nutrients by the cross-frontal circulation stimulates primary production and causes an increase in the biomass of a group of opportunistic phytoplankton, the diatoms, at the fronts. However, the consequences of this nutrient input on the rest of the planktonic community are still poorly understood. In this thesis, I use both empirical data and numerical simulations to characterize the effect of fronts on the entire planktonic community, including other phytoplankton groups (such as cyanobacteria, coccolithophores and dinoflagellates) and zooplankton. The model is a simplified high-resolution representation of a Western Boundary Current (such as the Gulf Stream or the Kuroshio) coupled with the DARWIN ecosystem model, which includes 30 phytoplankton types in four functional groups and 16 zooplankton types. The empirical data was collected in the California upwelling region during transects across fronts, and consist of 24 plankton groups including heterotrophic bacteria, phytoplankton and zooplankton. I show that the taxonomic and spatial structure of planktonic frontal communities is extremely complex, and cannot be explained solely by increased growth in response to nutrient supply. Using numerical simulations, I show that two types of biotic interactions cause a decrease in the biomass of certain phytoplankton groups in fronts : self-shading, which is a form of competition for light, and shared predation, which is a form of indirect competition between two prey sharing a common predator. Using the in-situ data, I highlight two characteristics of the fronts that were absent from the numerical simulations. First, the spatial scale of planktonic community organization across fronts is much finer than previously thought : the biomass peaks of the various plankton groups are very narrow and are offset by a few kilometers from each other. This result suggests that the structure of the frontal plankton communities is strongly influenced by biotic interactions and transport. The role of transport will be explored through a collaboration on the Lagrangian trajectories of water masses. Second, fronts have a dramatic effect on some filter-feeding zooplankton organisms that are not represented in traditional plankton models, suggesting that these models will need to be made more complex in order to properly simulate the effect of fronts. Thus, the results I obtained during this thesis complement and complicate the mechanistic model established during the last two decades : far from being limited to the production of diatom blooms, fronts are the scene of complex biophysical couplings between top-down and bottom-up biotic interactions and transport by currents that generate planktonic communities with an original taxonomic and spatial structure. The modification of the structure of planktonic communities at ocean fronts could have important consequences on the upper trophic levels and on biogeochemical fluxes that will have to be clarified in the future.

Résumé grand public en français

Les fronts océaniques sont des frontières entre des régions distinctes, différenciées par exemple par leur température ou leur salinité. Ils sont de plus associés à des courants horizontaux et verticaux très intenses qui peuvent transporter les organismes marins sur des distances parfois très longues et leur apporter les éléments nutritifs nécessaires à leur croissance. Cette dernière propriété a conduit les fronts à être décrits comme des “refuges” de biodiversité qui attirent les prédateurs supérieurs comme les poissons, les oiseaux et les mammifères marins. Cependant, les mécanismes par lesquels les courants océaniques affectent ces organismes sont encore très mal connus. Dans cette thèse, je m’intéresse à l’effet des fronts sur le plancton, c’est-à-dire l’ensemble des micro-organismes dérivant avec les courants et qui forment la base de la chaîne alimentaire océanique. Je montre que l’apport de nutriments dans les fronts stimule la croissance de certains organismes, mais que des interactions compétitives au sein de l’écosystème ont un effet néfaste sur d’autres. Mes résultats montrent ainsi que les fronts provoquent une modification de la structure des communautés de plancton, ce qui pourrait avoir des conséquences importantes pour les prédateurs supérieurs et le cycle du carbone.

Résumé grand public en anglais

Oceanic fronts are boundaries between distinct regions, differentiated for example by their temperature or salinity. They are also associated with very intense horizontal and vertical currents that can transport marine organisms over very long distances and bring them the nutrients needed for their development. This last property has led to the description of fronts as biodiversity "refuges" that attract top predators such as fish, birds and marine mammals. However, the mechanisms by which ocean currents affect these organisms are still very poorly understood. In this thesis, I investigate the effect of fronts on plankton, that is, the set of microorganisms that drift with the currents and form the base of the oceanic food chain. I show that the input of nutrients at fronts stimulates the growth of some organisms, but that competitive interactions within the ecosystem have a detrimental effect on others. My results thus show that fronts cause a change in plankton community structure, which could have important consequences for top predators and the carbon cycle.



Remerciements

Je tiens à exprimer ma gratitude envers ma famille pour leur soutien inconditionnel tout au long de mes études, leur amour et leurs encouragements ont été les moteurs de ma réussite. Je voudrais également remercier mes amis pour leur présence et leur aide précieuse, leur soutien moral a été déterminant pour moi.

Mes remerciements les plus sincères vont à mes collègues du laboratoire. Leurs discussions, leurs idées, leurs critiques et leur soutien ont grandement contribué à mon travail de recherche. Je suis particulièrement reconnaissante envers ma directrice de thèse pour son encadrement attentif, son expertise, ses conseils et sa disponibilité. Sa confiance en mes capacités et ses encouragements ont été des sources d'inspiration tout au long de ma thèse.

Je remercie également les membres du jury pour leur temps, leur évaluation attentive et leurs précieux commentaires.

Enfin, je tiens à remercier tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail de recherche. Je suis extrêmement reconnaissant pour toutes les aides, suggestions et discussions qui ont nourri ma réflexion et qui ont abouti à la réussite de cette thèse.



Epigraphe

L'étrange voyage ! Il avait si bien commencé cependant ! Pour ma part je n'en fis jamais qui s'annonçât sous de plus heureux hospices. Avez-vous jamais songé à ce qu'il y a d'original et d'imprévu dans ce groupement d'êtres qui durant quelques jours, entre le ciel infini et la mer immense, ensemble vont défier les colères de l'Océan, l'assaut terrifiant des vagues et le calme sournois de l'eau endormie ? C'est, au fond, vécue en une sorte de raccourci tragique, la vie elle-même, avec ses orages et ses grandeurs, sa monotonie et sa diversité, et voilà pourquoi, peut-être, on goûte avec une hâte fiévreuse et une volupté d'autant plus intense ce court voyage dont on aperçoit la fin du moment même où il commence.

Maurice Leblanc

Like Charybdis, I have sucked up the sea and failing other entertainment will spew it three times daily, for a fee.

Dorothy Dunnett

Unmarked and trackless though it may seem to us, the surface of the ocean is divided into definite zones, and the pattern of the surface water controls the distribution of its life. Fishes and plankton, whales and squids, birds and sea turtles, all are linked to certain kinds of water. [...] And wherever two currents meet, especially if they differ sharply in temperature or salinity, there are zones of great turbulence and unrest, with water sinking or rising up from the depths and with shifting eddies and foam lines at the surface. At such places the richness and abundance of marine life reveals itself most strikingly.

Rachel Carson



Table des matières

Résumé de la thèse	i
Résumé en français	iii
Résumé en anglais	iv
Résumé grand public en français	v
Résumé grand public en anglais	v
Remerciements	vii
Epigraphe	ix
Table des matières	xi
1 Introduction	1
2 État de l’art	5
1 Le plancton : une composante essentielle des écosystèmes marins et du système climatique	5
2 L’océan est un milieu hétérogène structuré par les fronts	8
3 Les fronts influencent les écosystèmes marins	12
4 Résumé de l’état de l’art	21
3 Objectifs de la thèse	23
4 Méthodes	27
1 Modèle	29
2 Observations in-situ	29
3 Données satellite	30
5 Etude des fronts dans un courant de bord ouest	33

1	Résumé de l'article 1	34
2	Article 1 - <i>Plankton community response to fronts : winners and losers</i>	34
3	Résumé du chapitre	58
6	Etude des fronts dans une région d'upwelling	59
1	Résumé de l'article 2	60
2	Article 2 - <i>Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts</i>	60
3	Quantification de l'effet des fronts à l'échelle régionale	101
4	Résumé du chapitre	110
7	Discussion	111
1	Effet des fronts sur la structure taxonomique des communautés des plancton.	112
2	Effet des fronts sur la structure spatio-temporelle des communautés de plancton	115
3	Résumé du chapitre	120
8	Conclusion	121
1	Résumé des résultats	122
2	Recommandations à la communauté scientifique	124
9	Perspectives	127
1	Influence de l'histoire des masses d'eau : adoption d'une perspective Lagrangienne	127
2	Quantification de l'impact régional des fronts : utilisation de la chlorophylle satellite	132
3	Épilogue	134
	Annexes	135
A	Candidature à la bourse Fullbright	137
B	Variabilité intrinsèque	147
	Bibliographie	153

Introduction

La description de la biodiversité et la compréhension des mécanismes qui la génèrent est l'une des grandes questions qui ont rythmé l'histoire des sciences. Une longue succession d'avancées techniques et conceptuelles a mené à l'élucidation de mécanismes de plus en plus complexes pour expliquer les nouvelles observations. Ainsi, les grands voyages d'exploration naturalistes du XIXe siècle, rendus possibles par l'amélioration des techniques de navigation, ont permis à Humboldt de mettre en évidence le rôle de l'environnement dans la structuration de la biodiversité, et à Darwin de mettre au point la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Au cours du XXe siècle, l'exploration des océans s'est intensifiée, et la découverte de l'incroyable diversité du plancton a rendu perplexe les écologues, qui n'avaient à leur disposition que des théories développées sur le modèle des écosystèmes terrestres, impuissantes face à la complexité du milieu océanique. Hutchinson résume cette situation par l'expression évocatrice de "Paradoxe du plancton" (Hutchinson, 1961), initiant ainsi un programme de recherche qui a permis de mettre en évidence le rôle du transport par les courants, des perturbations environnementales, des interactions biotiques, et de la variabilité intrinsèque dans la régulation de la biodiversité planctonique (Roy and Chattopadhyay, 2007; Huisman and Welssing, 1999). Dans la seconde moitié du XXe siècle, le déploiement de flotteurs autonomes (Swallow and Hamon, 1959), la photographie spatiale (Munk, 2001) et le lancement de satellites (Gower et al., 1980) ont mené à la découverte des structures de sous-mésoéchelle (1-100km) dans l'océan et ont produit une prise de conscience sur l'importance de ces structures sur les écosystèmes marins. Ainsi, Kerr (1986) suggère que la mesure de la productivité dans les zones oligotrophes est très sous-estimée car des blooms intermittents ne sont pas échantillonnés lors des campagnes. Dans les décennies qui suivent, l'influence des courants océaniques horizontaux et verticaux sur les processus biogéochimiques et écologiques est examinée à des échelles de plus en plus fines D'Ovidio et al. (2010); Lehahn et al. (2018); Lévy et al. (2018).

Les fronts océaniques sont des structures de sous-mésoéchelle qui influencent à la fois les processus physiques, biogéochimiques (pompe à carbone biologique) et écologiques ("hotspot" de biodiversité). Leur étude représentent donc un enjeu important aussi bien dans le domaine climatique que dans le do-

maine de la conservation. Martinetto et al. (2020) montrent par exemple que la grande variété de services écosystémiques (biodiversité, climat mais aussi sécurité alimentaire et culture) associés au front du plateau de l'Argentine est un argument fort en faveur de la protection de cette région. La localisation des fronts (identifiés par satellite) peut aussi être utilisée pour guider les bateaux de pêche commerciaux vers les zones poissonneuses (Alemany et al., 2014; Prants et al., 2014) ou comme un proxy de la biodiversité dans les régions où elle ne peut pas être mesurée directement et ainsi aider à définir les Aires Marines Protégées (Miller and Christodoulou, 2014; Della Penna et al., 2017).

Les fronts sont des discontinuités physiques de l'océan qui séparent des masses d'eau aux propriétés différentes. Ils sont ainsi définis par un gradient de température et/ou de salinité et généralement accompagnés d'un gradient de densité. L'intensification de ce gradient de densité génère des courants verticaux qui apportent des nutriments depuis l'océan profond vers la couche euphotique (McWilliams, 2016). Ainsi, les fronts représentent une source de nutriments pour les écosystèmes marins qui stimule la production primaire (Mahadevan, 2016; Lévy et al., 2018). Cependant, la composition des communautés phytoplanctoniques dans les fronts n'est pas bien connue, ce qui provoque des incertitudes sur l'effet des fronts sur les flux biogéochimiques. En effet, les traits morphologiques et métaboliques du phytoplancton et du zooplancton influencent la production primaire, l'export et les interactions proies/prédateurs (Tréguer et al., 2018) : par exemple, la taille de la cellule de phytoplancton détermine sa capacité à absorber des nutriments et donc sa productivité, et la densité de la coquille détermine la vitesse de l'export gravitationnel et le niveau de protection face aux prédateurs. Pourtant, cette diversité est rarement prise en compte dans les modèles biogéochimiques qui sont souvent limités à 2 groupes de phytoplancton et 2 groupes de zooplancton.

A l'autre bout de la chaîne trophique, des observations montrent que de nombreux prédateurs supérieurs mobiles (incluant des poissons, requins, mammifères marins et oiseaux) sont attirés par les fronts. Cependant les mécanismes responsables de la concentration de ces prédateurs dans les fronts sont loin d'être élucidés : si l'hypothèse d'une transmission "bottom-up" de l'apport des nutriments est généralement privilégiée, elle ne peut pas être testée en raison du manque d'information sur le comportement des niveaux trophiques intermédiaires (zooplancton). De plus, si certains prédateurs supérieurs exploitent la source de nourriture fournie par les fronts, d'autres peuvent les utiliser pour des raisons indépendantes (par exemple en profitant des courants horizontaux pour se déplacer), ce qui est susceptible de créer du contrôle "top-down" sur leurs proies (Belkin, 2021; Prants, 2022; Della Penna et al., 2015).

De plus, les fronts ont un effet structurant sur la distribution spatiale du plancton. D'une part, ils jouent le rôle de barrière séparant des masses d'eau et des communautés planctoniques distinctes (D'Ovidio et al., 2010), qui se mélangent parfois à travers le front, créant ainsi une nouvelle communauté à la diversité plus élevée (Lévy et al., 2014). D'autre part, la circulation horizontale peut advecter des communautés entières de plancton sur des distances allant de quelques dizaines de kilomètres (Chabert et al., 2021) à plusieurs milliers (Clayton et al., 2014).

Ainsi, les fronts agissent sur les écosystèmes marins par une multitude de mécanismes qui peuvent être divisés en processus actifs (apport vertical de nutriments), passifs (transport horizontal et dispersion) et réactifs (interactions biotiques telles que compétition et prédation). La coïncidence à fine échelle de tous ces processus crée d'intenses couplages bio-physiques extrêmement complexes à démêler, et dont la compréhension est souvent bloquée par les frontières disciplinaires. C'est dans ce contexte que ma thèse s'inscrit : son objectif général consiste à identifier les couplages entre processus actifs, passifs et réactifs qui structurent les communautés planctoniques dans les fronts afin d'élaborer une vision mécanistique et holistique de l'effet des fronts sur les écosystèmes marins. Pour cela, j'emploie une approche multidisciplinaire à l'interface de la physique, de la biogéochimie et de l'écologie.

Dans le chapitre suivant, je résume l'état actuel des connaissances sur l'effet des fronts sur les écosystèmes marins afin d'identifier les zones d'ombre. Cela me permet de formuler la problématique de ma thèse et de présenter la démarche choisie pour y répondre.

État de l'art

1 Le plancton : une composante essentielle des écosystèmes marins et du système climatique

1.1 Le cycle du carbone

Les êtres vivants produisent l'énergie nécessaire à leur fonctionnement par la respiration, c'est-à-dire la reminéralisation de matière organique en dioxyde de carbone (CO_2). Les sources de matière organique à leur disposition sont variées : les plantes utilisent des composés organiques qu'elles synthétisent elle-mêmes lors de la photosynthèse, les animaux (herbivores ou carnivores) consomment la matière organique produite par d'autres organismes, et les bactéries hétérotrophes dégradent les déchets et cadavres des plantes et des animaux.

Le cycle de vie du carbone organique peut ainsi être résumé en trois étapes (Williams and Follows, 2011; Sarmiento and Gruber, 2006) : sa production à partir du CO_2 lors de la photosynthèse (en utilisant l'énergie du soleil), son stockage dans les tissus des organismes et sa reminéralisation. La durée de la période de stockage est extrêmement variable, et peut aller de quelques heures à plusieurs millions d'années selon la voie empruntée à travers le réseau trophique. Lorsque le carbone organique est isolé du reste du système climatique pendant suffisamment longtemps, il est considéré comme "séquestré", c'est-à-dire qu'il n'influence plus l'évolution du climat. La quantification de la séquestration du carbone est un enjeu très important pour les sciences climatiques car le CO_2 est un gaz à effet de serre, c'est-à-dire qu'il piège dans l'atmosphère le rayonnement émis par la surface terrestre. La concentration du CO_2 atmosphérique est ainsi l'un des principaux facteurs déterminant le bilan de chaleur de la Terre et l'évolution du climat. Depuis 150 ans, les activités anthropiques libèrent et reminéralisent d'énormes quantités de carbone fossilisé depuis des centaines de millions d'années, provoquant une augmentation brutale de la concentration du CO_2 atmosphérique et un réchauffement climatique d'une rapidité sans précédent. **L'étude du système climatique nécessite de quantifier les stocks de carbones des différents compartiments de la planète (atmosphère, océan, sol) ainsi que les flux reliant ces compartiments. Cela implique donc**

notamment de comprendre par quelles voies le carbone circule dans les réseaux trophiques. Ainsi, la compréhension du fonctionnement des écosystèmes, qui est l'objectif principal de la discipline scientifique de l'écologie, est également un enjeu important pour les sciences climatiques.

1.2 Le phytoplancton, producteur primaire des océans

Dans les océans, la photosynthèse est réalisée par un assortiment hétéroclites d'organismes microscopiques, dérivant au grès des courants et réunis sous le terme générique de phytoplancton pour cette raison (phyto, "plante" et planktos, "errante"). Bien qu'ils ne représentent qu'une fraction de la biomasse des plantes terrestres, le phytoplancton contribue en proportion similaire à la production primaire globale.

Comme toutes les plantes, le phytoplancton a besoin de l'énergie du soleil, c'est pourquoi il est localisé près de la surface des océans, où la lumière pénètre en abondance. L'intégralité de la production primaire océanique est ainsi réalisée dans une très fine "couche euphotique" d'environ 100 m de profondeur. Le phytoplancton a également besoin de nutriments inorganiques (Nitrate, Phosphate, Silice, Fer, etc.). Dans la couche euphotique, leur consommation intense par le phytoplancton mène à un appauvrissement de ces nutriments. En revanche, ils sont présents en abondance dans l'océan profond. Le milieu océanique présente donc une situation très différente du milieu terrestre : il est divisé entre une couche euphotique abondamment éclairée mais limitée en nutriments où se produit la photosynthèse, et un océan profond obscur mais riche en nutriments. **Les deux conditions nécessaires à la photosynthèse –exposition à la lumière et disponibilité des nutriments– ne sont donc réunies que lorsque des nutriments sont injectés dans la couche euphotique, ce qui nécessite l'intervention de processus physiques comme le transport latéral depuis les continents ou le transport vertical depuis l'océan profond.**

1.3 Le phytoplancton, base de la chaîne trophique marine

Si tous les organismes phytoplanctoniques ont pour point commun de réaliser la photosynthèse, ils sont extrêmement diversifiés en terme de taille, morphologie et stratégie métabolique (Sardet, 2015). Les organismes de petite taille comme les cyanobactéries sont des "glaneurs", c'est-à-dire qu'ils sont plus performants dans les régions oligotrophes de l'océan car leur affinité élevée pour les nutriments leur permet d'en absorber suffisamment pour survivre même lorsqu'ils sont présents en faible quantité. À l'inverse, les organismes de grande taille comme les diatomées sont des opportunistes : ils ont besoin de concentrations élevées de nutriments pour se développer mais peuvent alors atteindre des taux de croissance extrêmement élevés. La majorité des espèces de phytoplancton utilisent du nitrate, du phosphate et du fer, mais certaines peuvent avoir des exigences plus spécifiques : les diatomées et les coccolithophores utilisent respectivement de la silice et du calcaire pour synthétiser leur coquille protectrice et les diazotrophes exploitent l'azote atmosphérique. De plus, certaines espèces ont mis au point d'autres stratégies pour se procurer de la nourriture, comme les dinoflagellés mixotrophes qui sont à la fois capables de réaliser la photosynthèse et de consommer d'autres organismes par prédation. Le taux de croissance d'une cellule est ainsi déterminé par un ensemble de facteurs incluant ses propriétés intrinsèques (ses "traits")

et les ressources disponibles. Transposé au niveau de l'écosystème, cela signifie que la production primaire est déterminée à la fois par la structure taxonomique du phytoplancton (c'est-à-dire l'assemblage d'espèces présentes) et par les conditions environnementales.

Les prédateurs du phytoplancton sont un groupe d'organismes tout aussi hétéroclite rassemblés sous le nom générique de zooplancton. Comme le phytoplancton, ils dérivent généralement passivement avec les courants; cependant les organismes les plus gros sont également capable de nager sur des petites distances et de former des agrégats à des échelles de quelques centimètres à quelques mètres. Les organismes zooplanctoniques choisissent leurs proies principalement en fonction de leurs tailles respectives. Ainsi, le zooplancton unicellulaire (comme les ciliés ou les Rhizaria) se nourrit de bactéries, alors que les petits crustacés (comme les copépodes ou le krill) peuvent consommer des cellules de plus grandes tailles comme les diatomées. Le zooplancton de petite taille est ensuite lui-même consommé par des organismes carnivores plus grands (comme les chaetognathes ou les cnidaires). Outre la taille, la présence de mécanismes de défense (par exemple la présence d'une coquille), la morphologie ou les qualités nutritives peuvent également contribuer à la détection et au choix des proies des prédateurs en embuscade. Les organismes filtreurs sont en revanche très peu sélectifs et consomment toutes les particules interceptées, qu'elles soient vivantes ou mortes, phytoplancton ou zooplancton. Le taux de croissance du zooplancton est déterminé à la fois par l'ingestion des proies (qui dépend de la stratégie de prédation et de la disponibilité des proies) et par leur mode de reproduction. Certains organismes peuvent ainsi se développer très rapidement de façon asexuée, alors que d'autres possèdent des stades larvaires pouvant durer plusieurs mois avec un cycle de vie contraint par le cycle saisonnier.

Le zooplancton de grande taille est ensuite consommé par les poissons et les mammifères marins. A la différence du zooplancton, ces organismes nagent à des vitesses qui sont du même ordre que les courants. Leur distribution n'est donc pas uniquement déterminée par la disponibilité des ressources et le transport passif, mais aussi par leur comportement. Il est cependant important de noter que, le zooplancton incluant les stades larvaires des poissons, ces derniers peuvent être affectés indirectement par les mêmes processus que le plancton.

Dans l'océan, la séquestration du carbone se produit par son exportation de la couche euphotique vers l'océan profond. Le plancton influence notamment l'export de matière organique par la production des particules constituant la "neige marine" (débris divers incluant les pelotes fécales du zooplancton, les coquilles du phytoplancton, etc.), qui chutent verticalement à une vitesse déterminée par leur composition chimique et leur densité.

Ainsi, la composition des communautés planctoniques influence le fonctionnement des écosystèmes marins et se répercute à la fois sur des processus biogéochimiques (flux de carbone) et écologique (diversité et productivité des niveaux trophiques supérieurs).

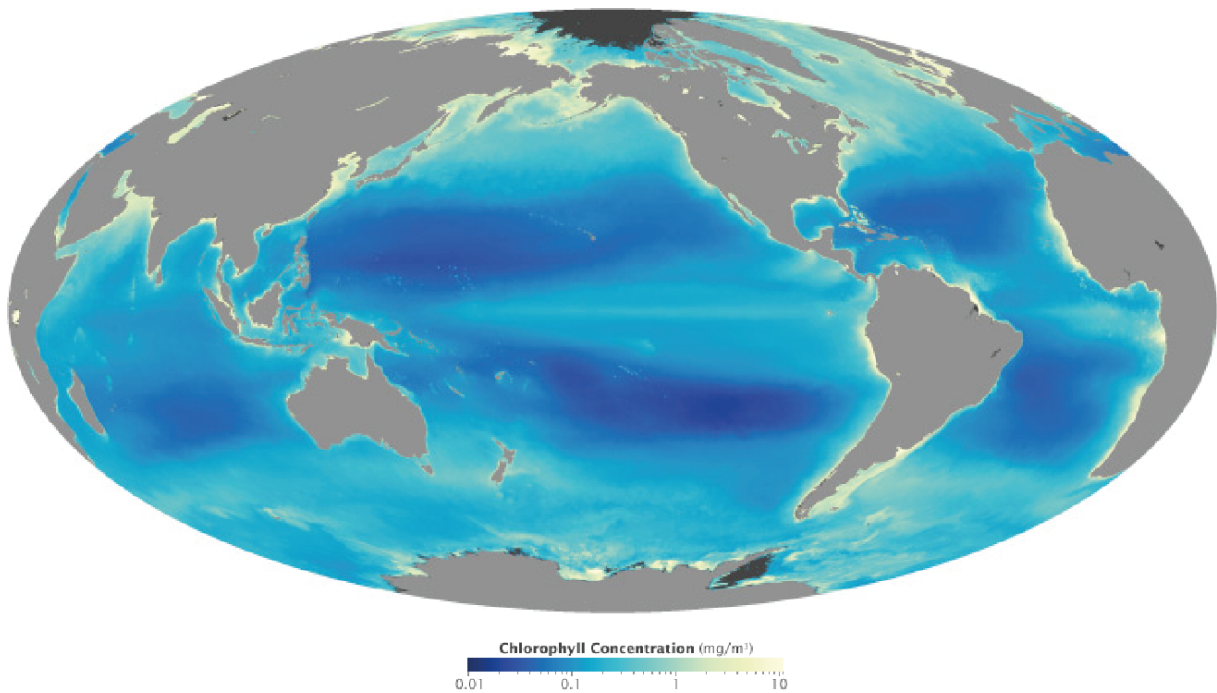


FIGURE 2.1 – Distribution globale de la chlorophylle (moyenne annuelle, 2002-2010, ©NASA)

2 L'océan est un milieu hétérogène structuré par les fronts

2.1 La distribution spatio-temporelle du plancton est très hétérogène de l'échelle planétaire à la sous-mésoéchelle

A grande échelle, la disponibilité des ressources nécessaires au phytoplancton (nutriments et lumière) est contrôlée par la stratification de l'océan, qui varie avec la latitude et la saison selon les échanges de chaleur avec l'atmosphère. Les gyres subtropicales sont associées à une stratification intense et un cycle saisonnier peu marqué, conduisant ainsi à un régime oligotrophe (pauvre en nutriments) dominé par le pico-phytoplancton. Dans les hautes latitudes, les variations saisonnières de la profondeur de la couche de mélange conduisent à des blooms printaniers, pendant lesquels divers groupes de phytoplancton (les diatomées opportuniste en tête) puis de zooplancton se succèdent selon leur vitesse de développement. La productivité des océans peut également être stimulée par des upwelling de nutriments à l'équateur ou dans les courants de bord est (par exemple Californie et Pérou), créant ainsi des hétérogénéités régionales dans la distribution du plancton (Fig. 2.1). Par analogie avec les écosystèmes terrestres, l'océan a ainsi été divisé en une vingtaine de grandes provinces biogéographiques de plusieurs centaines voire milliers de kilomètres (Longhurst, 2007; Beaugrand et al., 2019), dont la distribution est principalement liée aux facteurs environnementaux.

Cependant, dans la deuxième moitié du XXe siècle, des structures à des échelles de plus en plus fines ont été découvertes dans la distribution de la chlorophylle qui mettent en évidence le rôle des courants océaniques (Fig. 2.2). Depuis, l'élucidation des mécanismes générant cette variabilité et la détermination de ses implications sur la biogéochimie et l'écologie sont devenus des thèmes de recherche centraux en océanographie.

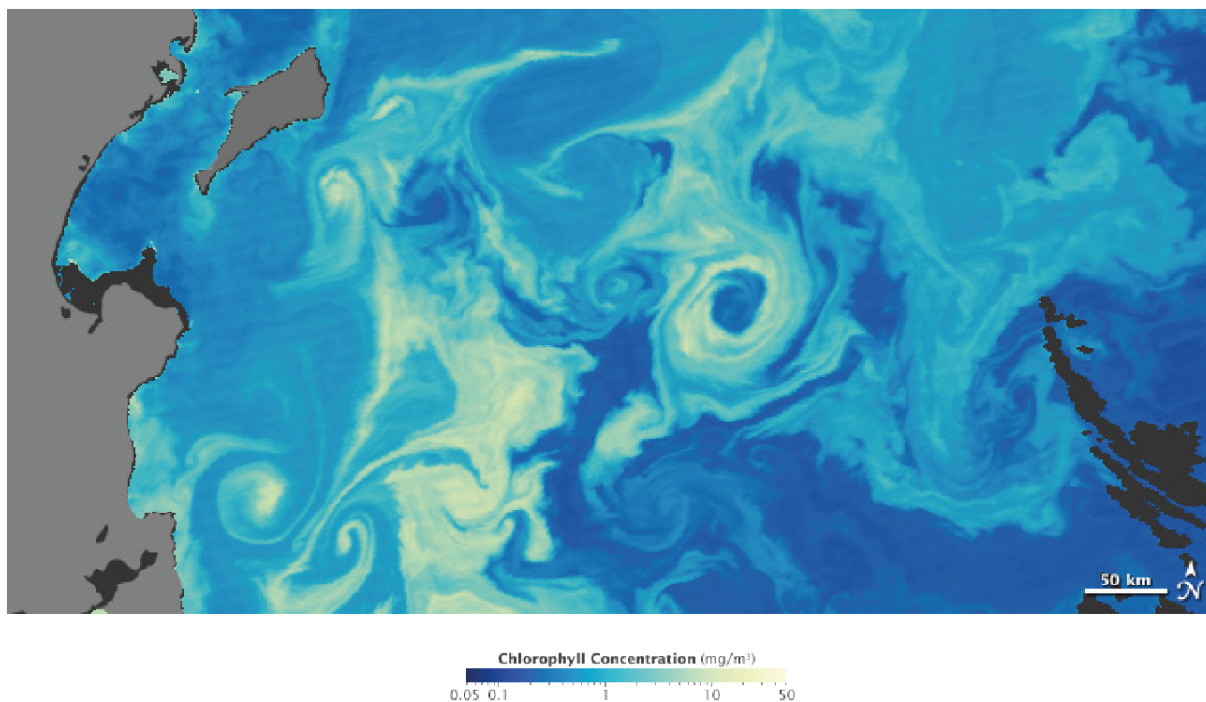


FIGURE 2.2 – Snapshot de la distribution de la chlorophylle dans le Pacifique Nord montrant des structures de sous-mésoéchelle comme des tourbillons et des filaments (©NASA)

2.2 La frontogenèse

L'océan est composé d'un assemblage de masses d'eaux aux propriétés physiques (température, salinité), chimiques (concentration des nutriments) et biologiques (biomasse des organismes vivants) différentes. Ces variables n'évoluent pas de façon continue, mais de façon brutale dans d'étroites régions caractérisées par des gradients élevés : les fronts océaniques. L'existence des fronts va ainsi à l'encontre de la turbulence océanique, qui a tendance à homogénéiser les masses d'eau et à lisser les gradients. La création et le maintien des gradients nécessite donc un apport d'énergie par un forçage externe : si ce forçage disparaît ou est trop faible, le front se dissipe. La dynamique des zones frontales est gouvernée par l'équilibre entre un forçage qui génère et intensifie un gradient de densité et la dissipation de ce gradient, qui peuvent se produire par une multitude de mécanismes physiques (McWilliams, 2016; Lévy et al., 2018).

L'échelle spatiale et la persistance des fronts est déterminée par les caractéristiques du forçage. Les fronts forcés par la topographie (comme les fronts des plateaux continentaux, *Shelf-Slope Fronts*), par les décharges fluviales (*River Plume Fronts*) ou par les marées (*Tidal Fronts*) sont stationnaires. De même, les fronts planétaires (10-100 km), comme les fronts des courants de bord ouest (Gulf Stream, Kuroshio), ou le front circumpolaire antarctique, qui sont forcés par la circulation atmosphérique grande échelle et la topographie, ont une position moyenne constante et peuvent être considérés comme permanents bien que leur position exacte varie d'un jour à l'autre selon la formation de méandres par l'instabilité barocline. A l'inverse, les fronts de sous-mésoéchelle (1-10 km, par exemple les fronts situés en bordure des eddies), associés au brassage par la circulation de mésoéchelle sont de taille beaucoup plus fine et se dissipent

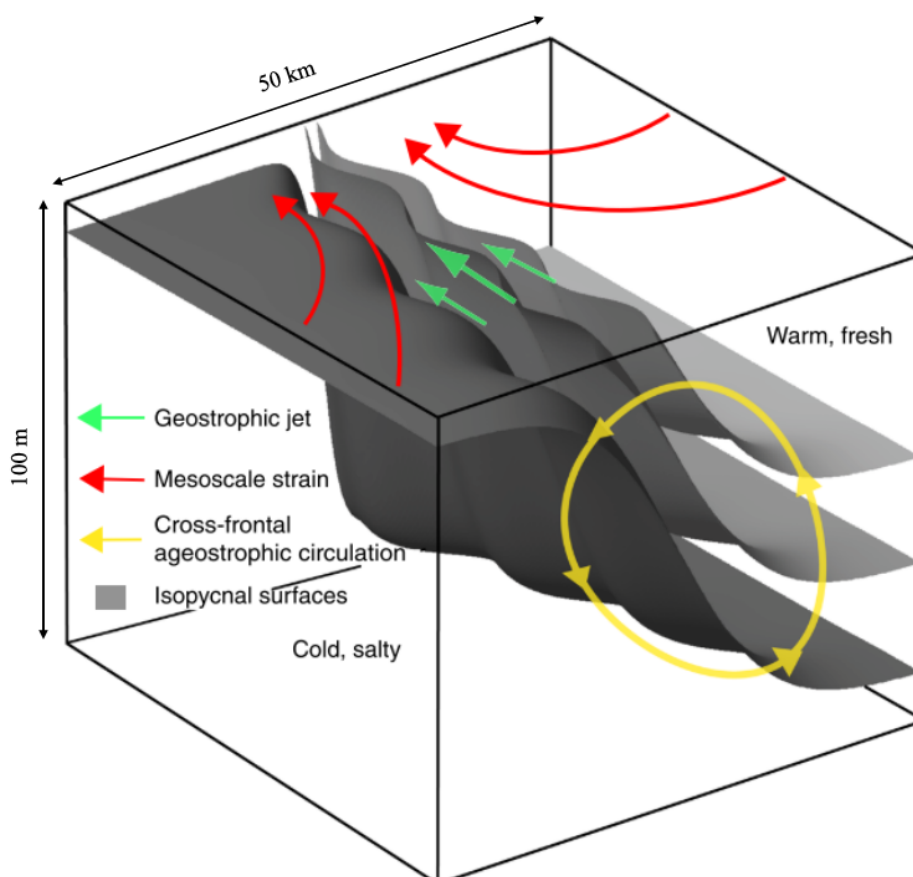


FIGURE 2.3 – Les fronts océaniques sont associés à une circulation horizontale géostrophique le long du front et une circulation verticale agéostrophique cross-frontale (Lévy et al., 2018)

très vite (Lévy et al., 2012a).

La dissipation d'énergie dans les fronts peut se produire par une grande variété de mécanismes, comme les instabilités symétrique et barocline pour les fronts planétaires, ou les instabilités de la couche mélangée ou de Charney pour les fronts de sous-mésoscale. Malgré ces différences, les divers modes de dissipation ont pour point commun de générer des courants verticaux ascendants et descendants extrêmement intenses comparés au reste de l'océan.

La circulation cross-frontale a deux conséquences importantes pour la biologie. La première est d'horizontaliser les isopycnes, c'est-à-dire d'augmenter la stratification ; dans les hautes latitudes cet effet augmente l'exposition à la lumière du phytoplancton et peut déclencher des blooms (Mahadevan, 2016). La seconde, qui se produit lorsque l'extension verticale du front est suffisante, est d'augmenter les flux verticaux de matière entre la couche euphotique et l'océan profond. La branche descendante de la circulation cross-frontale peut contribuer à la subduction de la matière organique (c'est-à-dire augmenter l'export de carbone (Omand and Mahadevan, 2015; Freilich and Mahadevan, 2021; Stukel et al., 2017)) mais aussi de nutriments. A l'inverse, la branche ascendante de la circulation cross-frontale peut provoquer un upwelling de nutriments.

Ainsi, la dynamique des fronts océaniques peut se résumer de la façon suivante : l'intensification d'un gradient de densité produit une circulation horizontale par équilibre géostrophique le long du front et une circulation verticale agéostrophique cross-frontale par la frontogenèse (Fig. 2.3). Ces deux composantes sont susceptibles d'affecter les écosystèmes marins.

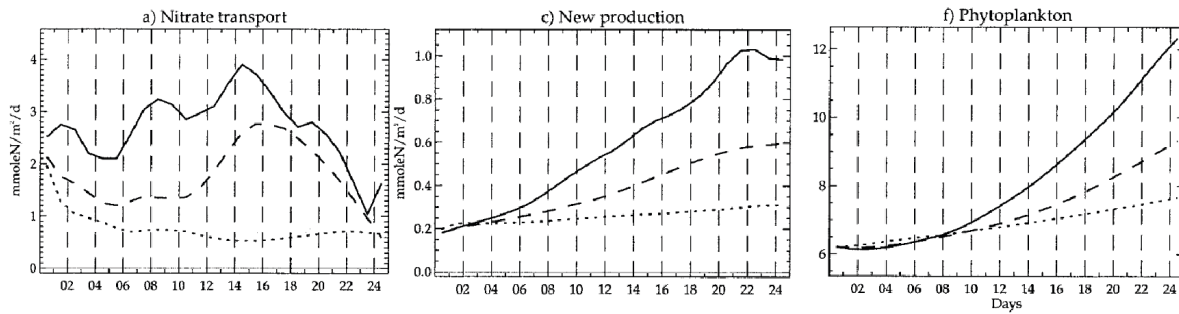


FIGURE 2.4 – Les processus de sous-mésoéchelle dans les régions frontales provoquent une augmentation du transport de nitrate, de la production primaire et de la biomasse de phytoplancton. Les traits pointillés, les tirets et les traits continus correspondent à des simulations numériques avec des résolutions horizontales de 10, 6 et 2 km, respectivement. (Lévy et al., 2001)

3 Les fronts influencent les écosystèmes marins

Si du point de vue physique les fronts sont une ligne de démarcation entre deux milieux distincts, leur dynamique horizontale et verticale peut créer un troisième milieu spécifique au front (par exemple avec un flux de nutriments plus élevé). Du point de vue biologique, les fronts ont donc une épaisseur, et il convient d'évaluer leur influence en comparant *l'intérieur du front* aux deux milieux qui l'entourent (*l'arrière-plan*). Dans le cas du plancton, la question est donc de déterminer si des patchs (c'est-à-dire des parcelles d'eau à l'abondance élevée) sont présents à l'intérieur du front.

3.1 Les fronts stimulent la productivité des océans

L'effet des fronts de sur les flux biogéochimiques a été évalué quantitativement pour la première fois par Lévy et al. (2001) (Fig. 2.4) et confirmé depuis par une multitude d'études (voir les synthèses sur le sujet de Mahadevan (2016); Lévy et al. (2012a, 2018)). Plus récemment, la variabilité spatio-temporelle de l'effet des fronts a pu être explorée dans des simulations régionales réalistes. Kessouri et al. (2020); Mauzole et al. (2020) montrent par exemple que l'effet des fronts de sous-mésoéchelle dans l'upwelling de Californie dépend de la distance à la côte, avec une inhibition de la production primaire dans la région côtière (créée par la subduction de nutriments) et une stimulation dans la région océanique (créée par l'upwelling de nutriments).

L'effet des fronts sur la chlorophylle est connu depuis longtemps par des études in-situ (Franks, 1992), mais l'utilisation de satellite a récemment permis de quantifier et de généraliser ces résultats à plus grande échelle. Ainsi, Kahru et al. (2012) et Liu and Levine (2016) montrent que la concentration de chlorophylle est plus élevée à l'intérieur de fronts de SST dans la région de l'upwelling de Californie (qui est une zone très productive) et dans la gyre subtropicale de l'Atlantique Nord (qui est une zone oligotrophe), respectivement. Dans une étude satellite globale basée sur des produits d'altimétrie, Guo et al. (2019) montrent que la contribution des structures de sous-mésoéchelle et de mésoéchelle aux anomalies positives de chlorophylle varie d'un océan à l'autre. Dans l'océan Austral, les blooms de phytoplancton sont localisés dans le front Circumpolaire en aval des îles, ce qui suggère l'importance

des interactions entre la dynamique frontale et la topographie (Sokolov and Rintoul, 2007). Dans le front du plateau continental de l'Atlantique Nord, les blooms de chlorophylle ne sont détectés qu'au printemps, ce qui suggère l'importance de la variabilité saisonnière (Ryan et al., 1999).

Ainsi, des études de modélisations ont permis de montrer que les injections de nutriments par la circulation frontale stimule la production primaire et des études empiriques ont montré les conséquences sur la distribution globale de chlorophylle. Cependant, ces résultats décrivent le comportement total du phytoplancton sans examiner sa composition.

3.2 Les fronts modifient la structure des communautés planctoniques

3.2.1 Les fronts génèrent des blooms de diatomées

L'augmentation de la croissance et de l'abondance des diatomées dans les fronts a principalement été démontrée par des études empiriques. Dans un premier temps, les espèces constitutives des blooms frontaux furent identifiées au microscope comme des espèces de diatomées (voir la synthèse de Franks (1992) ou Yoder et al. (1994)). En effet, les études quantitatives étaient alors limitées à des classes de taille. Yamamoto et al. (1988) montre par exemple que l'abondance du micro-phytoplancton ($>10 \mu\text{m}$, dont font partie les diatomées) est maximale à proximité du front du Kuroshio. Dans un second temps, la mesure des pigments accessoires par HPLC (High-Performance Liquid Chromatography) a permis de déterminer la composition du phytoplancton et de montrer que les diatomées dominent les communautés planctoniques dans les blooms frontaux (Claustre et al. (1994); Carreto et al. (2016) et Fig. 2.5).

Le lien mécanistique entre apport de nutriment et biomasse des diatomées peut être montré de plusieurs façons.

Allen et al. (2005); Ribalet et al. (2010); Yamamoto et al. (1988) montrent que le taux de croissance des diatomées augmentent en réponse à un apport de nutriments en réalisant des expériences d'incubation où la concentration des nutriments est augmentée progressivement pour simuler un apport par la circulation frontale .

Dans un front de l'upwelling de Californie où un bloom de diatomées a été détecté (Taylor et al., 2012), la stimulation de la croissance dans le front a été montré par deux méthodes : Chekalyuk et al. (2012) mesure une augmentation de la fluorescence active, qui est un proxy de la production photosynthétique. Li et al. (2012) réalisent des simulations numériques avec un modèle assimilatif qui montrent que le flux de nutriments et la production primaire sont plus élevés dans le front (Fig. 2.6).

Les premiers modèles de biogéochimie (NPDZ) avaient une représentation extrêmement simplifiée du phytoplancton n'incluant qu'un seul compartiment, et étaient donc limités à montrer l'effet des fronts sur la production primaire. L'ajout d'un second compartiment a ensuite permis de distinguer l'effet des fronts sur les "petits" phytoplancton (c'est-à-dire les cyanobactéries) et sur les "grands" (c'est-à-dire les diatomées) et de montrer que, conformément aux études empiriques, les fronts favorisent la croissance du "grand" phytoplancton (Lima et al., 2002; Rivière and Pondaven, 2006). En utilisant un modèle plus complexe à la fois sur le plan physique et biologique, Lévy et al. (2015) complètent ce résultat en montrant d'abord que les fronts augmentent non seulement la biomasse du phytoplancton "opportuniste" (qui

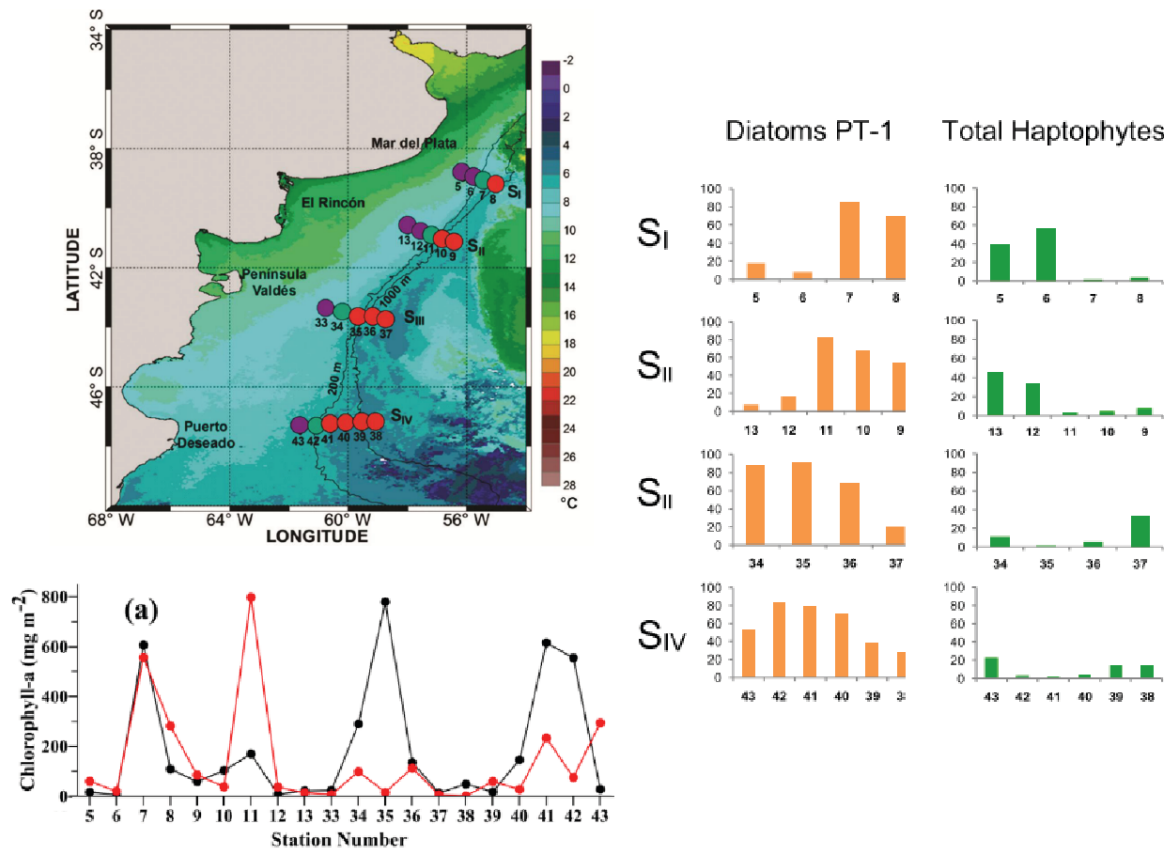


FIGURE 2.5 – Le front du plateau continental de l’Argentine est associé à des pics de phytoplancton composés majoritairement de diatomées. Les stations 7,11,34 et 42 sont identifiées comme des stations frontales (cercles verts sur la carte) par leur signature en salinité. L’effet du front sur la biomasse absolue de chaque groupe de phytoplancton (comme les diatomées ou les haptophytes) n’est pas examiné. (Carreto et al., 2016)

représente les diatomées) mais aussi la diversité de la communauté phytoplanctonique, et ensuite que l’effet des fronts varie selon le régime biogéochimique (latitude et saison). Ces trois études (Lima et al., 2002; Rivière and Pondaven, 2006; Lévy et al., 2015) montrent également que les fronts n’ont pas d’effet significatif sur la distribution des non-diatomées, qui sont paramétrisés pour ressembler aux cyanobactéries. En revanche, l’effet des fronts sur les coccolithophores ou les dinoflagellés pas pu être exploré avec ces modèles. Occasionnellement, les fronts peuvent être associés à des "marées rouges" de dinoflagellés (Franks, 1992; Pitcher et al., 1998) ou à des patches de diazotrophes (Benavides et al., 2021).

Les injections de nutriments par la circulation verticale frontale stimulent la croissance des espèces de phytoplancton opportunistes et sont responsables des nombreuses observations de blooms de diatomées dans les fronts. Les fronts sont parfois associés à des patches d’autres groupes de phytoplancton, mais les mécanismes de génération de ces patches ne sont pas élucidés.

3.2.2 Les fronts structurent spatialement les communautés planctoniques

La dispersion est l’un des principaux facteurs contrôlant la distribution du plancton dans l’océan (McManus and Woodson, 2012; Ward et al., 2021). Le transport peut affecter les processus biologiques

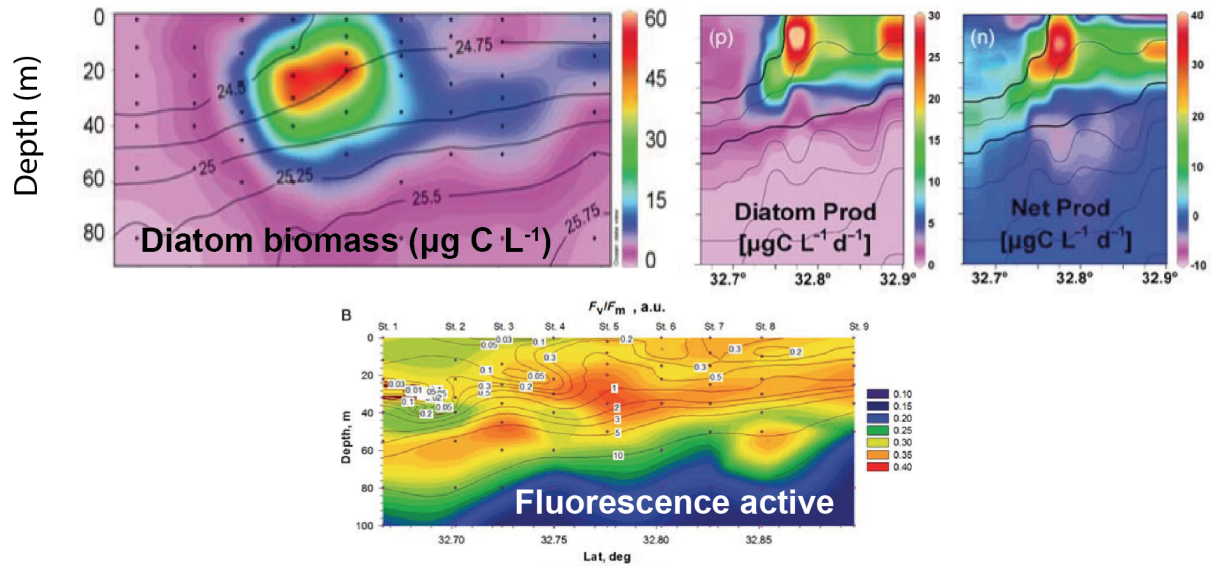


FIGURE 2.6 – Description d'un bloom de diatomées dans un front de l'upwelling de Californie : biomasse des diatomées mesurée par microscopie (Taylor et al., 2012), production nette totale et production des diatomées simulée avec un modèle numérique (Li et al., 2012) et fluorescence active mesurée par Advanced Laser Fluorometer (ALF, Chekalyuk et al. (2012)). Chaque panneau montre une section verticale à travers les 9 stations composant le transect.

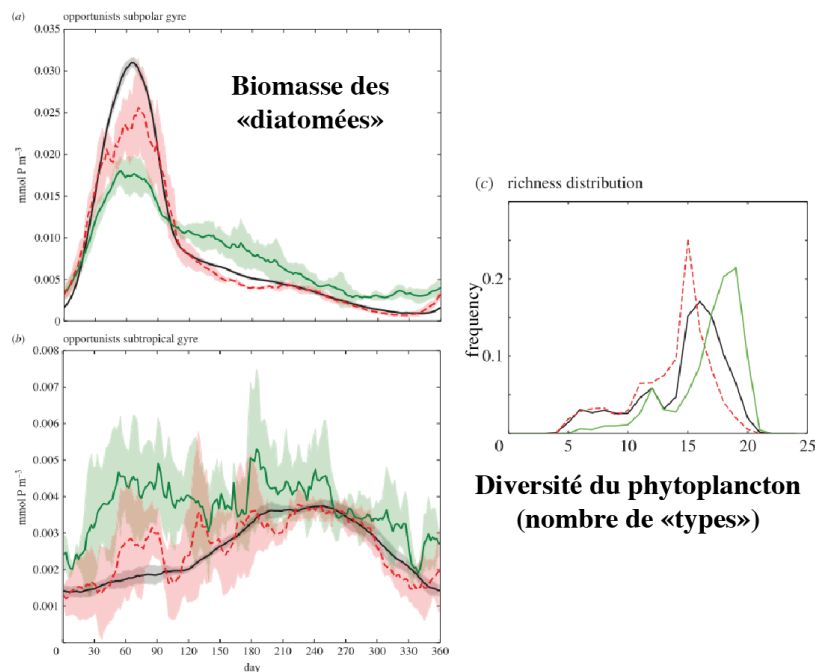


FIGURE 2.7 – Effet des fronts sur la biomasse et la diversité du phytoplancton dans un modèle numérique. Les fronts (ligne verte) provoquent une augmentation de l'abondance du phytoplancton "opportuniste" (les diatomées) en régime oligotrophe (région subtropicale en été et région subpolaire) par rapport au reste du domaine (eddies en rouge et arrière-plan en noir) et une augmentation de la diversité (Lévy et al., 2015)

(absorption des nutriments, taux de croissance, rencontres proies/prédateurs, taux de broutage, etc.) de trois façons : premièrement en modifiant l'environnement des organismes (température, lumière, ou nutriments) ; deuxièmement en modifiant leur concentration ; et troisièmement, en introduisant de nouvelles interactions biotiques par la mise en contact des communautés initialement séparées. Dans les régions frontales spécifiquement, les courants de sous-mésoéchelle augmentent la diversité locale du plancton en provoquant la superposition de leurs niches écologiques (Lévy et al., 2014). La dispersion peut produire deux types d'effets à proximité des fronts : le mélange à travers le front et le transport le long du front.

3.2.2.1 Les fronts sont des barrières perméables Les fronts ont deux effets structurants opposés : ils forment d'une part une barrière séparant deux régions (ou "niches fluides", selon l'expression de D'Ovidio et al. (2010)), et sont d'autre part un lieu de mélange entre ces régions. Ce dilemme est élégamment résumé par l'intitulé d'un article de Bower et al. (1985) : *The Gulf Stream—Barrier or Blender?*

Dans les fronts associés à des jets instables (comme le Gulf Stream et le Kuroshio), la formation de méandres évoluant en eddies par l'instabilité barocline peut transporter de très grandes quantités d'eau -et les communautés de plancton qui leur sont associées- d'un côté à l'autre du front. Ainsi, dans des données empiriques collectées dans le Kuroshio, Clayton et al. (2014) identifient deux communautés de phytoplancton de part et d'autre du front, mais notent que le détachement d'un méandre a transporté du plancton "subtropical" vers le côté Nord.

Dans d'autres cas en revanche, il n'y a pas ou peu de dispersion à travers le front et les deux communautés situées de part et d'autre restent isolées (Mousing et al., 2016). Ce rôle de barrière a été fréquemment observé pour les communautés de pico-phytoplancton (Taylor et al., 2012; Tzortzis et al., 2021). Notamment, au sein d'un même front, les divers groupes ne sont pas toujours localisés du même côté : par exemple le front de l'upwelling de Californie (Taylor et al., 2012) sépare des cyanobactéries de type *Prochlorococcus* au Sud de cyanobactéries de type *Synechococcus* au Nord. Dans certains fronts, la distribution du pico-plancton dans un front est tellement variable dans le temps et dans l'espace qu'il est impossible de faire émerger un signal lié aux fronts (Hernández-Hernández et al., 2021).

Les fronts peuvent aussi avoir un effet structurant sur le zooplancton. McGinty et al. (2014); Haberlin et al. (2019) montrent ainsi que les masses d'eaux séparées par le front sont caractérisées par des assemblages de zooplancton très différents. Dans certains cas, le mélange de deux communautés distinctes à l'interface frontale peut faire augmenter la biomasse totale (Molinero et al. (2008), Fig. 2.8) ou la diversité du zooplancton (Schultes et al., 2013). L'effet structurant des fronts n'est pas limité à l'abondance du zooplancton mais peut aussi concerner leur distribution verticale. Ainsi, Bednaršek and Ohman (2015) montrent que les ptéropodes ont tendance à rester dans les couches superficielles du côté du front qui est sous-saturé en carbonate afin de limiter la dissolution de leur coquille calcaire.

3.2.2.2 Les courants horizontaux advectent les communautés planctoniques le long des fronts

Les courants horizontaux advectent des espèces côtières de phyto- et de zoo-plancton sur des milliers de kilomètres Yamamoto and Nishizawa (1986); Yamamoto et al. (1988) et créer des assemblages d'espèces originaux. Clayton et al. (2017) observe ainsi la coexistence dans le Kuroshio de deux écotypes

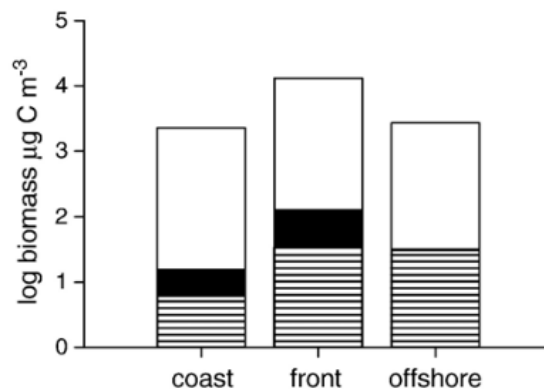


Fig. 7. Biomass of zooplankton functional groups in relation with the characteristic zone of the Ligurian Sea. Copepods (open bars), salps (solid bars), and krill larvae (bars with horizontal lines).

FIGURE 2.8 – Distribution de la biomasse du zooplancton mesurée à travers le front Ligure (Mer Méditerranée). La biomasse totale du zooplancton est plus élevée dans le front à cause de la superposition du domaine des salpes (région côtière) et des larves de krill (région océanique "offshore"). De plus, bien que la biomasse totale des copépodes soit constante à travers le front, la composition taxonomique varie : certains groupes, comme *Paracalanus*, sont plus abondants du côté côtier, et d'autres (*Oithona*, *Oncaea*, *Accarthia*) du côté océanique (Molinero et al., 2008)

d'*Ostreococcus* (un groupe de pico-phytoplancton) qui ont normalement des niches disjointes : l'écotype "côtier" est transporté le long du Kuroshio et est ainsi mis en contact avec l'écotype "océanique". Dans les fronts associés à un écoulement horizontal convergent, des parcelles d'eau d'origine distinctes peuvent être rassemblées au niveau du front (Fig. 2.9).

La composition d'une communauté de plancton influencée par du transport dépend des échelles de temps du transport et de la biologie : les espèces "exotiques" apportées par les courants sont généralement moins compétitives que les espèces locale et ont tendance à être éliminées ; cependant une population peut être maintenue si elles sont apportées suffisamment vite (Clayton et al., 2013).

Dans les régions frontales, les échelles de temps de la physique et de la biologie sont très similaires, ce qui implique un couplage intense entre le transport et la réponse aux injections de nutriments qui peut modifier la structure des communautés planctoniques. Ces implications sont cependant rarement examinées, l'accent étant généralement mis sur la formation des blooms ou la dispersion à travers la "barrière" frontale aux dépens du transport le long du front.

3.3 Les interactions trophiques dans les fronts : bottom-up ou top-down ?

3.3.1 Les fronts stimulent la Production Secondaire du zooplancton : bottom-up

L'agrégation du phytoplancton dans les fronts peut avoir des conséquences disproportionnées sur le zooplancton et sur les niveaux trophiques supérieurs à cause de la non-linéarité des relations entre la concentration des proies et le taux de croissance des prédateurs (Woodson and Litvin, 2015). Les variations pluri-annuelle de la quantité de front dans l'upwelling de Californie, en affectant la composition

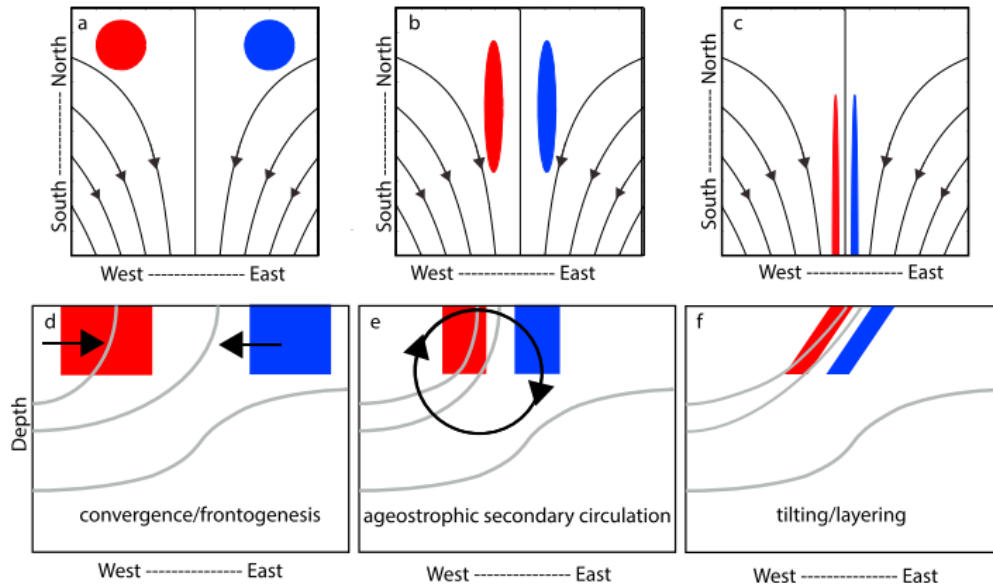


Figure 9. Idealized patch evolution during frontogenesis. (a–c) Top-down view of tracer patches (blue and red) in a convergent front, streamlines shown in black. (d–f) Side view of frontogenesis. Gray lines indicate isopycnals.

FIGURE 2.9 – Modèle conceptuel de la frontogénèse dans un front de l’upwelling de Californie. La convergence de l’écoulement rassemble des parcelles d’eau d’origines distinctes et intensifie le gradient, déclenchant la circulation agéostrophique verticale. (de Verneil et al., 2019)

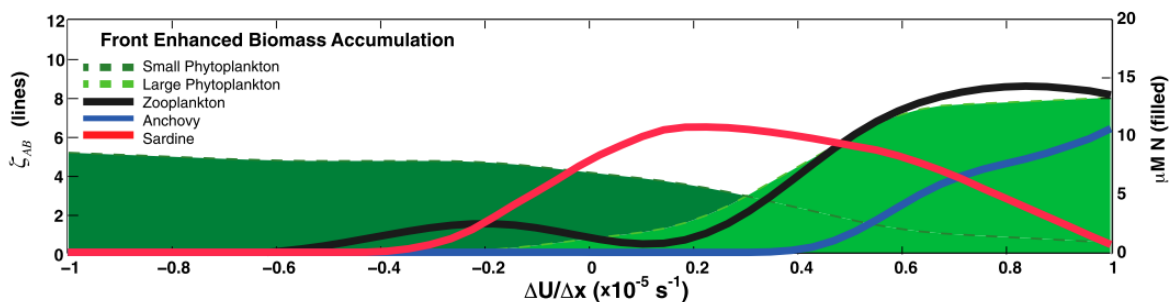


FIGURE 2.10 – Simulation de la sensibilité de la structure des écosystèmes marins à l’intensité des fronts. Les fronts provoquent l’agrégation des organismes, ce qui affecte les taux biologiques et se répercute sur la composition du phytoplancton, du zooplancton, et des poissons. Les fronts intenses (à droite) sont associés à du phyto- et du zooplancton de grande taille qui est consommé préférentiellement par les anchois; les fronts faibles (au milieu) sont associés à du phyto- et du zooplancton de plus petite taille consommé préférentiellement par les sardines. Woodson and Litvin (2015)

du phytoplancton et du zooplancton, pourraient ainsi contribuer à l’alternance des régimes "sardines" et "anchois" (Fig. 2.10).

L’existence de variabilité à la (sous)-mésoséchelle en général dans la distribution du zooplancton est désormais bien établie (Olson, 1991; Gallager et al., 1996; Labat et al., 2009; Sabaté et al., 2013; Villate et al., 2014). Cependant, l’effet des fronts océaniques sur la distribution du zooplancton et sur la production secondaire n’a été examiné que dans quelques études in-situ. L’utilisation d’un glider a permis de montrer l’association entre les fronts et le zooplancton dans un plus grand nombre de front, mais uni-

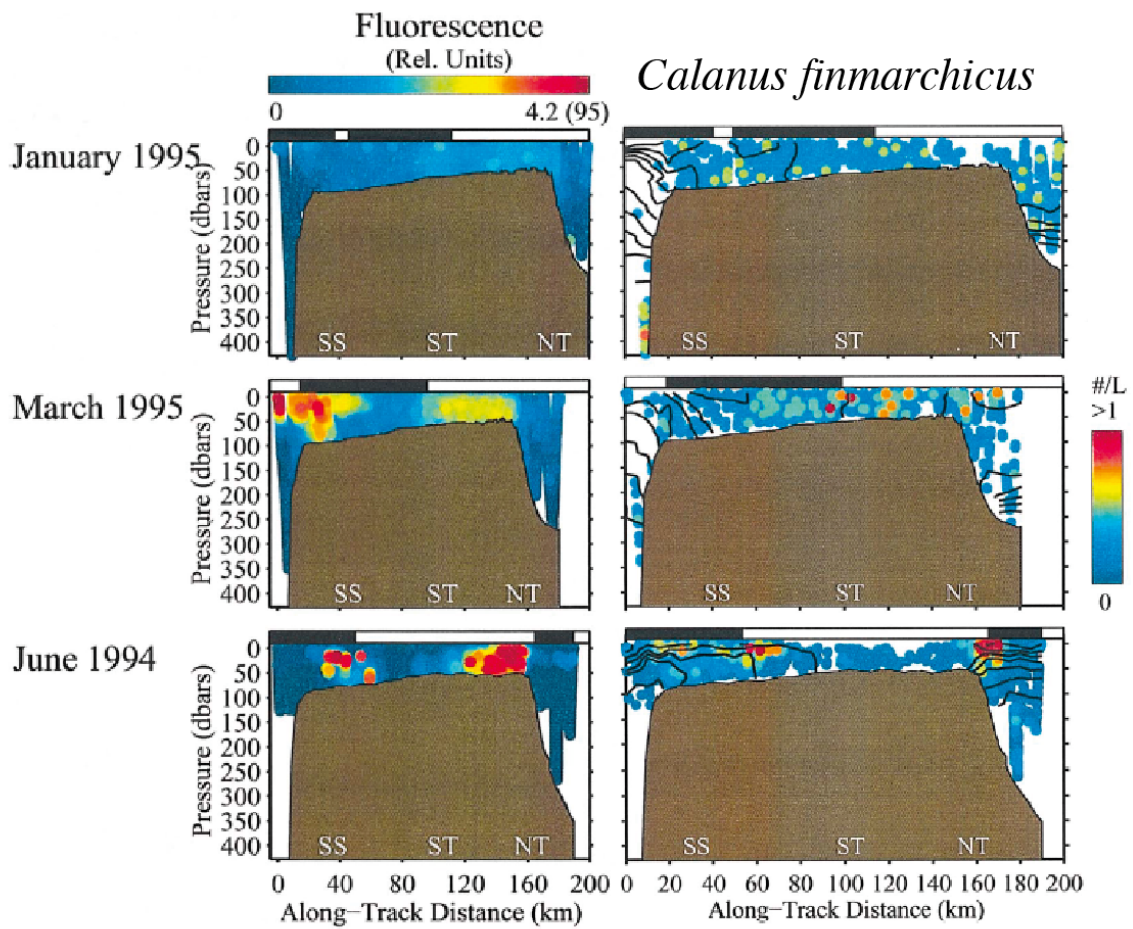


FIGURE 2.11 – Distribution de la fluorescence et de l’abondance d’un groupe de copépodes (*Calanus finmarchicus*), à travers trois fronts du plateau continental de l’Amérique du Nord : Shelf-Slope (SS), Southern Tidal (ST), et Northern Tidal (NT). La position des fronts coïncide très approximativement avec les pics de fluorescence et de zooplancton ; ces décalages ne sont pas discutés par les auteurs. (Ashjian et al., 2001)

quement à une résolution taxonomique grossière (zooplancton total par acoustique) (Davis et al., 2008; Powell and Ohman, 2015). Les campagnes en mer, malgré leur couverture spatio-temporelle réduite, sont pour l’instant le seul moyen d’analyser la composition du zooplancton en détail.

Plusieurs études montrent ainsi que l’abondance des formes adultes et juvéniles (nauplii) de copépodes est plus élevée dans les fronts (Boucher (1984); Ashjian et al. (2001); Ohman et al. (2012); Derisio et al. (2014) et Fig. 2.11). L’élévation dans les fronts du ratio nauplii :adulte, qui est un proxy de la production secondaire, est généralement utilisé comme un argument en faveur de la transmission bottom-up de l’effet des injections de nutriments. Le comportement des copépodes est parfois examiné plus en détail : Thibault et al. (1994) mesurent ainsi une augmentation du taux d’ingestion et de respiration des copépodes dans le front Almeria-Oran.

L’effet des fronts sur d’autres groupes de zooplancton n’a été étudié que plus occasionnellement. Dans l’une des rares études portant sur les appendiculaires, Capitano and Esnal (1998) mesurent l’abondance des adultes et de plusieurs stades de développement immatures. Ils montrent ainsi que la produc-

tion secondaire des appendiculaires est élevée dans le front. Les auteurs notent également que l'abondance des copépodes juvéniles est élevée dans le front mais pas celle des copépodes adultes, ce qui suggère que les mesures ont été effectuées au début de la succession trophique du zooplancton : les appendiculaires, ayant un taux de reproduction plus rapide que les copépodes, réagissent plus rapidement à une augmentation de la disponibilité de leurs proies. L'élévation de l'abondance des appendiculaires dans les fronts a également été mesurée dans quelques études plus générales incluant plusieurs groupes de zooplancton (par exemple Ohman et al. (2012); Derisio et al. (2014)).

Cependant, les mécanismes responsables de l'agrégation du zooplancton dans les zones frontales sont encore débattus. Outre l'augmentation de la croissance (établie pour les copépodes), le zooplancton peut s'agréger dans les fronts par deux mécanismes principaux : la convergence passive et la nage active. Le zooplancton gélatineux, qui a une densité très faible, est particulièrement sensible à ces processus et forme très souvent des patches dans les fronts (Graham et al., 2001; Luo et al., 2014). Ces deux mécanismes étant découplés de l'abondance des proies, ils pourraient exercer un contrôle top-down important sur les niveaux trophiques inférieurs.

La combinaison de ces effets peut donner une importance particulière aux zones frontales pour les stades de vie les plus vulnérables comme les larves. Bakun (2007) suggère ainsi que la concentration du zooplancton juvénile dans les zones frontales pourrait s'expliquer par à la fois par la disponibilité de la nourriture et leur agrégation par convergence passive qui créent des conditions de développement optimale. De même, Woodson et al. (2012) montrent que le recrutement des larves de poissons et de crustacés se fait préférentiellement dans les fronts dans l'upwelling de Californie.

3.3.2 L'intensité du broutage contrôle la production primaire dans les fronts : top-down

L'influence du broutage sur la distribution du phytoplancton a été démontrée de façon extensive par l'utilisation de modèles globaux (Prowse et al., 2012; Vallina et al., 2014). L'intensité du broutage influence également la distribution du phytoplancton à plus fine échelle dans les fronts (Rivière and Pondaven, 2006). Dans les cas extrêmes, le contrôle exercé par le broutage pourrait même empêcher l'accumulation de biomasse dans les fronts (Zhang et al., 2013), ce qui a des implications énormes sur la détection de l'effet des fronts par des méthodes empiriques. La connaissance des flux est indispensable pour identifier les processus régulant les écosystèmes marins. La concentration d'un traceur étant le bilan entre les apports et les pertes, une augmentation de la concentration ne se produit que si les apports sont supérieurs aux pertes. Les corrélations entre les stocks (par exemple entre nutriments et biomasse) ne sont valables que si le système est à l'équilibre, ce qui est rarement le cas dans les structures de sous-mésoéchelle. Ainsi, la mesure d'une faible concentration de nutriment ou d'une faible biomasse de phytoplancton n'implique pas l'absence d'activité biologique puisqu'elle peut résulter de l'augmentation simultanée des apports (flux advectif/diffusif et croissance, respectivement) et des pertes (absorption des nutriments et broutage, respectivement).

4 Résumé de l'état de l'art

Points clés de l'état de l'art

- Les fronts océaniques sont des barrières perméables entre des communautés planctoniques distinctes. Le mélange de ces communautés au niveau du front peut augmenter la diversité locale (Fig. 2.12a).
- Les courants horizontaux peuvent transporter les communautés planctoniques le long des fronts sur des distances allant de quelques dizaines de km à plusieurs milliers (Fig. 2.12b).
- Les apports de nutriments par la circulation cross-frontale agéostrophique stimulent la production primaire et provoquent des blooms de diatomées (Fig. 2.12c).
- Certains groupes de zooplancton et de prédateurs supérieurs s'agrègent dans les fronts (Fig. 2.12d).

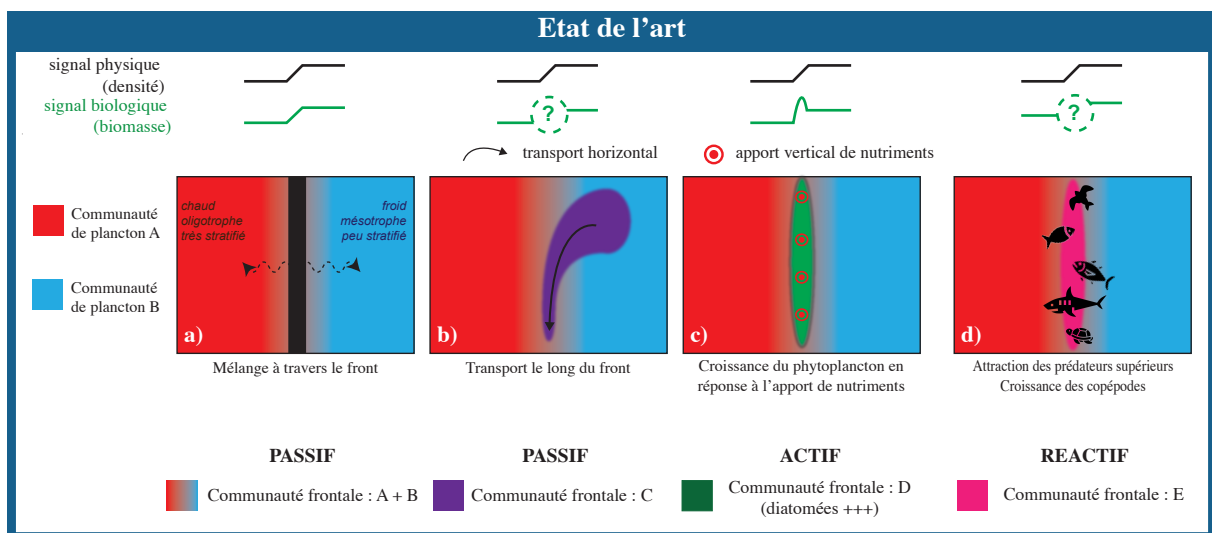


FIGURE 2.12 – Les fronts océaniques sont des frontières entre deux régions aux propriétés physico-chimiques et aux communautés biologiques distinctes (par exemple une région froide productive et une région chaude oligotrophe). Ils sont associés à une circulation horizontale géostrophique qui mélange et transporte les organismes et à une circulation verticale agéostrophique qui stimule leur productivité.

Objectifs de la thèse

Cet état de l'art a permis de mettre en lumière les limites de nos connaissances de l'effet des fronts sur les écosystèmes marins :

Limites des études existantes

1. La majorité des études est focalisée sur les diatomées et les copépodes. Très peu d'informations sont connues sur les autres groupes de phyto et de zooplancton.
2. La structure spatiale à l'intérieur des fronts (à travers le front et le long du front) a été très peu explorée.
3. La variation rapide des fronts à l'échelle de quelques jours est difficile à mesurer avec des observations in-situ.
4. La nature des interactions biotiques prenant place au sein des écosystèmes frontaux est peu connue.
5. Les données in-situ ont une portée locale qui rend difficile l'estimation de l'effet des fronts à l'échelle globale ou même régionale.

Cette constatation m'amène à formuler la problématique de ma thèse en cinq questions qui visent à combler ces lacunes :

Problématique de la thèse

1. Comment **l'ensemble de la communauté planctonique** (prenant en compte la diversité morphologique et fonctionnelle du phytoplancton et du zooplancton) est-elle modifiée au niveau des fronts ?
2. Quelle est **l'échelle spatiale** de l'organisation des communautés planctoniques dans les fronts dans les trois dimensions de l'espace, c'est-à-dire à travers le front, le long du front, et verticalement ?
3. Quelle est **l'échelle temporelle** de l'évolution des communautés planctoniques frontales relativement à l'échelle temporelle du transport ?
4. Quels **processus réactifs** (c'est-à-dire les interactions biotiques comme la prédation ou la compétition) participent à la structuration des communautés planctoniques frontales ?
5. Quelle est la variabilité associée aux échelles de temps saisonnières et pluri-annuelles, aux différents types de fronts, et aux contrastes entre les différentes régions de l'océan ?

Dans cette thèse, j'apporte des éléments de réponse à ces questions en croisant trois approches : modélisation, données in-situ, et données satellite. Les résultats principaux de mon travail ont donné lieu à deux publications qui constituent chacune le coeur d'un chapitre. Le fil conducteur de cette thèse est le schéma présenté à la fin de l'état de l'art (Fig. 2.12) qui sera modifié à l'issue de chaque article afin de refléter l'avancée accomplie dans la compréhension de l'effet des fronts sur les communautés de plancton.

Dans le premier article (publié dans le *Journal of Plankton Research*), je décris la structure des communautés planctoniques dans les fronts des courants de bord ouest à l'aide d'un modèle numérique incluant 30 types de phytoplancton et 16 types de zooplancton. J'identifie le rôle de deux processus réactifs dans la structuration de ces communautés. Cet article est présenté dans le chapitre 5.

Dans le deuxième article (soumis au journal *Biogeosciences*), je décris la structure taxonomique et spatiale des communautés planctoniques dans les fronts de l'upwelling de Californie à l'aide de données in-situ (incluant 24 groupes de bactéries, phytoplancton et zooplancton). Cet article constitue la première partie du chapitre 6. Afin de compléter les résultats de cet article, je quantifie la contribution des fronts au bilan régional de biomasse en combinant données in-situ et données satellite ; cette analyse est présentée en deuxième partie du chapitre 6.

Les résultats de ces deux articles sont comparés dans le chapitre 7 afin de faire émerger les points les plus robustes de chaque étude.

Enfin, dans les chapitres Conclusion et Perspectives, je résume ce que j'ai appris lors de ma thèse sur l'effet des fronts sur les communautés planctoniques et je présente deux études en cours qui approfondiront et compléteront mes résultats de thèse.

Durant ma thèse, j'ai également participé à la conceptualisation d'un modèle d'écosystème, qui a servi pour des études 0D de modélisation menées par un étudiant en thèse du NYU (New York University), Benjamin Mayersohn. Ces travaux ont mené à deux publications auxquelles j'ai été associée et qui sont incluses en annexe : la première a été publiée en 2021 dans le journal *Ecological Modelling* et la seconde publication a été récemment soumise au journal *Geophysical Research Letters : Biogeosciences* et est actuellement en révisions mineures.

Méthodes

Sommaire

1	Le plancton : une composante essentielle des écosystèmes marins et du système climatique	5
1.1	Le cycle du carbone	5
1.2	Le phytoplancton, producteur primaire des océans	6
1.3	Le phytoplancton, base de la chaîne trophique marine	6
2	L'océan est un milieu hétérogène structuré par les fronts	8
2.1	La distribution spatio-temporelle du plancton est très hétérogène de l'échelle planétaire à la sous-mésoéchelle	8
2.2	La frontogenèse	9
3	Les fronts influencent les écosystèmes marins	12
3.1	Les fronts stimulent la productivité des océans	12
3.2	Les fronts modifient la structure des communautés planctoniques	13
3.2.1	Les fronts génèrent des blooms de diatomées	13
3.2.2	Les fronts structurent spatialement les communautés planctoniques	14
3.2.2.1	Les fronts sont des barrières perméables	16
3.2.2.2	Les courants horizontaux advectent les communautés planctoniques le long des fronts	16
3.3	Les interactions trophiques dans les fronts : bottom-up ou top-down?	17
3.3.1	Les fronts stimulent la Production Secondaire du zooplancton : bottom-up	17
3.3.2	L'intensité du broutage contrôle la production primaire dans les fronts : top-down	20
4	Résumé de l'état de l'art	21

Afin d'aborder la question de l'organisation de l'écosystème planctonique dans les fronts, les outils utilisés doivent posséder une résolution horizontale suffisante pour résoudre explicitement les fronts

et une description relativement précise de l'écosystème planctonique. L'étude détaillée des processus nécessite également de connaître les taux de croissance, de broutage et de transport, qui sont facilement accessibles dans les modèles, mais dont la mesure empirique est encore difficile. Par ailleurs, l'estimation de la contribution des fronts au bilan de biomasse régional nécessite l'utilisation de données satellites. J'emploie une approche multidisciplinaire faisant intervenir de la modélisation, des données in-situ, et des données satellites.

Dans cette partie, je décris brièvement les méthodes que j'ai employées dans ma thèse en précisant ma contribution à la réalisation des simulations numériques et à l'acquisition des données in-situ. Chacune de ces méthodes est décrite de manière plus précise dans les publications associées.

1 Modèle

L'étude de modélisation repose sur l'analyse d'une simulation qui avait été réalisée par l'équipe de Stephanie Dutkiewicz au MIT, en collaboration avec ma directrice de thèse Marina Lévy. Cette simulation a été mise à ma disposition lors d'un séjour sur place au début de ma thèse en 2018. Lors d'une seconde visite en 2020, j'ai exécuté moi-même une simulation afin de tester la sensibilité de mes résultats au transport horizontal. L'analyse de ces deux simulations a fait l'objet d'une publication dans le *Journal of Plankton Research* qui est présentée dans le chapitre 5.

Le modèle utilisé représente une région frontale particulièrement dynamique couplé à un modèle d'écosystème relativement réaliste incluant 30 types de phytoplancton et 16 types de zooplancton.

Le modèle physique est une version régionale à haute résolution du modèle NEMO, développé au LOCEAN (Lévy et al., 2010). La circulation et la thermodynamique sont calculées sur une grille à haute résolution de $1/54^\circ$ (2 km) et comportant 30 niveaux verticaux. Malgré la géométrie simplifiée et le forçage atmosphérique idéalisé, le modèle capture les caractéristiques des systèmes de bord ouest pertinentes au sujet, c'est-à-dire un système frontal énergétique générant un upwelling de nutriments.

Le modèle de plancton utilisé est une version du modèle DARWIN incluant 30 types de phytoplancton et 16 types de zooplancton (Dutkiewicz et al., 2021). Les 30 types de phytoplancton sont répartis en 16 classes de taille et 4 groupes fonctionnels (pico-phytoplancton, coccolithophores, diatomées et dinoflagellés). Le comportement de chaque type de phytoplancton est défini par un ensemble de traits dépendant à la fois de sa taille et de son groupe fonctionnel. Le modèle inclut 16 types de zooplancton différenciés par la taille des proies qu'ils consomment.

2 Observations in-situ

J'ai utilisé des données in-situ collectées dans l'upwelling de Californie dans le cadre du programme CCE-LTER (*California Current Ecosystem Long Term Ecological Research*, (Ohman et al., 2013)). Ces données décrivent la distribution de 24 taxa de plancton incluant des bactéries, du phytoplancton et du zooplancton dans 8 transects à haute résolution (≈ 3 km) à travers différents fronts de sous-mésoséchelle. Elles proviennent de quatre campagnes réalisées en 2008, 2011, 2012 et 2017, mais forment un ensemble cohérent grâce à la continuité méthodologique assurée par le programme CCE-LTER.

Grâce à l'obtention d'une bourse Fulbright, j'ai effectué un séjour de six mois en Californie, à la Scripps Institution of Oceanography, dans le laboratoire de Mark Ohman qui est l'un des responsables du programme CCE-LTER. Les éléments principaux de la candidature, qui incluent la présentation scientifique du projet et une lettre de motivation personnelle, sont inclus en annexe. Pendant ce séjour, j'ai participé à une campagne en mer de six semaines qui m'a permis de me familiariser avec les méthodes d'acquisition de données in-situ. Bien que les données que j'ai collectées moi-même ne fassent pas partie de l'analyse présentée en chapitre 2, cette expérience très formatrice a eu un impact majeur sur la préparation de ce chapitre et sur mon approche scientifique en général. L'analyse de ces données a donné lieu à un manuscrit présenté dans le chapitre 6, et qui a été soumis au journal *Biogeosciences*.

3 Données satellite

Pendant cette thèse, j'ai utilisé des données satellites pour deux raisons : d'abord pour fournir le contexte nécessaire à l'interprétation des données in-situ, et ensuite afin de généraliser ces résultats à l'échelle régionale.

3.1 SST, CHL et SSH

J'ai utilisé les données de SST (Sea Surface Temperature), CHL (Chlorophylle) et SSH (Sea Surface Height) fournies par le projet Copernicus (Copernicus Marine Environment Monitoring Service). Les données de SST et de CHL sont les jeux de données OSTIA et GlobColour, respectivement, à 4 km de résolution dans une version journalière "sans nuage" obtenue en interpolant les données dans le temps et dans l'espace (produit "L4"). Les données GlobColour sont issues de la fusion de plusieurs capteurs (SeaWiFS, MODIS, MERIS, VIIRS-SNPP, JPSS1, OLCI-S3A et S3B). Les données OSTIA sont obtenues en assimilant les données satellite de plusieurs capteurs et des données in-situ (flotteurs fixes et dérivant et bateaux) sur la plateforme NEMOVAR, un schéma d'assimilation basé sur le modèle d'océan NEMO (Merchant et al., 2019; Good et al., 2020). Les données SSH sont issues des réanalyses ERA-Interim et ERA5 à 8 km de résolution.

3.2 Détection des fronts de SST par l'index d'hétérogénéité (HI)

Plusieurs méthodes existent pour détecter les fronts de SST à partir de données satellite. J'ai utilisé une méthodologie dérivée de Liu and Levine (2016) mise au point par un étudiant du LOCEAN, Clément Haëck. Cette méthode est basée sur la distribution de la SST dans des fenêtres de quelques pixels de large (typiquement 4 ou 5, c'est-à-dire un ensemble d'une vingtaine de pixels) : la présence d'un front provoque une distribution hétérogène de la SST, c'est-à-dire avec des valeurs très disparates dans une zone réduite. Le calcul d'un indice d'hétérogénéité (HI) quantifie ce degré de disparité et permet ainsi d'identifier les fronts. Il décrit la présence d'un gradient de SST par trois composantes de la distribution : son écart-type, son asymétrie, et sa bimodalité. Pour chaque pixel, le HI est calculé à partir de la fenêtre centrée sur ce pixel ; lorsque le HI est supérieur à un certain seuil ce pixel est identifié comme un front.

3.3 Détection des fronts Lagrangiens par les FSLE

Les gradients de densité sont généralement associés à des zones de convergence de l'écoulement. En effet, c'est la convergence de masses d'eau initialement éloignées qui intensifie les gradients de température ou de densité par le processus de frontogenèse. Les zones de convergence de l'océan peuvent être identifiées en calculant les FSLE (Finite Size Lyapunov Exponents) "en arrière" dans le temps. Elles sont décrites par les termes de "fronts" ou "filaments" Lagrangiens ou de "Structures Cohérentes Lagrangiennes" (LCS). Afin de compléter la description des fronts, j'ai utilisé les FSLE calculés par un étudiant en thèse du LOCEAN, Pierre Chabert, en collaboration avec Mark Ohman. Ces données sont

basées à la fois sur la composante géostrophique des courants, dérivée de données d'altimétrie, et sur la composante d'Ekman, dérivée de la tension du vent (Chabert et al., 2021).

3.4 Calcul du surplus

L'impact régional des fronts sur une quantité quelconque (chlorophylle, biomasse, etc.) peut être quantifiée en calculant le surplus de cette quantité (voir équation 4.1). Ce calcul nécessite trois informations : la valeur de la quantité dans les fronts (F), la valeur de la quantité à l'extérieur des fronts (B) et la surface couverte par les fronts dans la région considérée (x). Les valeurs moyennes dans et hors des fronts (F et B) peuvent être obtenues soit par les données in-situ, soit par satellite. La surface couverte par les fronts (x) est obtenue grâce aux données satellites (HI ou FSLE).

Le surplus (S) quantifie l'ajout de biomasse provoqué par la présence de fronts. Il est obtenu en comparant un cas réaliste où les fronts couvrent une surface x et un cas hypothétique où aucun front n'est présent ($x = 0$). Il correspond ainsi au pourcentage d'augmentation (ou de diminution) de la quantité entre ces deux cas. La contribution des fronts à la quantité totale (C) est le pourcentage de la quantité totale localisée dans les fronts.

Contrairement au calcul d'anomalies, qui décrivent uniquement l'écart entre la concentration moyenne dans et hors des fronts, le surplus prend en compte la surface couverte par les fronts et permet d'établir un bilan de biomasse à l'échelle régionale voire globale.

$$T(x) = Fx + B(1 - x) \quad (4.1a)$$

$$S(x) = \frac{T(x) - T(x = 0)}{T(x = 0)} \cdot 100 = \frac{(F - B)x}{B} \cdot 100 \quad (4.1b)$$

$$C(x) = \frac{Fx}{T(x)} \cdot 100 = \frac{Fx}{Fx + B(1 - x)} \cdot 100 \quad (4.1c)$$

avec :

T : valeur moyenne totale (fronts + non-fronts)

F : valeur moyenne dans les fronts

B : valeur moyenne hors des fronts ("background")

x : fraction de la surface couverte par les fronts

S : Surplus dans les fronts (%)

C : Contribution des fronts à la valeur totale (%)

Etude des fronts dans un courant de bord ouest

Dans ce chapitre, j'examine l'effet de fronts quasi-permanents dans un courant de bord ouest sur la structure de la communauté planctonique à l'aide d'un modèle physique idéalisé à haute résolution couplé à un modèle d'écosystème détaillé.

1 Résumé de l'article 1

Les fronts sont des régions particulièrement productives de l'océan qui constituent des "hotspots" de biodiversité pour de nombreuses espèces marines. Nous utilisons ici un modèle océan-écosystème pour étudier l'effet des fronts sur l'écologie du plancton. Nous nous concentrons sur les fronts énergétiques des systèmes de courants de bord ouest qui injectent des nutriments dans la couche euphotique et qui constituent des frontières physiques entre une province productive et une province oligotrophe. Nous montrons que les fronts forment un environnement distinct des deux provinces, favorable à certains groupes de plancton (diatomées, dinoflagellés et zooplancton carnivore) et moins favorable à d'autres (pico-phytoplancton, coccolithophores, petits brouteurs), et possédant une diversité plus élevée. En accord avec les connaissances antérieures, nous constatons que les processus abiotiques "bottom-up" (approvisionnement en nutriments) expliquent la prédominance des groupes à taux de croissance rapide (les "gagnants"). Nos résultats montrent également que les interactions biotiques au sein de l'écosystème peuvent jouer un rôle plus important que prévu. Nous montrons que les gagnants peuvent avoir un impact négatif sur d'autres espèces de plancton (les "perdants") par le biais de deux processus de compétition indirecte : l'auto-ombrage (modification de l'environnement lumineux par la communauté planctonique conduisant à une limitation en lumière pour certains groupes de plancton) et la prédation partagée (où l'augmentation d'un groupe fonctionnel conduit à une augmentation du broutage d'un autre groupe fonctionnel par leur prédateur commun).

2 Article 1 - *Plankton community response to fronts : winners and losers*



J. Plankton Res. (2022) 1–18. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac010>

ORIGINAL ARTICLE

Plankton community response to fronts: winners and losers

INÈS MANGOLTE¹,*^{ORCID}, MARINA LÉVY¹, STEPHANIE DUTKIEWICZ^{2,3}, SOPHIE CLAYTON⁴ AND OLIVER JAHN²

¹SORBONNE UNIVERSITÉ, LABORATOIRE D'Océanographie et du Climat, Institut Pierre Simon Laplace (LOCEAN, SU/CNRS/IRD/MNH), 75252 PARIS CEDEX 05, FRANCE, ²DEPARTMENT OF EARTH, ATMOSPHERIC AND PLANETARY SCIENCES, MASSACHUSETTS INSTITUTE OF TECHNOLOGY, 77 MASSACHUSETTS AVE BLDG 54, CAMBRIDGE, MA 02139, USA, ³CENTER FOR GLOBAL CHANGE SCIENCE, MASSACHUSETTS INSTITUTE OF TECHNOLOGY, 77 MASSACHUSETTS AVE BLDG 54, CAMBRIDGE, MA 02139, USA AND ⁴DEPARTMENT OF OCEAN AND EARTH SCIENCES, OLD DOMINION UNIVERSITY, OCEANOGRAPHY AND PHYSICS BLDG, 4394-4402 ELKHORN AVE, NORFOLK, VA 23508, USA

*CORRESPONDING AUTHOR: ines.mangolte@locean.ipsl.fr

Received August 16, 2021; editorial decision January 31, 2022; accepted January 31, 2022

Corresponding editor: John Dolan

Fronts are particularly productive regions of the ocean, and biodiversity hotspots for many marine species. Here we use an ocean-ecosystem model to investigate the effect of fronts on plankton ecology. We focus on energetic fronts in Western Boundary Current systems that efficiently inject nutrients into the euphotic layer and which are physical boundaries between productive and oligotrophic provinces. We found that the fronts form an environment distinct from both provinces, favorable to some plankton groups (diatoms, dinoflagellates and large carnivorous zooplankton) and less favorable to others (pico-phytoplankton, coccolithophores and small grazers), and with an overall larger diversity. In agreement with previous understanding, we find that bottom-up abiotic processes (nutrient enrichment) explain the prevalence of groups with fast growing rates (the “winners”). Importantly, our results also show that biotic interactions within the ecosystem may play a larger role than previously thought. We show that the winners can have a negative impact on other plankton species (the “losers”) through two indirect competitive processes: community shading (modification of the light environment by the plankton community leading to light-limitation of some plankton groups) and shared predation (where an increase in one functional group leads to increased grazing by a shared predator on another functional group).

KEYWORDS: phytoplankton; biodiversity; fronts; marine ecology; modeling

available online at academic.oup.com/plankt

© The Author(s) 2022. Published by Oxford University Press. All rights reserved. For permissions, please e-mail: journals.permission@oup.com.

INTRODUCTION

Plankton is the generic name given to aquatic free-floating organisms that include a huge variety of lifeforms with different functions, morphologies and trophic strategies. The composition of plankton communities varies spatially and temporally at many different scales, and influences the higher levels of the marine food web as well as marine biogeochemical cycles. The diversity of an ecosystem is intricately linked to its functioning, with consequences on its productivity and stability (Tilman *et al.*, 2014). Many factors have been shown to affect the diversity of planktonic ecosystems, from abiotic parameters (temperature, nutrients and light) to biotic interactions (competition e.g. Barton *et al.*, 2010, predation e.g. Prowse *et al.*, 2012; Vallina *et al.*, 2014a and dispersion i.e. transport and mixing by oceanic currents, e.g. Ward *et al.*, 2021). The ocean is very heterogeneous and many attempts have been made at classifying it into wide biogeographical provinces (Beaugrand *et al.*, 2019; Longhurst, 2007). However, the physical properties of water masses can vary significantly over distances as small as a few kilometers (submesoscale) to a few dozens of kilometers (mesoscale) (McWilliams, 2016). Understanding how these variations translate into changes in ecological properties is one of the major challenges of ocean sciences. Fronts are regions of rapid transition with specific dynamics and properties, usually associated with a geostrophic horizontal along-front current and a vertical cross-frontal ageostrophic circulation responsible for exchanges between the surface and subsurface, whose intensity and vertical extent depends on the density gradient (Lévy *et al.*, 2018; McWilliams, 2016). This ageostrophic vertical circulation can lead to the upwelling of nutrients (Allen *et al.*, 2005) and subduction of organic matter (Omand and Mahadevan, 2015; Stukel *et al.*, 2017).

Thus frontal dynamics can potentially affect marine ecosystems through many processes which can be classified into active (stimulation of the growth of primary producers by the supply of nutrients), passive (dispersion and mixing by the currents) and reactive (interactions within the ecosystem, such as competition and predation) (Lévy *et al.*, 2018). The interactions between such a variety of processes are expected to drive a complex set of responses in the plankton community. Our general objective is to improve the understanding of how energetic oceanic fronts structure plankton communities and impact biodiversity. More specifically, we built on the previous work by Lévy *et al.* (2014a), who explored the role of oceanic dispersal in setting patterns of phytoplankton diversity, and focus on the respective roles of bottom up

(active) versus top-down (reactive) processes. We ask the following questions:

- How is the plankton community modified by the specific vertical dynamics of frontal zones? Do all plankton benefit from the supply of nutrients, or are there “winners” and “losers”? Which physiological traits, such as size and functional group, determine their success?
- Is the response of the community driven by bottom-up processes (modification of the growth rate), top-down processes (predation) or a combination of both? What are the roles of direct and indirect trophic interactions in the food web?
- To what extent do the localized community structure modifications induced by frontal dynamics depend on the large-scale context (latitude, season)?
- Do fronts have a measurable effect on diversity?

Observations over fronts are still very sparse, given the difficulty in sampling the appropriate scales, nevertheless dedicated field studies provide growing evidence of the structuring effect of fronts on the planktonic community. Several observations have suggested that the supply of nutrients by the vertical circulation can sustain a higher biomass of phytoplankton—mainly fast-growing diatoms—over a front compared to the surrounding, more oligotrophic waters (Hernández-Carrasco *et al.*, 2020; Taylor *et al.*, 2012; Tréguer *et al.*, 2018), in one case extending the diatom bloom by several weeks (Allen *et al.*, 2005). Other observations have shown that fronts can favor the coexistence of different taxa of phytoplankton (*Ostreococcus* ecotypes in the Kuroshio Extension front Clayton *et al.*, 2017 or on the contrary separate them on either side (*Prochlorococcus* and *Synechococcus* in a front in the California Current Ecosystem Taylor *et al.*, 2012). The enhancement of other groups of phytoplankton at fronts, such as the diazotroph *Trichodesmium* in coherent frontal filaments in the South Pacific (Benavides *et al.*, 2021), has also been reported. The increased abundance and production of some zooplankton groups, especially copepods, has also been recorded in a few studies (Luo *et al.*, 2014; Ohman *et al.*, 2012). In addition, fronts have been shown to be foraging grounds for higher predators (Bon *et al.*, 2015; Bost *et al.*, 2009; Lara-Lopez *et al.*, 2012), but it is difficult to evaluate how much the top-down pressure impacts the plankton. Although it is known that frontal jets can transport plankton over long distances (for instance, the coastal *Ostreococcus* ecotypes found in the open-ocean Kuroshio Extension (Clayton *et al.*, 2017), the biological consequences on the local frontal communities (increased competition, additional

food source for predators, etc.) are not well-understood. Modeling results show that the high biomass values encountered at fronts can result from *in situ* production, transport from a more productive region or both (Clayton *et al.*, 2013).

In order to address these questions, we examine the case of quasipersistent fronts in Western Boundary Current (WBC) systems such as the Gulf Stream and North Atlantic Current (NAC) in the Atlantic Ocean or the Kuroshio in the Pacific Ocean. Such structures have lateral scales of order 10–50 km and constitute boundaries between very contrasted ecological provinces on either side. These fronts are relatively stable because the topographical and atmospheric forcings that generate them are steady; in addition they are associated with large vertical velocities that reach well into the nutricline and provide an efficient nutrient supply pathway to the euphotic layer (Lévy *et al.*, 2018).

METHODS

In order to evaluate the impacts of frontal dynamics on plankton community structure and diversity, we used an ecosystem model describing multiple functional groups and sizes of plankton embedded in a physical model of two energetic midlatitude wind-forced fronts. The frontal zone that contains the two fronts is located between a productive, seasonally blooming system in the North, and a more oligotrophic system in the South (Fig. 1). Thus the fronts act as geographical boundaries between two contrasted biogeochemical provinces while having their own dynamics (strong horizontal currents and input of nutrients from below the nutricline). This model configuration is similar to Lévy *et al.* (2015), with the same physical model but with an updated version of the ecosystem model (DARWIN, Fig. 3) that allows a size-structured description of the planktonic groups (Dutkiewicz *et al.*, 2021). The physical model accounts for variations in environmental conditions from the scale of oceanic gyres (1000 km) down to the scale of mesoscale eddies (10–100 km) and transient submesoscale features (1–10 km), and for seasonality. In this paper, we will focus on the physical scale of surface intensified zonal jets which have a cross-frontal width of 20–50 km and a longitudinal extension of 1000 km, and are persistent throughout the year.

Physical model

The model configuration is a simplified representation of a Western Boundary Current (WBC) system, separating two wind and buoyancy forced oceanic gyres. The

model domain features a box of horizontal dimensions 2000 km × 3000 km, rotated by 45° on the β -plane, with closed boundaries and a flat bottom at 4000 m (Fig. 1). The model was forced with a repeating, idealized (sinusoidal) seasonal cycle of wind and buoyancy fluxes. Density follows a bilinear equation of state and mostly mirrors temperature, as salinity variations in the model are small. The ocean circulation and thermodynamics were assessed by solving the primitive equations with the ocean circulation model Nucleus for European Modeling of the Ocean (NEMO; Madec (2008)) on a 1/54° horizontal resolution (~ 2 km) and 30 vertical level grid which resolves the euphotic layer with 12 vertical levels in the top 200 m (see Lévy *et al.*, 2010, for details). This resolution allowed us to simulate a sharp and energetic WBC system (highlighted in Fig. 1c).

The forcing generates a cold subpolar gyre in the north of the domain and a warm subtropical gyre in the south (Fig. 1a), separated by a WBC that flows eastward into the open ocean from the western corner (Fig. 1c, red meandering jet). The subpolar gyre is characterized by a raised nutricline, and the subtropical gyre by a depressed nutricline, in response to the large-scale wind-driven Ekman pumping (Fig. 1b). In the subpolar gyre, the marked seasonality of the mixed-layer depth driven by the heat flux forcing leads to nutrient supplies in winter, in contrast to the subtropical gyre where seasonal nutrient supplies are much smaller (Fig. 2a).

The model also generates a secondary zonal eastward jet located $\sim 5^\circ$ north of the main WBC jet (Fig. 1c, dark blue jet). Both jets are associated with strong sea-surface temperature (SST) gradients (Fig. 1a) and are baroclinically unstable: they meander and shed eddies, while remaining in approximately the same location (within the light blue and light red boxes in Fig. 1c). The subpolar jet receives more nitrate in winter than the subtropical jet (Fig. 2a). Importantly, the two jets are associated with strong vertical velocities which drive the upwelling of nitrate into the euphotic zone (Fig. 2c), resulting in a higher nitrate transport at the two fronts compared to their immediate background (Fig. 2a and b). The main jet is more energetic than the secondary jet, with eddy kinetic energy levels ~ 5 times stronger (Fig. 1 in Lévy *et al.*, 2014a). Because of their geographical locations, in the following sections the main jet will be referred to as the subtropical jet and the secondary jet as the subpolar jet.

Despite the simplified model geometry and forcing, the absence of realistic topography and the closed boundaries, our idealized simulations capture the features of WBC systems which are important for this study, i.e. an energetic frontal system separating two contrasted bioregions. Secondary jets such as the one simulated here have been observed in the ocean (Maximenko *et al.*,

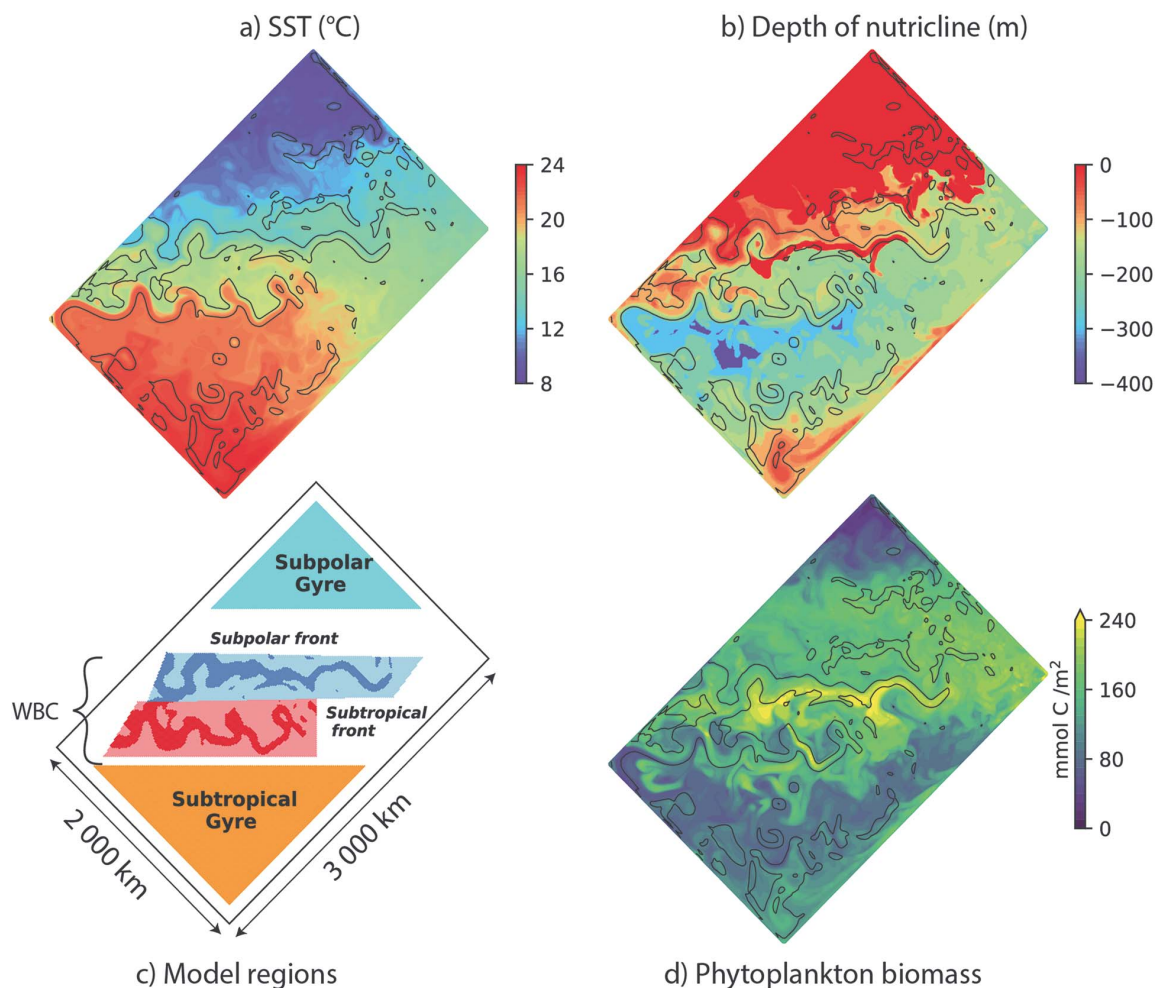


Fig. 1. Model configuration. (a) SST, (b) nutricline depth (defined as the 4 mmolN/m^3 isoline), (c) division of the model domain into the subregions used for analysis: subpolar gyre (turquoise triangle), subtropical gyre (orange triangle) and Western Boundary Current region consisting of the subpolar front (dark blue) and subtropical front (dark red) and their respective backgrounds (light blue and light red) (d) total phytoplankton biomass (integrated over 0–186 m). All fields are shown at day = 40 (early February). Note that the positions of the triangles and rectangles delimiting the regions of two gyres and WBC are fixed in time, but the locations of the fronts vary in time as the fronts meander.

2008) and are ubiquitous properties of turbulent flows that emerge when the horizontal grid resolution is fine enough. When compared to the North Atlantic system, the subtropical jet can be thought of as the Gulf Stream, and the subpolar jet as the North Atlantic Current. This physical model was previously used to investigate the impact of (sub)- mesoscale dynamics on various processes such as biogeochemical fluxes or phytoplankton diversity (Lévy *et al.*, 2012a, 2014a, 2015; Resplandy *et al.*, 2012).

Ecosystem model

The ecosystem model captures plankton diversity along the two dimensions of function and size (Fig. 3). There are

a total of 30 phytoplankton types. The biogeochemical function dimension resolves four phytoplankton functional groups, each containing a range of size classes: pico-phytoplankton (four sizes ranging from ESD $0.6\text{--}2 \mu\text{m}$), coccolithophores (five sizes ranging from ESD $3\text{--}15 \mu\text{m}$), diatoms (11 sizes ranging from ESD $3\text{--}150 \mu\text{m}$) and dinoflagellates (10 sizes ranging from ESD $6\text{--}228 \mu\text{m}$). This makes 16 size classes in total which are spaced uniformly in log space from 0.6 to $228 \mu\text{m}$ equivalent spherical diameter (ESD). This ecosystem model is identical to Dutkiewicz *et al.* (2021) except that nitrogen fixing diazotrophs are not included. Model parametrizations important to this study are described

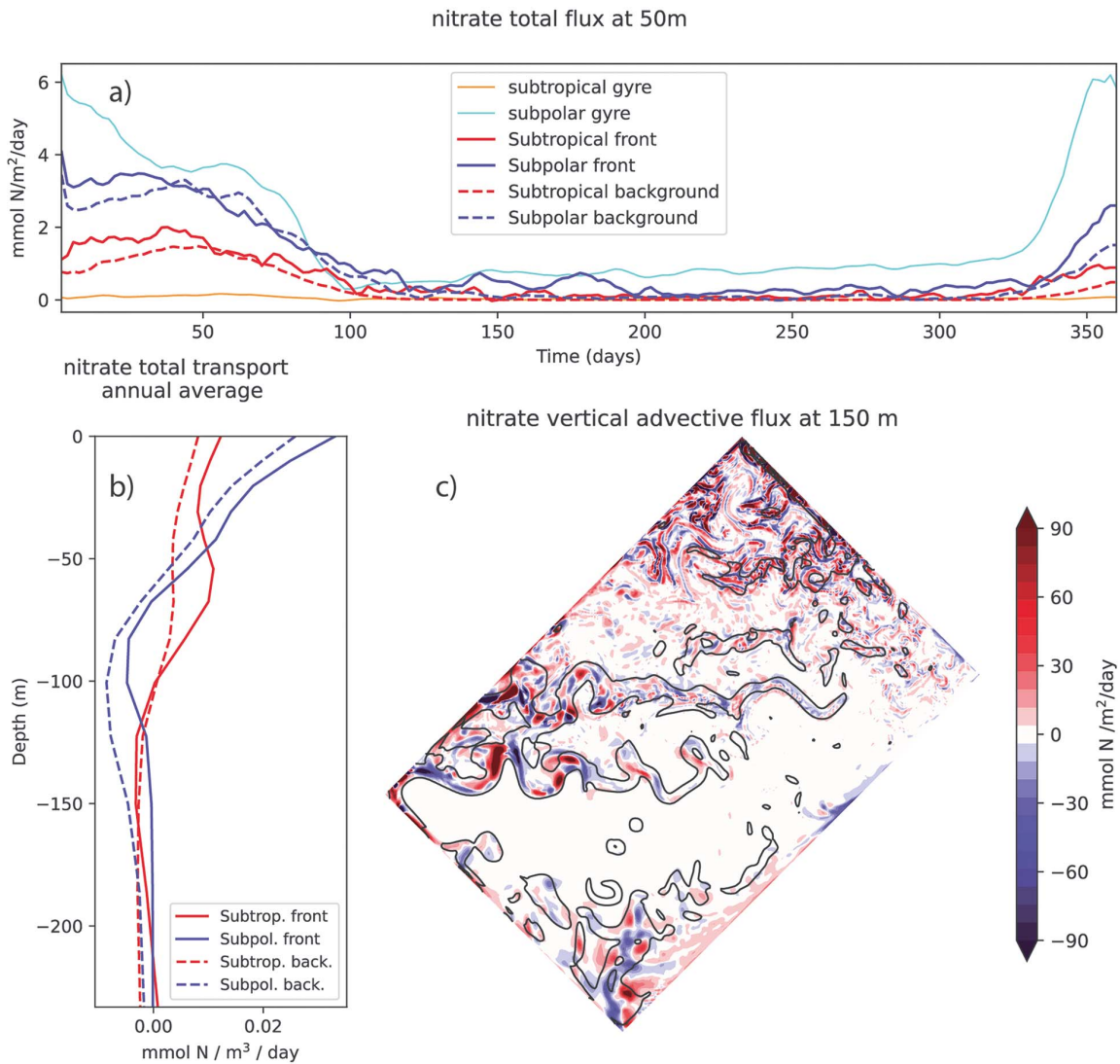


Fig. 2. Nitrate supply. (a) Temporal variability of the total nitrate flux (advective plus diffusive) at 50 m depth averaged over the regions discussed in the text: subpolar gyre (turquoise), subtropical gyre (orange), fronts (red and blue) and their backgrounds (dashed red and dashed blue). (b) Vertical profile of the total annual-mean nitrate flux (advective plus diffusive), over the fronts and their respective backgrounds. (c) Snapshot on Day 40 (early february) of the vertical advective nitrate flux at 150 m.

below, but for more details on the full model, equations and parameter values, the reader is referred to Dutkiewicz *et al.* (2015, 2020, 2021) and the online documentation (https://darwin3.readthedocs.io/en/latest/phys_pkgs/darwin.html). This model is able to capture observed global distributions of size classes and functional groups, as shown by the previous studies of Dutkiewicz *et al.* (2020, 2021); Sonnewald *et al.* (2020).

Phytoplankton growth rates depend on nutrients, light and temperature with a multiplicative form for growth limitation factors. The model resolves the cycling of

four limiting nutrients, phosphorus, nitrogen, silica and iron. However, in our simplified simulations, phosphorus, silica and iron are always present in sufficient quantities and therefore phytoplankton growth is only limited by nitrogen availability. Functional groups differ by the resources they use (coccolithophores use calcium carbonate to build their shells, while diatoms use silicic acid), trophic modes (pico-phytoplankton, coccolithophores and diatoms are autotrophic groups whereas dinoflagellates are mixotrophic), nutrient uptake parameters (maximum growth rate and nutrient saturation),

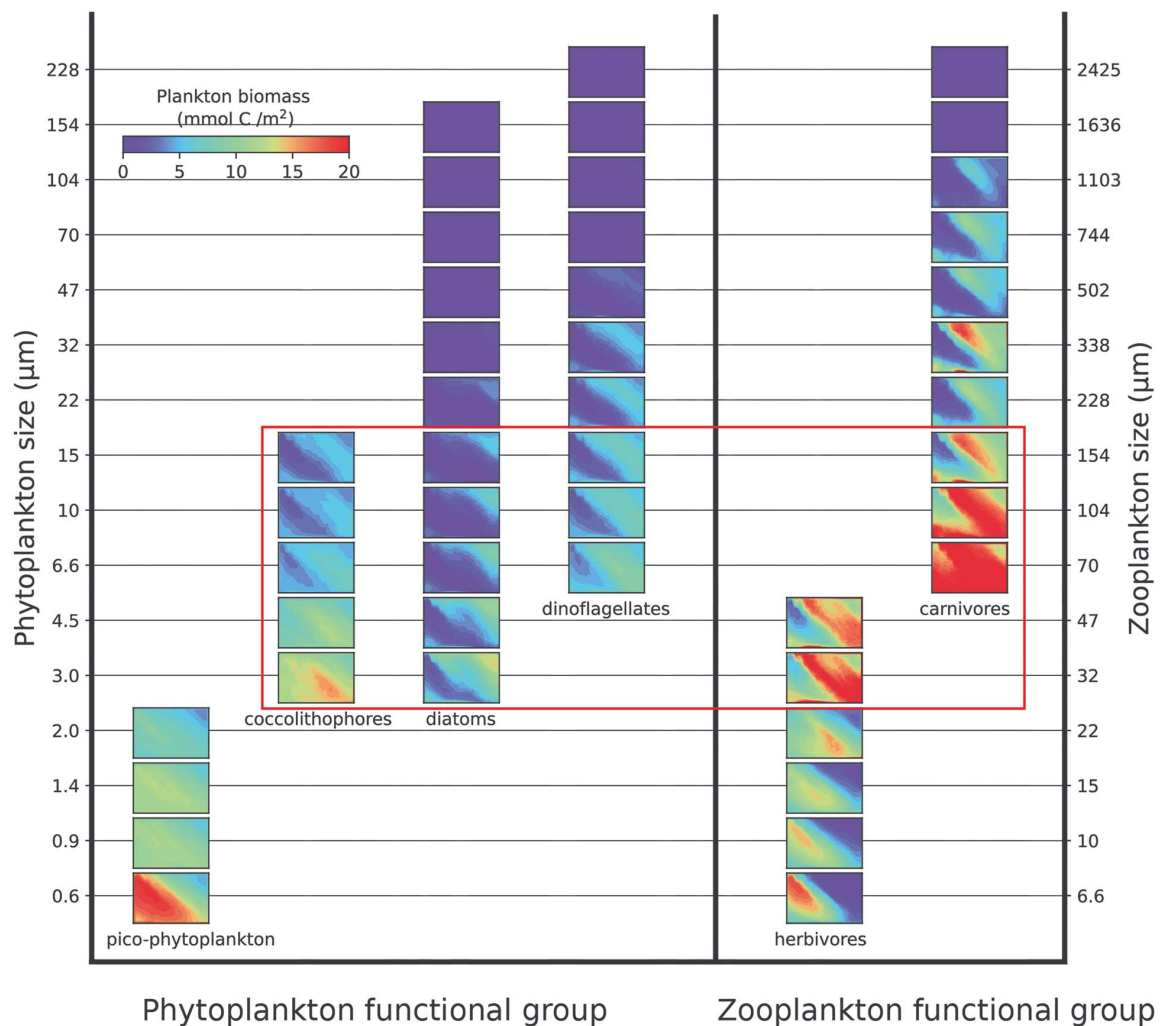


Fig. 3. DARWIN ecosystem model with phytoplankton and zooplankton types sorted by size (y -axis, Equivalent Spherical Diameter) and functional group (x -axis). Each panel shows the annual mean biomass of each individual type (integrated from 0 to 186 m) over the model domain, rotated clockwise to save space. Small plankton dominate in the subtropical gyre (bottom left corner of each panel) whereas larger plankton dominate in the subpolar gyre (upper right corner). The scale of the y -axis differs for phytoplankton and zooplankton such that zooplankton are aligned horizontally with the phytoplankton sizes on which they primarily graze. This representation allows visualization of shared predation (illustrated for cocco., diatoms and dino. by the red rectangle): phytoplankton types of similar size but belonging to different functional groups share the same main predator, which is the zooplankton type on the same horizontal level.

elemental composition (stoichiometry), palatability (cells who have a protective shell are less vulnerable to grazers) and light affinity. Smaller phytoplankton (“gleaners” such as the pico-phytoplankton and coccolithophores) have a high affinity for nutrients and a low maximum growth rate, whereas larger phytoplankton (“opportunists” such as diatoms and dinoflagellates) have a low affinity for nutrients and a high maximum growth rate. As a result, gleaners have a higher growth rate in oligotrophic conditions while opportunists have a higher growth rate when nutrient concentrations are closer to saturation. Within

each group, most parameters vary with size according to allometric scaling relationships with size suggested by laboratory studies (Dutkiewicz *et al.* (2020), their Fig. 4). Specifically, growth rates increase with size for pico-phytoplankton and decrease with size for the other groups (coccolithophores, diatoms and dinoflagellates). The temperature response of all the phytoplankton types is an Arrhenius function (which represents the response of a group of organisms rather than individual species), therefore the niches of the various phytoplankton types are mostly determined by light and nutrient availability.

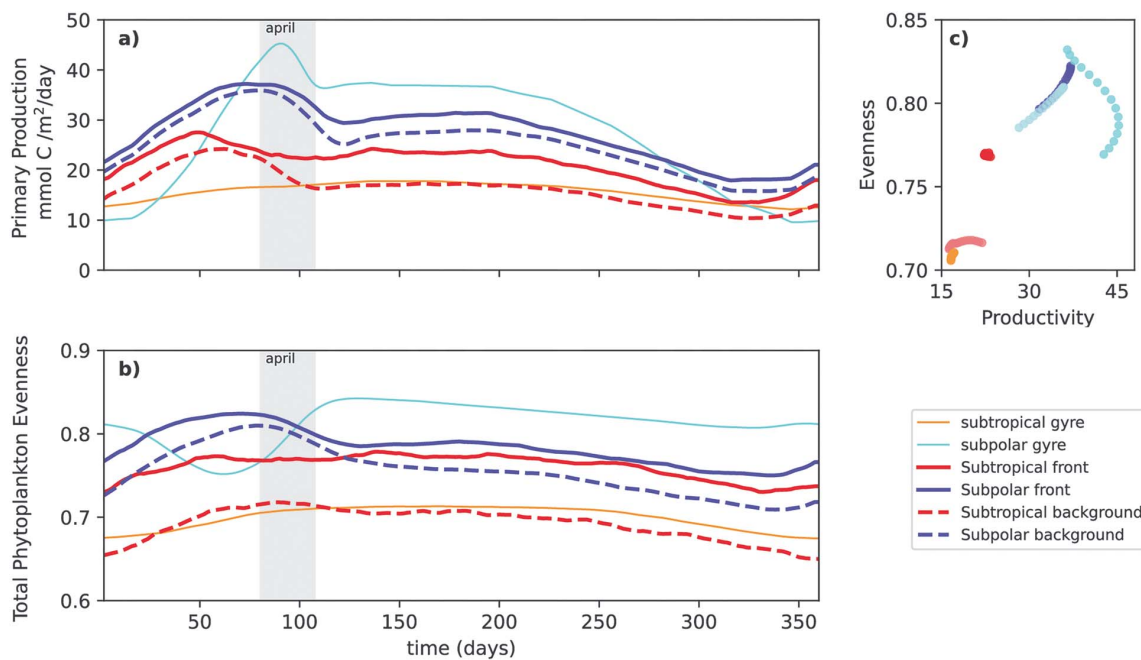


Fig. 4. (a) Primary production and (b) total phytoplankton evenness annual climatology, averaged within each model region shown in Fig. 1c. (c) Productivity–Evenness Relationship (i.e. phase diagram of a vs b in April, see shaded rectangle in a and b). Climatologies are computed over 5 years of simulation. Productivity and evenness show a large scale gradient from south to north. The two fronts are both more productive and more even than their respective backgrounds.

The penetration of light in the water column depends on incoming radiation (determined by season and latitude) and the concentration of particulate matter, including living cells. As a result, the development of phytoplankton at the surface can shade cells located deeper and limit their growth. Community shading—the modification of the light environment of phytoplankton by another phytoplankton group—is distinct from the self-shading of a single group by its own pigments. This mechanism, which allows indirect interactions between different phytoplankton species, can have significant biogeochemical consequences (Kubryakova and Kubryakov, 2020; Shigesada and Okubo, 1981).

The model also includes 16 zooplankton types which graze on plankton (phyto- or zoo-) 5 to 20 times smaller than themselves, but preferentially 10 times smaller. A Holling III parameterization (Holling, 1959) is used for grazing, which implies that grazing reaches a saturated rate at high prey abundances, and that prey have a small refuge at low prey abundance. Zooplankton types fall into two categories: the six smaller types (6.6–47 μm) are herbivores whose prey include pico-phytoplankton, coccolithophores and diatoms. The remaining 10 types (70–2425 μm) consume large phytoplankton but also consume smaller zooplankton and dinoflagellates and represent

both large grazers and carnivorous species; we will refer to them as carnivores for simplicity. In addition, dinoflagellates are mixotrophic and their growth parametrization is identical to that of exclusively autotrophic or heterotrophic plankton, but with lower maximum growth and grazing rates.

An important feature of this model is that each size class contains phytoplankton types from different functional groups. Since prey are targeted by their size, each predator grazes on multiple prey types belonging to different phytoplankton (and also zooplankton) groups. This feature of the model allows for a mechanism known as “apparent competition” or “shared predation”: when two phytoplankton types share a common predator, they can have an indirect negative impact on one another, with the higher abundance of one leading to a lower abundance of the other (Holt and Bonsall, 2017). If one prey type increases in biomass, this will lead to an increased biomass in the common predator which will then exert stronger grazing on all other prey types.

Simulation set-up

Ocean velocities, temperature and vertical mixing coefficients were generated by running the physical model

with a horizontal grid resolution of $1/54^\circ$, within the NEMO model framework. Five consecutive years of bi-diurnal (48 h averages) physical fields were then averaged over a $1/9^\circ$ (10 km) grid and used to drive the DARWIN ecosystem model in offline mode within the Massachusetts Institute of Technology general circulation model (MITgcm) framework (Marshall *et al.* (1997)). Averaging from $1/54^\circ$ to $1/9^\circ$ preserved the intensity of horizontal and vertical transport at the jets while significantly reducing the computational cost of the simulations (Lévy *et al.*, 2012b). In our base simulation, tracers (plankton and nutrients) were embedded in the 3D flow and also subjected to vertical diffusive mixing. The model was integrated forward for twenty years, by repeating the 5 years of bi-diurnal forcings provided by the physical model four times. We initialized the ecosystem model run with identical biomass distributions for all plankton types constant over the model domain, and using nutrient fields obtained from Lévy *et al.* (2012a). Model output fields (plankton biomass, growth rates, etc.) were saved every 2 days. Our analysis is based on the last 5 years of the 20 year model run, giving five different realizations of seasonally evolving frontal structures which slightly differ from one another due to the chaotic nature of the flow (Lévy *et al.*, 2014b). A mean seasonal climatology was constructed from these 5 years and is used as the basis of the following results.

Evaluation of the impact of fronts

In order to compare the phytoplankton community structure inside and outside the time-evolving fronts, the precise location of the fronts was assessed at each time step. Fronts were identified on the basis of a temperature gradient criterion. To compute the temperature gradient, we used the temperature fields at 100 m depth smoothed spatially with a running average over 5 grid points in order to eliminate some of the patchiness of the temperature gradient. 100 m depth gradients were preferred to surface gradients because the amplitude of surface gradients strongly vary seasonally. In our analysis, we contrast properties at the fronts (dark red and dark blue in Fig. 1c) with their immediate surroundings (light red and light blue in Fig. 1c), within the WBC region. Within each of the two fixed areas around each front (light red and light blue regions), and at each time step, grid points where the temperature gradient was above $0.025^\circ\text{C}/\text{km}$ were considered “fronts” and grid points where the temperature gradient was below this value were considered “background”. We will thus contrast the subtropical front (dark red) with the subtropical background (light red), and the subpolar front (dark blue) with the subpolar background (light blue). With this method,

comparing communities over fronts and over background allowed us to quantify local modifications generated by frontal conditions. We will also contrast this properties with those in the neighboring large-scale biogeochemical provinces, i.e. in the subtropical gyre (orange triangle) and in the subpolar gyre (turquoise triangle).

Quantification of community structure

We describe the plankton community structure using evenness, a metric which varies between 0 and 1, reaching 1 when all plankton types are present in equal amounts. The evenness (or Pielou Index) is given by the Shannon Index normalized by its maximum theoretical value; it should be noted that since the number of types is initially fixed and there is no species extinction in our model, this maximum value is constant and the evenness is equivalent to the Shannon Index. ($Evenness = \frac{-\sum_{i=1}^N P_i \log(P_i)}{\log(N)}$ with P_i the relative abundance of each type, and N the number of types ($N = 30$ for total diversity)). We also measure the phytoplankton group evenness (with $N = 4$ and P_i is the sum of all the types in group i) and for each group the intragroup evenness between the types included in this group. These additional measures are useful to determine whether changes in total evenness are driven by changes in the proportions of each group or are driven by changes in the proportions of the size classes within a group (and for the latter which of the four groups drives the change in total diversity).

To sum up, in order to address the questions raised in the introduction, we use a model with an intermediate level of complexity: the simplified geometry allows the high resolution necessary to resolve mesoscale fronts while maintaining the degree of realism needed to evaluate the role of the large-scale context (latitude and season). The ecosystem model is complex enough to investigate which characteristics (size and functional group) determine the response of plankton to frontal dynamics, with a relatively modest number of phytoplankton types.

RESULTS

We examine changes in the composition and functioning of the planktonic ecosystem induced by fronts in a WBC system. We start by presenting the main characteristics of the basin-scale context in which this WBC system is located. Then we present the two permanent frontal features in the WBC region and compare them with their immediate surroundings in order to provide a measure of the local effect of the fronts. We then focus on two con-

trasted situations: an oligotrophic regime, represented by the subtropical front during summer (June–July–August), and a bloom regime, represented by the subpolar front during spring (February–March–April). By comparing these two regimes, we are able to explore how the local effect of fronts might vary with the environmental context. We find that both fronts are associated with increased net primary production (NPP) and increased evenness (Fig. 4), in agreement with previous studies at fronts (Lévy *et al.*, 2015), but that different types of plankton can have different responses, with some “winners” and some “losers”. This is illustrated by a model snapshot that shows how different groups of phytoplankton appear as a local maxima or a local minima over the subpolar front (Fig. S4). Our aim is to identify more precisely who are these “winners” and “losers” and understand why they behave in such a way. We first investigate the effect of abiotic factors such as the active injection of nutrients by the vertical transport associated with frontal dynamics. We then examine biotic factors (competition and predation) which arise as reactive processes over fronts.

Large scale community structure

The model’s subtropical gyre is characterized by weak nutrient supplies (Fig. 2a), weak NPP seasonality (Fig. 4a) and by a phytoplankton community dominated by pico-phytoplankton, which account for about 50% of the total phytoplankton biomass (Fig. S1); coccolithophores being the second most abundant group accounting for 30% of the biomass, followed by dinoflagellates (13%) and diatoms (7%). Pico-phytoplankton are distributed evenly in the euphotic layer but the three other groups have a maximum of abundance at the DCM (Deep Chlorophyll Maximum at 120 m, Fig. S2). Within each phytoplankton group, smaller types are more abundant than larger ones (Fig. S3). This size structuring results from the allometric scaling relationship between the maximum growth rate and cell size. Zooplankton are also structured according to size (Fig. S3). Herbivores, and to a certain extent carnivores, have weak seasonality and are evenly distributed in the euphotic layer, mirroring the distribution of the most abundant pico-phytoplankton group which drive the food chain (Figs. S1 and S2).

The subpolar gyre receives more nutrient in winter (Fig. 2a) and is thus more productive than the subtropical gyre; it shows a strong seasonality with a bloom early in the spring (Fig. 4a). During the bloom, diatoms show a pronounced size structuring, with larger size classes contributing less than smaller ones, however the size classes within the other groups are more evenly distributed (Fig. S3). During the rest of the year, more oligotrophic conditions prevail and the community

structure is more similar to that of the subtropical gyre, with a strong size structuring for all groups and subsurface maxima of phytoplankton biomass (not shown).

The distribution of zooplankton is closely related to the distribution of their prey, with a temporal succession of trophic levels: the diatom bloom is followed by a bloom of herbivores, itself followed by a carnivore bloom throughout summer. The community structure of phytoplankton influences the zooplankton community composition, mainly through bottom-up processes: zooplankton of intermediate sizes (32–154 μm), which consume diatoms, are the most abundant during the bloom, whereas smaller herbivores (who consume pico-phytoplankton) have a higher abundance in oligotrophic conditions (Fig. S3). However, the low biomass of the smallest herbivores (especially during the bloom, Fig. S3b) is caused by the grazing pressure by their own predators (carnivorous zooplankton) rather than the lack of prey (pico-phytoplankton) and constitutes an example of top-down control via shared predation: diatoms have an indirect negative effect on small herbivores because they share a predator with them (carnivores zooplankton).

The WBC region displays characteristics which are intermediate between the subpolar and subtropical gyres, with intermediate nutrient supplies (Fig. 2a) and with a bloom of smaller amplitude than in the subpolar gyre, which also starts earlier (Fig. 4a). The community composition in the WBC region is also intermediate, with a strong dominance of pico-phytoplankton and coccolithophores, except during the bloom (Fig. 5). The vertical distribution in the WBC region (Fig. S5) is similar to the gyres S2, with abundance maxima in the subsurface in oligotrophic conditions and at the surface in the bloom regime. The size structure within the groups (Figs. 6 and 7) is also similar to the gyres (Fig. S3), with smaller sizes generally more abundant than larger ones.

Evenness

During most of the year, total phytoplankton evenness decreases from North to South: it is larger in the subpolar gyre (annual average value: 0.8) than in the subtropical gyre (annual average value: 0.7) due to a more even distribution of the different plankton types, and intermediate in the WBC region (Fig. 4b). During the spring bloom, the large scale gradient of evenness disappears. In the subpolar front, diatoms (and dinoflagellates) briefly catch up over the other groups during the bloom months (Fig. 5a), leading to a very even community and a seasonal maximum in evenness (Fig. 4b). In contrast, in the subpolar region, the dominance of the diatoms over the other groups during the bloom (Fig. S1a) leads to a drop in evenness. This results in a nonmonotonous

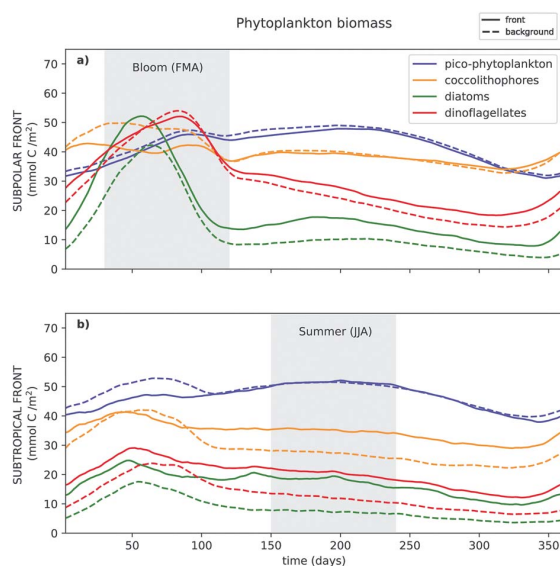


Fig. 5. Phytoplankton group biomass annual climatology over the subpolar (a) and subtropical (b) fronts (solid lines) and their respective backgrounds (dashed lines), vertically integrated (0–186 m). Climatologies are computed over 5 years of simulation. The bloom and summer seasons are shaded in gray. Diatoms (green) and dinoflagellates (red) are consistently more abundant over fronts compared to their backgrounds, pico-phytoplankton (blue) are generally less abundant and coccolithophores (orange) can be more or less abundant at fronts depending on the front and the season.

productivity/evenness distribution (Fig. 4c): during the bloom period, productivity increases with evenness in the subtropical gyre and WBC, but decreases with evenness in the subpolar gyre.

Enhancement of PP and evenness over fronts

Throughout the year PP and evenness are significantly more elevated at fronts compared to their respective backgrounds (Fig. 4). These two effects are about twice as large for the more oligotrophic subtropical front than for the subpolar front. It is remarkable that the increase in PP and evenness over the fronts (over cross-frontal horizontal scales of 10–100 km) have the same order of magnitude than the large scale changes between the subpolar and subtropical gyres (over meridional scales 1000s of km). For the subtropical front for instance, the evenness (resp. PP) enhancement at the front represents roughly 60% (resp. 40%) of the large-scale difference between the two gyres.

The elevation of PP is a known feature of frontal regions (Liu and Levine, 2016; Mahadevan, 2016), captured by our model. It results from the larger supply of

nutrients at fronts, driven by the vertical advective supplies associated with frontal dynamics (Fig. 2c). This larger supply extends through the year (Fig. 2a) and through the entire euphotic layer (Fig. 2b). The different phytoplankton types, however, respond in different ways to this extra nutrient supply; these differences are explored in the next sections.

“Winners and Losers” of frontal dynamics

We now focus on the differences in the abundances of different plankton groups between fronts and their respective backgrounds (Fig. 5).

Diatoms have a consistently higher abundance in both the subtropical and subpolar fronts throughout the year. Similarly, dinoflagellates almost always have a higher abundance within both types of fronts, except during the peak of the bloom in the subpolar front. On the other hand, the effect of the fronts on pico-phytoplankton and coccolithophores differs between the subpolar and subtropical fronts and varies during the year. In the subtropical front, pico-phytoplankton are less abundant in the front during the bloom and show no significant deviation from background conditions during the rest of the year; in the subpolar front they are slightly less abundant at the front than in the background during the entire year. In the subtropical front, the abundance of coccolithophores is higher than in the background before/after the bloom and lower during the bloom. In the subpolar front, the abundance of coccolithophores is much lower than in the background during the bloom, while before/after the bloom there is no significant difference between front and background. The differences in plankton abundances between fronts and their backgrounds also vary with depth (Figs. 9 and S5). The general pattern is that biomass tends to be higher in the fronts (relative to their respective backgrounds) at the surface and lower at depth, suggesting that different processes are involved at different depths. When the inversion occurs close to the surface (such as for coccolithophores in the bloom regime), the vertically integrated biomass is lower at the front. When it occurs deeper (such as for diatoms in the oligotrophic regime), the vertically integrated biomass is higher at the front. Within each group, the differences in abundance between the front and the background also vary with size (Figs. 6a and b and 7a and b): larger sizes benefit more from the larger nutrient supply at fronts than smaller ones despite being generally less abundant.

The increase of phytoplankton evenness at the fronts can be explained by the combination of two effects: the increase of group evenness (balance between the functional groups, Fig. 5), and the increase of intragroup evenness (balance between the size classes within each group,

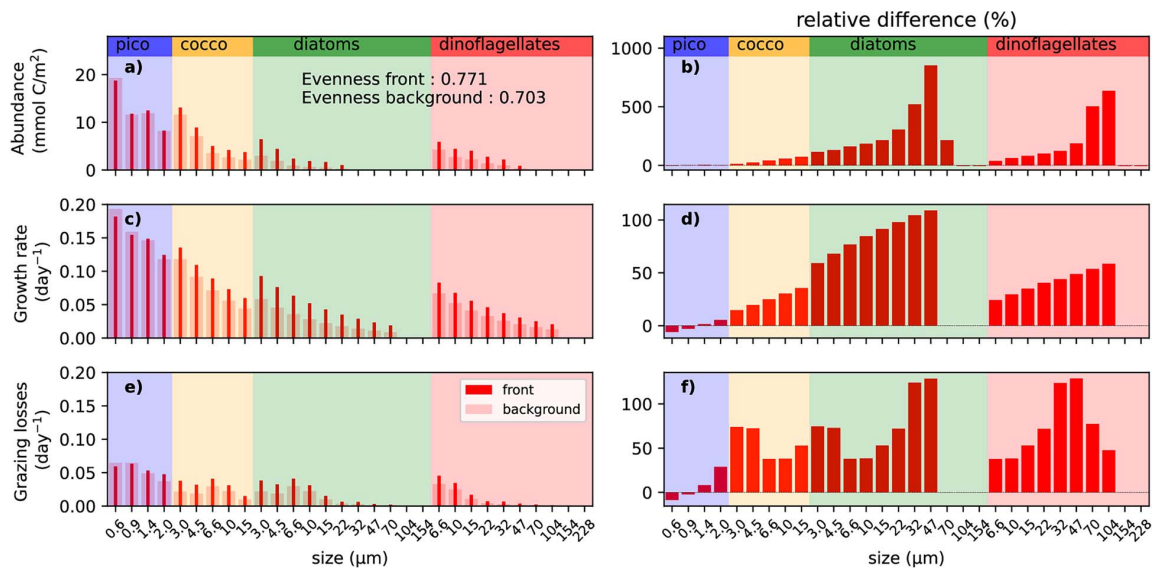


Fig. 6. Change in community structure and rates at subtropical front in summer. (a) Phytoplankton biomass, (c) growth rate and (e) grazing losses, integrated from 0 to 186 m. Values at the fronts are shown thin bars, and in the backgrounds with thick light bars. Panels on the right (b-d-f) show relative differences between front and background (positive values mean that the variable is higher at the front). Most phytoplankton types and growth rates are enhanced at fronts (winners), despite increased grazing.

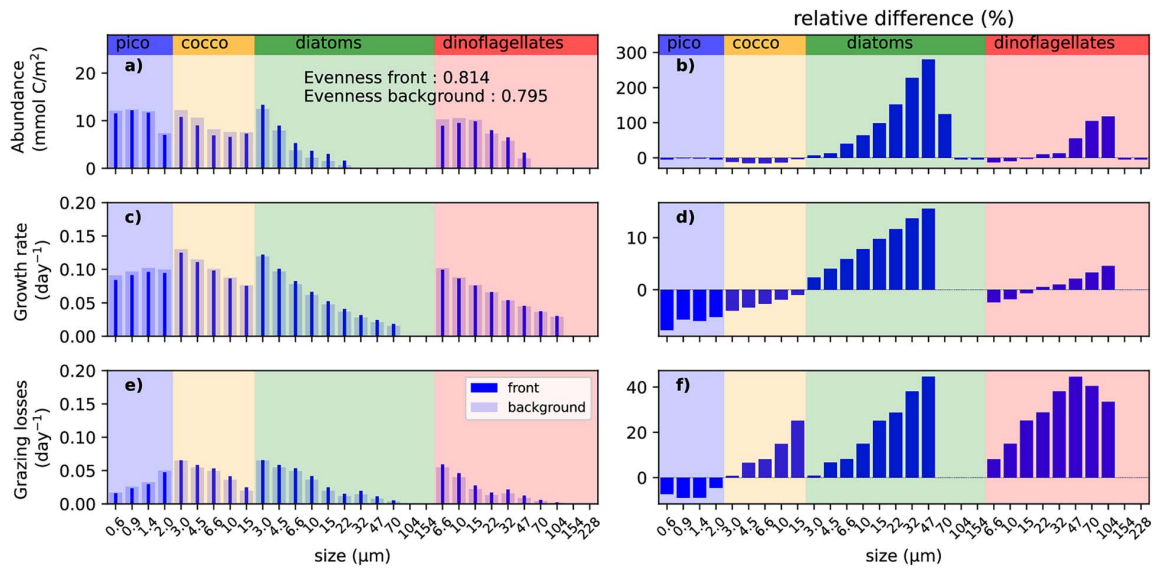


Fig. 7. Change in community structure and rates at subpolar front during the bloom. (a) Phytoplankton biomass, (c) growth rate and (e) grazing losses, integrated from 0 to 186 m. Values at the fronts are shown thin bars, and in the backgrounds with thick light bars. Panels on the right (b-d-f) show relative differences between front and background (positive values mean that the variable is higher at the front). Some phytoplankton types and growth rates are enhanced at fronts (winners), others are decreased (losers).

Figs. 6 and 7). In the WBC region, pico-phytoplankton and coccolithophores tend to be more abundant than diatoms and dinoflagellates, so the comparatively larger frontal enhancement of the latter leads to a more even

community at the front. Similarly, since the smaller sizes also tend to be more abundant than the larger, the fronts create a more even community by enhancing large phytoplankton.

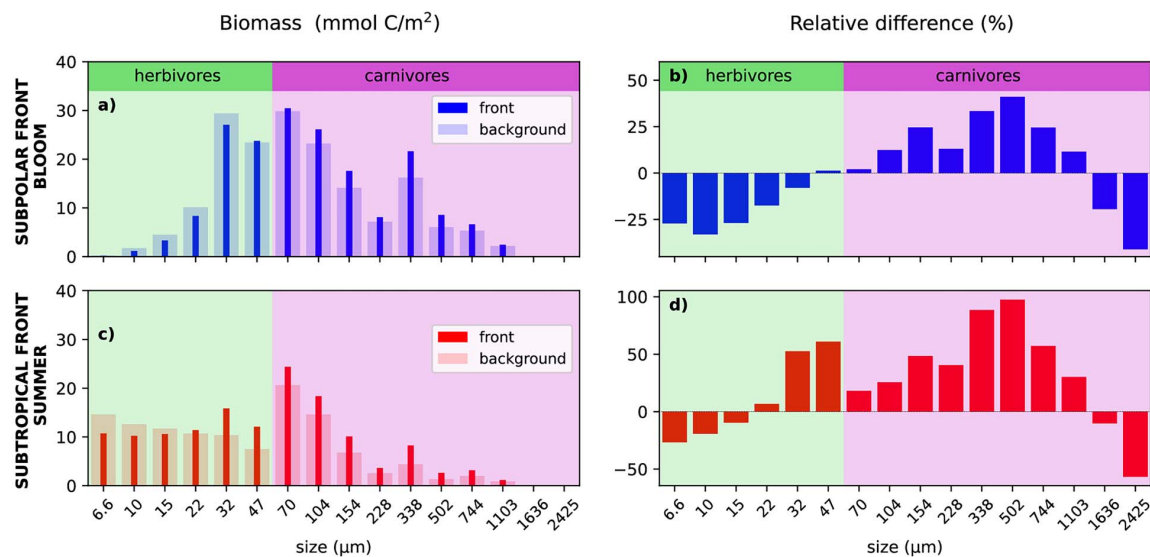


Fig. 8. Same as Figs. 5 and 6 for zooplankton biomass, illustrating the presence of winners (typically small herbivores) and losers (large herbivores and carnivores).

The variation of zooplankton biomass at fronts (Fig. 8) has similar features to the variation of phytoplankton described above, indicating that the changes in phytoplankton are transferred up the trophic chain: the four smallest herbivores, which graze exclusively on picophytoplankton, are also “losers” with a lower biomass at fronts; the carnivores, which graze essentially on winners, are also winners; the situation is more contrasted for the largest herbivores, which graze both on winners and losers depending on the front and season.

In order to understand the differences in the abundances of different phytoplankton groups, in the next two sections we focus on the two main terms which controls them: photosynthetic growth rates and grazing pressure.

Bottom-up (growth rate)

Nutrient limitation

The differences in growth rate among phytoplankton types in the WBC region is largely explained by their nutrient affinity and maximum growth rate, both of which are dependent on their size and functional group, with higher growth rates for gleaners in oligotrophic conditions (Fig. 6c) and higher growth rate for opportunists when nutrient concentrations are closer to saturation (Fig. 7c), and, within each group, increasing growth rates with size for pico-phytoplankton and decreasing with size for the other groups (coccolithophores, diatoms, and dinoflagellates). In most cases, the larger supply of nutrients at fronts (Fig. 2) lead to larger phytoplankton

growth rates in comparison with background conditions. This is systematic for diatoms, and for the other groups in the oligotrophic regime, where nutrient is the main limiting factor of growth (Figs. 6c and d and 7c and d). We can also note that within each group, the growth rates of the larger types respond to the nutrient addition relatively more than the smaller types (Figs. 6d and 7d). This effect, which reflects the allometric relationships used to parameterize the growth rates, is directly responsible for many of the changes in abundances (Figs. 6b and 7b) and the resulting increase of intragroup evenness (Fig. 11).

Light limitation (community shading)

But interestingly, the growth rates of all phytoplankton types are not systematically enhanced over fronts despite larger nutrient supplies. Particularly during the bloom regime, the growth rates of pico-plankton, coccolithophores and of the smallest dinoflagellates are lower over the subpolar front (Fig. 7d). This less intuitive response is due to the fact that the increase in nutrient supply is not the only factor impacting phytoplankton growth rates over fronts: another important factor is light. The increase in biomass in some phytoplankton groups over fronts modifies the optical environment, resulting in more light absorption at the surface and thus less light penetrating deeper in the water column (Fig. 9c and d). In our case the groups that produce the shading effect (mostly surface diatoms) are distinct from those who suffer from it (mostly

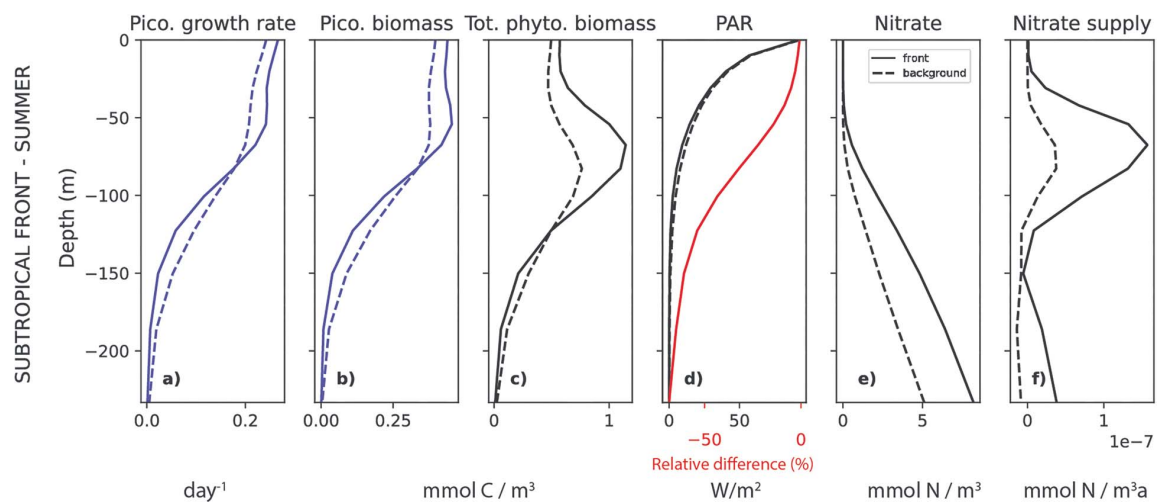


Fig. 9. Illustration of community shading. Mean vertical profiles of (a) pico-phytoplankton growth rate, (b) pico. biomass, (c) total phytoplankton biomass, (d) Photosynthetically Available Radiation (e) nitrate concentration, (f) total nitrate supply. In each panel the solid lines are the subtropical front and the dashed lines are the background; the red line in panel (d) is the relative difference between the two. Increased nitrate at the front causes increased total biomass, decreased PAR penetration, with a negative feedback on pico-phytoplankton growth rates at subsurface.

pico-phytoplankton and coccolithophores at subsurface). For such groups, near the surface where light is plentiful, front-enhanced nutrient supplies lead to higher growth rates over the fronts. In contrast, at depth, where light progressively becomes the limiting resource, community shading leads to lower growth rates (Fig. 9a). Community shading is illustrated by the case of pico-phytoplankton at the subtropical front in summer, where the contrasted effects of the front on the growth rate with depth are translated in a similar impact in terms of abundances (Fig. 9). The net effect on the vertically-integrated biomass thus results from the balance between the increase at the surface (effect of nutrients) and the decrease at depth (effect of light). This net effect of community shading is not always negative; while it contributes to the decrease in pico-phytoplankton and coccolithophore biomass during the bloom (Fig. 7b), it has no impact on the pico-plankton integrated biomass over the subtropical front because the two effects nearly compensate (Figs. 6b and 9).

In brief this analysis shows that the modification of nutrient and light availability over frontal zones in response to physical (nitrate supply) and ecological (community shading) processes drives a bottom-up modification of the plankton community structure, with some organisms able to profit from the changes while others are disadvantaged by them. Importantly, we see that the variation of phytoplankton growth rates over fronts is very similar to the variation in abundances, which suggests that these bottom-up processes explain a significant amount of the structuring of the phytoplankton community: the phytoplankton types whose growth rates are the

most enhanced by frontal conditions are the ones whose biomass increases the most at fronts.

Top-down (shared predation)

In the previous section we showed that much of the reactive response to the injection of nutrients in fronts is in the form of bottom-up processes affecting growth rates, mainly due to the rapid response of phytoplankton to the injection of nutrients. However, in our model there are also modulations of the community response that occur due to top down effects, on seasonal time scales. We illustrate this with the case of coccolithophores in the subpolar front (Fig. 10): as seen before, the growth rate of coccolithophores is reduced over the subpolar front during the bloom because of community shading (until day 100 in Fig. 10a, green line); however during the same period, the grazing pressure on coccolithophores is increased (Fig. 10a, pink line), because they share predators with many other plankton types—in particular diatoms, which do increase at the front. These two effects both contribute to a decreased abundance coccolithophores at the front, and indeed this decreased biomass (−20%) is proportionally larger than the decrease of the growth rates (−5%), the bottom-up driven impact being amplified by shared predation. The effect of shared predation is even more prominent after the bloom (days 150–300) due to the delayed response of zooplankton growth. During this period, the biomass of coccolithophores is not increased at the front despite an increase of their growth rate, because the increase in grazing pressure is even larger.

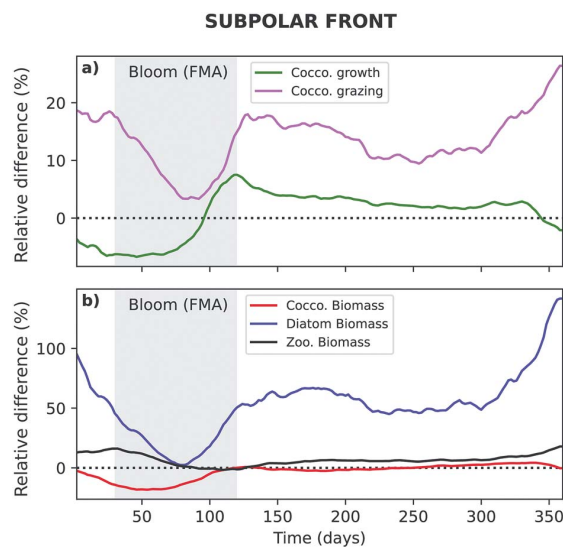


Fig. 10. Illustration of shared predation. Annual climatology of the relative difference between the subpolar front and its background for (a) the growth rate and grazing losses of the coccolithophores and (b) the biomass of cocco., diatoms of the same size classes (3–15 μm) and their shared predators, the zooplankton sized 32–154 μm . Positive values mean that the variable is higher at the front. The grazing losses of the cocco. are decoupled from the cocco. biomass and instead follow the diatom biomass through the influence of their shared predator. During the bloom, this leads to a much larger decrease in cocco. biomass (20%) than growth (5%). In summer, there is no increase of cocco. biomass despite the increase of the growth rate.

Although grazing is an important control on growth for all phytoplankton, the case of the coccolithophores stands out because the variation of their grazing losses is decoupled from the variation of their growth rate by the shared predation (during the bloom, it is negative for growth, but positive for grazing) which does not happen for the other groups (either always negative as for the pico., or always positive as for the diatoms and dino., cf Fig. 7d–f).

DISCUSSION

Modification of plankton community structure over fronts

We used an ocean-ecosystem model to investigate the effect of frontal dynamics on plankton communities. We focus on a WBC region, where two permanent fronts are located, and which constitutes a boundary between a productive gyre in the north and an oligotrophic gyre in the south. We found that, despite being located at the boundary between these two contrasted bio-regions, at a smaller scale fronts form an environment distinct from the background, essentially in response to the local injection

of nutrients by the frontal dynamics. In our model, the various modeled phytoplankton and zooplankton types respond differently to this frontal nutrient injection, with a positive effect for some (“winners”) and a negative effect for others (“losers”). We find that the most important factor in determining the success of a phytoplankton type at a front is its functional group, with size further modulating the responses within each group (Figs. 6 and 7). In our model, diatoms, dinoflagellates and large carnivorous zooplankton generally benefited most from the altered conditions at fronts, while pico-phytoplankton, coccolithophores and grazers have a more variable response that depends on the environmental context (subpolar/-subtropical front and seasonal cycle). Within each group, the abundance of the larger size classes tend to increase more (or decrease less) than the smaller ones. Fig. 11a–h provides a synthesis of these main results.

The enhancement of diatom and meso-zooplankton abundance at fronts found here is supported by a handful of targeted *in situ* studies in various parts of the globe, for instance in the Kuroshio Extension Front (which is a WBC similar to our model, Clayton *et al.*, 2014), the Iceland-Faeroe Front in the North Atlantic (Allen *et al.*, 2005), the Almeria-Oran Front in the Mediterranean Sea (Claustre *et al.*, 1994; Hernández-Carrasco *et al.*, 2020; Thibault *et al.*, 1994) and fronts in the California Current Ecosystem (Ohman *et al.*, 2012; Taylor *et al.*, 2012). In contrast, observations of the other groups of plankton are sparse and often inconclusive and contradictory (Benavides *et al.*, 2021; Clayton *et al.*, 2017). This concurs with results from this model study which suggests some indirect responses such as community shading and shared predation can lead to more complex responses in the less opportunist species. It is worth mentioning that many *in situ* studies recorded no specific community at the front but only a sharp transition from one side to the other (e.g. Krause *et al.*, 2015). It is difficult to assess whether there really is no frontal-enhancement (which could be the case for small transient fronts with no nutrientsupplying vertical circulation, or even intermittently in more stable fronts), whether the sampling resolution was too low to capture these small structures or whether the taxonomic resolution was not sufficient to distinguish well between different phytoplankton groups that may have a different response.

Active, reactive and passive processes

We find that the response of the modeled plankton community is mostly driven by nutrient supply through vertical frontal dynamics (i.e. active processes, according to the classification proposed by Lévy *et al.*, 2018): phytoplankton growth rates increase in response to

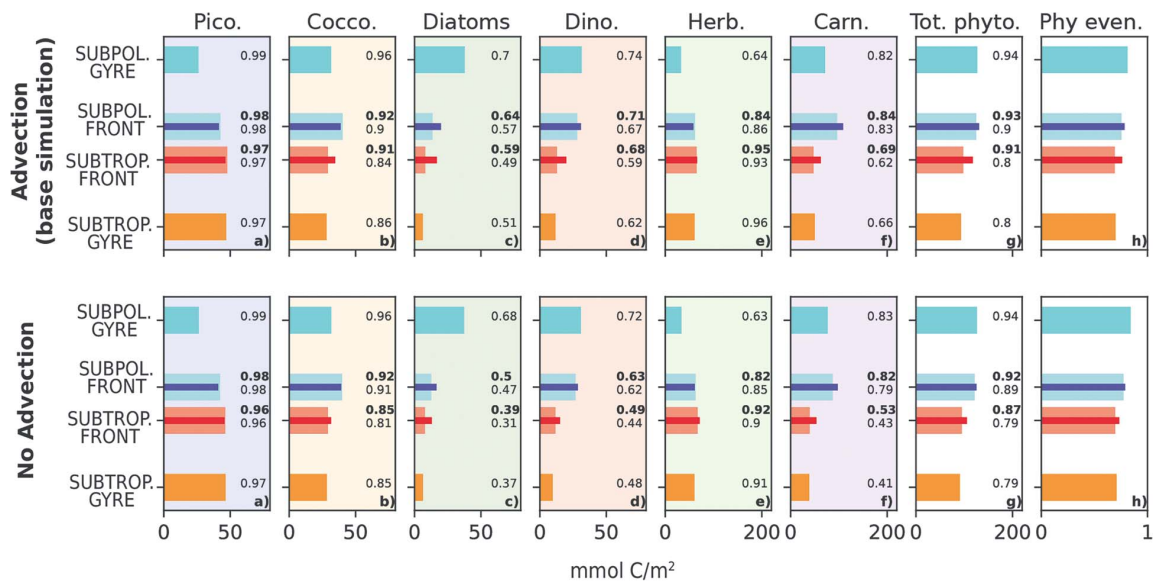


Fig. 11. Result synthesis. Annual mean biomass of each plankton group (a–f), total phytoplankton (g) and total phytoplankton evenness (h) integrated from 0 to 186 m, averaged over the model regions shown in Fig. 1c, with the same color code. Values at the fronts are shown with thin bars, and in the backgrounds with thick light bars. Numbers next to each bar show intragroup evenness (a–f) and group evenness (g); bold values are for the fronts. Fronts have a notable local effect while falling within the large scale gradient associated with the two gyres. Diatoms, dinoflagellates and carnivorous zooplankton are winners: they consistently increase at fronts. Pico-phytoplankton, coccolithophores and herbivorous zooplankton have a more complex response and can be winners or losers depending on environmental conditions. Fronts promote a more even community through an increase in both group evenness and intragroup evenness. The second row (panels i–p) shows the same diagnostics for a model simulation without plankton dispersion.

nutrient enrichment. This bottom-up effect has been suggested by many studies, both from models and observations (Allen *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2012). Although it is difficult in empirical studies to attribute the high biomass observed at fronts to nutrient injection without additional evidence (Lehahn *et al.*, 2007), dedicated incubation experiments at fronts have demonstrated this nutrient-driven increase in the growth rate (e.g. Allen *et al.*, 2005).

In addition, a main conclusion of this work is that the complexity of the ecosystem can create unexpected indirect effects (reactive processes). The first is “community shading”: over fronts, phytoplankton growth rates of some types tend to decrease in the lower part of the euphotic layer because of increased light limitation due to the increased abundance of other types closer to the surface. The second is in a mechanism known as “apparent competition” or “shared predation”, which occurs when the same predator targets multiple prey (some of them winning and some losing). Our findings are drawn from a single model experiment that allowed us to illustrate the potential of both effects on frontal community structure. Although we did not perform a model sensitivity analysis to parameters, we find that these two processes affect multiple types of phytoplankton in the model, which are

characterized by different affinities for light, nutrient and different sensitivity to grazing, all depending on different sets of parameters. Nevertheless, many aspects of the impact of shared predation remain to be explored with models like this one. For instance, previous studies based on different versions of the DARWIN model have all shown that the phytoplankton community structure is sensitive to the choice of the grazing formulation (Prowse *et al.*, 2012; Vallina *et al.*, 2014b). Moreover, there could be other forms of top-down control at fronts that are not yet integrated in our model (for instance involving the vertical mobility and Diurnal Vertical Migration or the behavior of top-predators). Despite their limitations and associated uncertainties, our results suggest that top-down controls may play an important ecological role in frontal zones by providing a mechanism capable of decoupling growth and biomass.

Finally, transport and dispersion can also contribute to the increase of phytoplankton biomass and diversity at fronts (passive processes), as suggested by previous studies (Barton *et al.*, 2010; Clayton *et al.*, 2013; Lévy *et al.*, 2014b). In order to further test whether the shape of the response in phytoplankton community is primarily driven by the supply of nutrients or by the transport of phytoplankton, we conducted an additional model experiment where

advection of plankton was turned off (as was done in Lévy *et al.*, 2014b). The similarity between the two simulations (Fig. 11) shows that plankton dispersion (passive processes) plays a second order role in shaping the plankton response over fronts compared with active and reactive processes.

Modulation by the large-scale context

We find that the local effect of fronts depends on the large-scale context (Fig. 11). Even with the same nutrient enrichment, the ultimate response of the plankton community depends on many factors such as the background nutrient concentration, the amount of light available, or the vertical distribution of biomass (surface or subsurface maximum). This sensitivity to the large-scale context suggests that our results might not be representative of all regions of the ocean, or of fronts with different characteristics (for instance shallower, or not as persistent).

Impact of fronts on local evenness

Our model allows us to evaluate evenness at the scale of fronts, and to compare it to the evenness in neighboring regions, thus over small spatial scales. This evaluation is limited by the fact that only a small number of plankton types are described in this model, that they are all present everywhere, and that variations in evenness across the large-scale of the model domain are modest. Thus the small-scale variations are meaningful when they are put in perspective of the large-scale ones.

With these caveats in mind, we find that plankton evenness is higher at fronts, due to the combined effect of higher group evenness (balance between the functional groups) and larger intragroup diversity (balance between the size classes within each group) (Fig. 11). It is notable that the increase in evenness is more pronounced for the subtropical front than the subpolar front. Interestingly at the large scale, our model predicts a nonmonotonous relationship between productivity and evenness (Fig. 4c), which is similar to the bell-shaped PDR (Productivity-Diversity Relationship) found in many models and observations (for instance by Vallina *et al.*, 2014a using a different version of the DARWIN model and species richness as the diversity metrics). This relationship implies that evenness increases with productivity up to a point (the top of the bell), after which it decreases. Since fronts increase productivity, our results imply that fronts should not systematically increase evenness. The increase in evenness occurs in our model because the increase in productivity remains confined to the positive trend side of the distribution. Thus we speculate that if a front were located in a region rich enough in nutrients (on the negative trend side of the PDR), the increased productivity could

be associated with a lower evenness (i.e. a frontal bloom dominated by diatoms); this hypothesis could be tested by modeling or *in situ* studies targeting such regions.

CONCLUSION

Our results have shown 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 community shading and shared predation. At present, modeling is the only practical method to examine the mechanisms leading to the modifications of plankton communities by fronts. In order to test these hypotheses in the real ocean, our study suggests that we need to expand spatial and taxonomic resolution. In particular, we need adequate horizontal resolution in order not to miss the specific community that occurs on the front itself and not only on either side; we need sufficient vertical coverage in order to observe the variation in the vertical structure inside and outside fronts; and finally, we need more taxonomic resolution than just chlorophyll and size-fractionated chlorophyll in order to capture the full community shifts. However, a complete mechanistic understanding would require high-resolution physiological rates within and outside of fronts as well as sufficient functional resolution within the zooplankton. Such observations would help us understand the feedbacks between the physical dynamics of the fronts and the trophic interactions within the plankton community.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data is available at *Journal of Plankton Research* online.

FUNDING

National Aeronautics and Space Administration [grant number 80NSSC17K0561], the Simons Collaboration on Computational Biogeochemical Modelling of Marine Ecosystems (CBIOMES) [Grant Id: 549931] and Centre National d'Etudes Spatiales.

DATA ARCHIVING

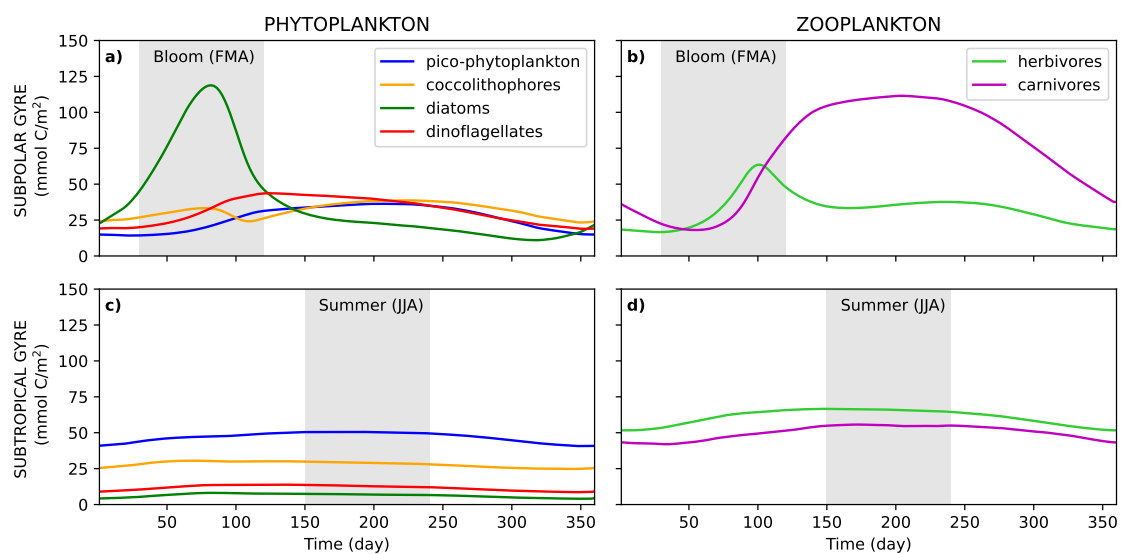
The ecosystem model code used in this study is available through <http://www.gitlab.com/jahn/gud>. Note that a more up-to-date version of the ecosystem model used here is available at <http://www.github.com/darwinproject/darwin/>. The data and scripts are available upon request.

REFERENCES

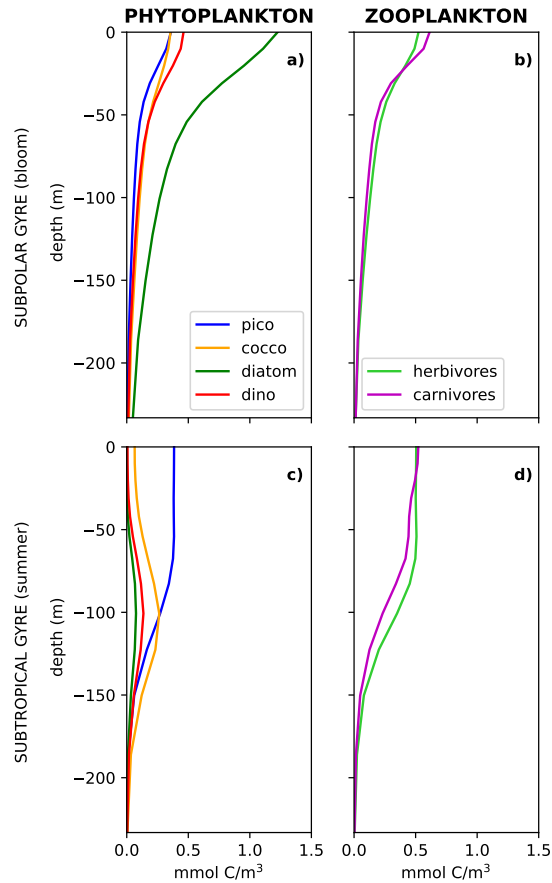
- Allen, J. T., Brown, L., Sanders, R., Mark Moore, C., Mustard, A., Fielding, S., Lucas, M., Rixen, M. *et al.* (2005) Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the Northeast Atlantic. *Nature*, **437**, 728–732.

- Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J. and Follows, M. J. (2010) Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science (80-)*, **327**, 1509–1511.
- Beaugrand, G., Edwards, M. and H elaou et, P. (2019) An ecological partition of the Atlantic Ocean and its adjacent seas. *Prog. Oceanogr.*, **173**, 86–102.
- Benavides, M., Conratt, L., Bonnet, S., Berman-Frank, I., Barrillon, S., Petrenko, A. and Doglioli, A. (2021) Fine-scale sampling unveils diazotroph patchiness in the South Pacific Ocean. *ISME Commun.*, **1**, 3.
- Bon, C., Della Penna, A., d'Ovidio, F., Y.P. Arnould, J., Poupart, T. and Bost, C. A. (2015) Influence of oceanographic structures on foraging strategies: macaroni penguins at Crozet Islands. *Mov. Ecol.*, **3**, 1–11.
- Bost, C. A., Cott e, C., Bailleul, F., ChereI, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G. and Weimerskirch, H. (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.*, **78**, 363–376.
- Claustre, H., Kerherv e, P., Marty, J. C., Prieur, L., Videau, C. and Hecq, J. H. (1994) Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: ecological and biogeochemical implications. *J. Mar. Res.*, **52**, 711–742.
- Clayton, S., Dutkiewicz, S., Jahn, O. and Follows, M. J. (2013) Dispersal eddies, and the diversity of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.*, **3**, 182–197.
- Clayton, S., Lin, Y. C., Follows, M. J. and Worden, A. Z. (2017) Co-existence of distinct *Ostreococcus* ecotypes at an oceanic front. *Limnol. Oceanogr.*, **62**, 75–88.
- Clayton, S., Nagai, T. and Follows, M. J. (2014) Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio front. *J. Plankton Res.*, **36**, 1017–1030.
- Dutkiewicz, S., Boyd, P. W. and Riebesell, U. (2021) Exploring biogeochemical and ecological redundancy in phytoplankton communities in the global ocean. *Glob. Chang. Biol.*, **27**, 1196–1213.
- Dutkiewicz, S., Cermeno, P., Jahn, O., Follows, M. J., Hickman, A. E., Taniguchi, D. A. A. and Ward, B. A. (2020) Dimensions of marine phytoplankton diversity. *Biogeosciences*, **17**, 609–634.
- Dutkiewicz, S., Hickman, A. E., Jahn, O., Gregg, W. W., Mouw, C. B. and Follows, M. J. (2015) Capturing optically important constituents and properties in a marine biogeochemical and ecosystem model. *Biogeosciences*, **12**, 4447–4481.
- Hern andez-Carrasco, I., Alou-Font, E., Dumont, P. A., Cabornero, A., Allen, J. and Orfila, A. (2020) Lagrangian flow effects on phytoplankton abundance and composition along filament-like structures. *Prog. Oceanogr.*, **189**, 102469.
- Holling, C. S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.*, **91**, 385–398.
- Holt, R. D. and Bonsall, M. B. (2017) Apparent competition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **48**, 447–471.
- Krause, J. W., Brzezinski, M. A., Goericke, R., Landry, M. R., Ohman, M. D., Stukel, M. R. and Taylor, A. G. (2015) Variability in diatom contributions to biomass, organic matter production and export across a frontal gradient in the California current ecosystem. *J. Geophys. Res. Ocean.*, **120**, 1032–1047.
- Kubryakova, E. and Kubryakov, A. (2020) Warmer winter causes deepening and intensification of summer subsurface bloom in the Black Sea: the role of convection and self-shading mechanism. *Biogeosci. Discuss.*, 1–14.
- Lara-Lopez, A. L., Davison, P. and Koslow, J. A. (2012) Abundance and community composition of micronekton across a front off Southern California. *J. Plankton Res.*, **34**, 828–848.
- Lehahn, Y., d'Ovidio, F., Levy, M. and Heifetz, E. (2007) Stirring of the Northeast Atlantic spring bloom: a Lagrangian analysis based on multisatellite data. *J. Geophys. Res. Ocean.*, **112**, 1–15.
- L evy, M., Franks, P. J. S. and Smith, K. S. (2018) The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat. Commun.*, **9**, 4758.
- L evy, M., Iovino, D., Resplandy, L., Klein, P., Madec, G., Tr eguier, A. M., Masson, S. and Takahashi, K. (2012b) Large-scale impacts of submesoscale dynamics on phytoplankton: local and remote effects. *Ocean Model.*, **43–44**, 77–93.
- L evy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S. and Follows, M. J. (2014b) Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.*, **4**, 67–84.
- L evy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M. J. and d'Ovidio, F. (2015) The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *J. R. Soc. Interface*, **12**, 20150481.
- L evy, M., Klein, P., Tr eguier, A. M., Iovino, D., Madec, G., Masson, S. and Takahashi, K. (2010) Modifications of gyre circulation by submesoscale physics. *Ocean Model.*, **34**, 1–15.
- L evy, M., Resplandy, L., Klein, P., Capet, X., Iovino, D. and Eth e, C. (2012a) Grid degradation of submesoscale resolving ocean models: benefits for offline passive tracer transport. *Ocean Model.*, **48**, 1–9.
- L evy, M., Resplandy, L. and Lengaigne, M. (2014a) Oceanic mesoscale turbulence drives large biogeochemical interannual variability at middle and high latitudes. *Geophys. Res. Lett.*, **41**, 2467–2474.
- Li, Q. P., Franks, P. J. S., Ohman, M. D. and Landry, M. R. (2012) Enhanced nitrate fluxes and biological processes at a frontal zone in the southern California current system. *J. Plankton Res.*, **34**, 790–801.
- Liu, X. and Levine, N. M. (2016) Enhancement of phytoplankton chlorophyll by submesoscale frontal dynamics in the North Pacific subtropical gyre. *Geophys. Res. Lett.*, **43**, 1651–1659.
- Longhurst, A. R. (2007) *Ecological Geography of the Sea*, Elsevier.
- Luo, J. Y., Grassian, B., Tang, D., Irisson, J. O., Greer, A. T., Guigand, C. M., McClatchie, S. and Cowen, R. K. (2014) Environmental drivers of the fine-scale distribution of a gelatinous zooplankton community across a mesoscale front. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **510**, 129–149.
- Madec, G. (2008) NEMO ocean engine-version 3.0-Laboratoire d'Oc eanographie et du Climat: Exp erimentation et Approches Num eriques. In *Note du P ole mod elisation l'Institut Pierre-Simon Laplace*.
- Mahadevan, A. (2016) The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, **8**, 161–184.
- Marshall, J., Adcroft, A., Hill, C., Perelman, L. and Heisey, C. (1997) A finite-volume, incompressible navier stokes model for, studies of the ocean on parallel computers. *J. Geophys. Res. C Ocean.*, **102**, 5753–5766.
- Maximenko, N. A., Melnichenko, O. V., Niiler, P. P. and Sasaki, H. (2008) Stationary mesoscale jet-like features in the ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **35**, L08603.
- McWilliams, J. C. (2016) Submesoscale currents in the ocean. *Proc. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.*, **472**.

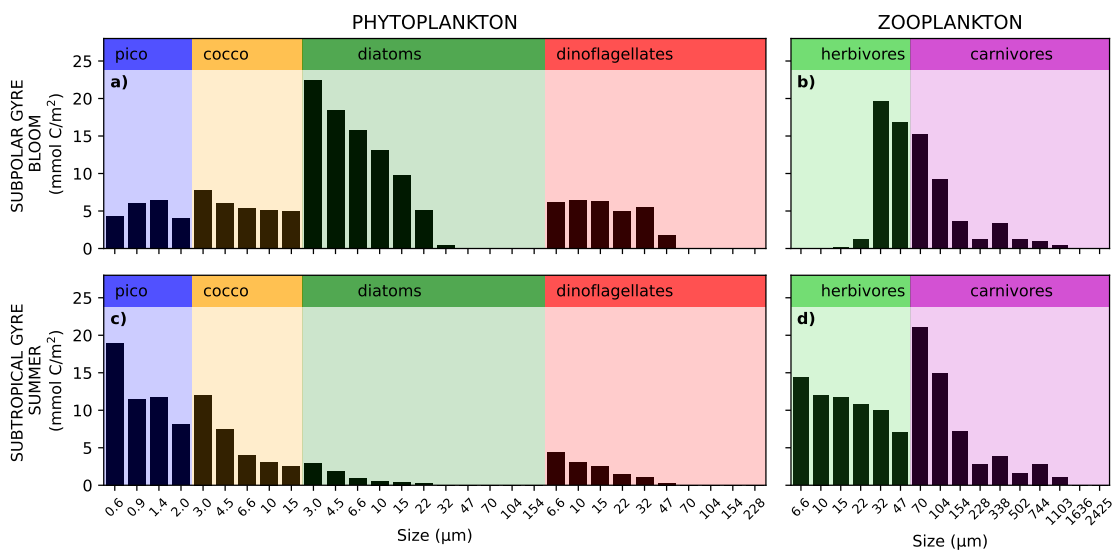
- Ohman, M. D., Powell, J. R., Picheral, M. and Jensen, D. W. (2012) Mesozooplankton and particulate matter responses to a deep-water frontal system in the southern California current system. *J. Plankton Res.*, **34**, 815–827.
- Omand, M. M. and Mahadevan, A. (2015) The shape of the oceanic nitracline. *Biogeosciences*, **12**, 3273–3287.
- Prowe, A. E. F., Pahlow, M., Dutkiewicz, S., Follows, M. and Oschlies, A. (2012) Top-down control of marine phytoplankton diversity in a global ecosystem model. *Prog. Oceanogr.*, **101**, 1–13.
- Resplandy, L., Martin, A. P., le Moigne, F., Martin, P., Aquilina, A., Mémery, L., Lévy, M. and Sanders, R. (2012) How does dynamical spatial variability impact 234Th-derived estimates of organic export? *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, **68**, 24–45.
- Shigesada, N. and Okubo, A. (1981) Analysis of the self-shading effect on algal vertical distribution in natural waters. *J. Math. Biol.*, **12**, 311–326.
- Sonnevald, M., Dutkiewicz, S., Hill, C. and Forget, G. (2020) Elucidating ecological complexity: unsupervised learning determines global marine eco-provinces. *Sci. Adv.*, **6**, 1–12.
- Stukel, M. R., Aluwihare, L. I., Barbeau, K. A., Chekalyuk, A. M., Goericke, R., Miller, A. J., Ohman, M. D., Ruacho, A. *et al.* (2017) Mesoscale Ocean fronts enhance carbon export due to gravitational sinking and subduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **114**, 1252–1257.
- Taylor, A. G., Goericke, R., Landry, M. R., Selph, K. E., Wick, D. A. and Roadman, M. J. (2012) Sharp gradients in phytoplankton community structure across a frontal zone in the California current ecosystem. *J. Plankton Res.*, **34**, 778–789.
- Thibault, D., Gaudy, R. and le Fèvre, J. (1994) Zooplankton biomass, feeding and metabolism in a geostrophic frontal area (Almeria-Oran front, western Mediterranean). Significance to pelagic food webs. *J. Mar. Syst.*, **5**, 297–311.
- Tilman, D., Isbell, F. and Cowles, J. M. (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **45**, 471–493.
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R. *et al.* (2018) Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.*, **11**, 27–37.
- Vallina, S. M., Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Montoya, J. M., Cermenio, P. and Loreau, M. (2014a) Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nat. Commun.*, **5**, 1–10.
- Vallina, S. M., Ward, B. A., Dutkiewicz, S. and Follows, M. J. (2014b) Maximal feeding with active prey-switching: a kill-the-winner functional response and its effect on global diversity and biogeography. *Prog. Oceanogr.*, **120**, 93–109.
- Ward, B. A., Cael, B. B., Collins, S. and Young, C. R. (2021) Selective constraints on global plankton dispersal. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **118**, 1–7.



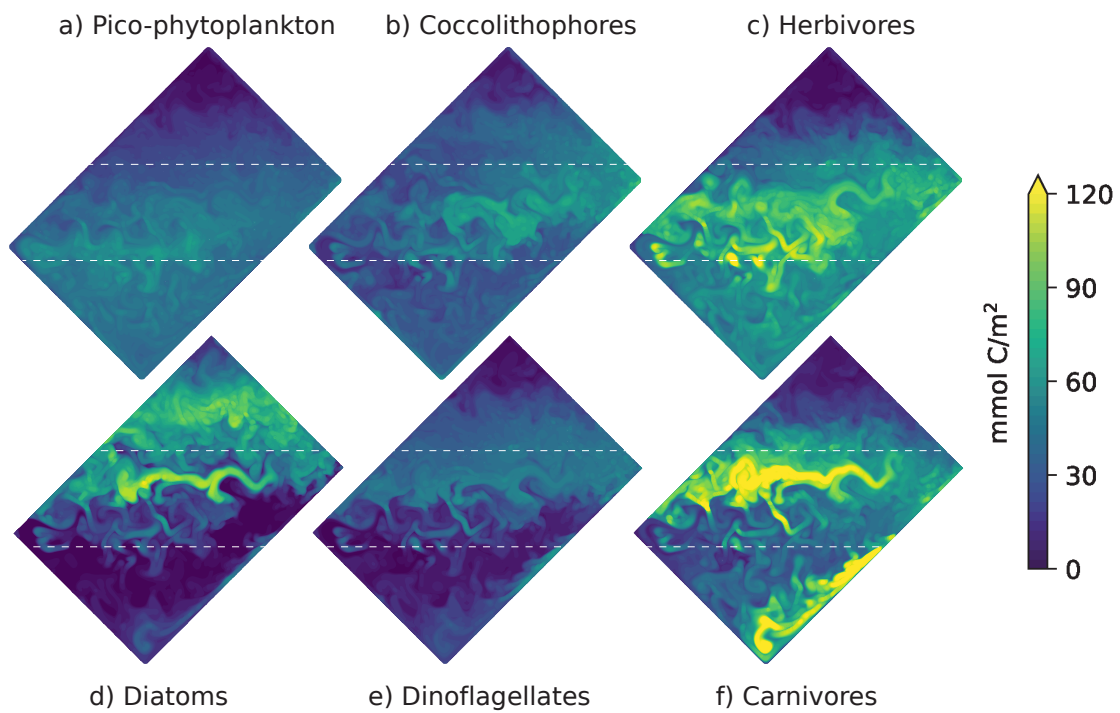
Supplementary Figure S1: Large scale context. Phytoplankton and zooplankton group biomass annual climatology over the subpolar and subtropical gyres, vertically integrated (0-186m). The subpolar gyre is characterised by a strong seasonality with a diatom-dominated bloom and an otherwise very even phytoplankton community; the higher trophic levels develop later in the year (late spring for herbivores and summer for carnivores). The subtropical gyre has no seasonality and is dominated by the smaller phyto- and zooplankton.



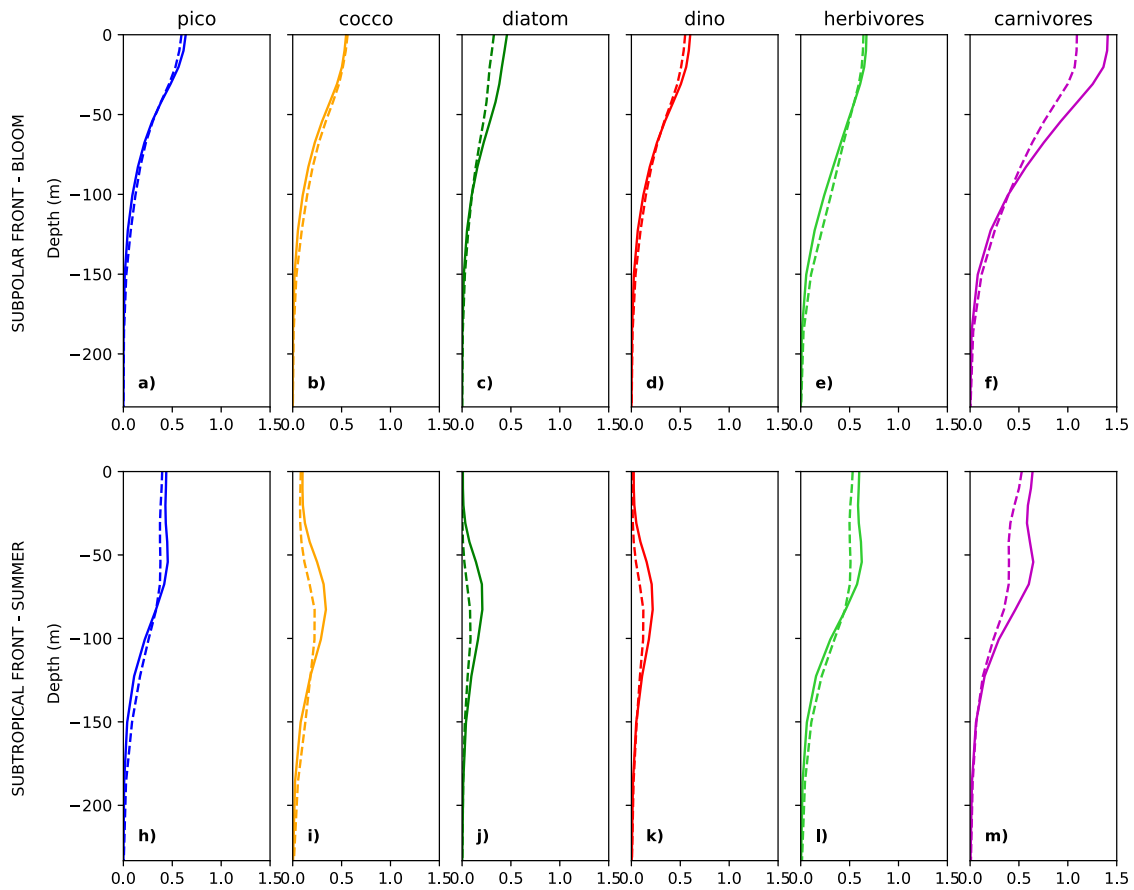
Supplementary Figure S2: Large scale context. Vertical distribution of phytoplankton and zooplankton in the subpolar gyre during the spring bloom (Feb, Mar, Apr) and in the subtropical gyre during summer (Jun, Jul, Aug). Plankton profiles generally show a maximum at the surface decreasing with depth, except in the subtropical gyre in summer where cocco., diatoms and dino. show a subsurface maximum around 100m.



Supplementary Figure S3: Large scale context. Plankton community structure in the subpolar gyre spring bloom (Feb, Mar, Apr) and the subtropical gyre summer (Jun, Jul, Aug). The boundaries of the two gyres correspond to the triangles in Figure 1c. Vertical black bars show the vertically integrated biomass (0-186m) of each type. Types are sorted by functional groups (colored rectangles), and within each group by size (increasing size classes from left to right). Within each group, smaller types are generally more abundant than larger ones.



Supplementary Figure S4: Biomass distribution of the six plankton groups, at day=40 (early february), vertically integrated over 0-186m. Each group shows a different biomass anomaly over the subpolar front compared to values next to the front: positive for diatoms, dinoflagellates, herbivores and carnivores, and negative for pico-phytoplankton and coccolithophores.



Supplementary Figure S5: Mean vertical profiles of each plankton group biomass, at fronts (solid lines) and in their backgrounds (dashed lines), for the subpolar front during the bloom (top panels) and for the subtropical front during summer (bottom panels). The effect of fronts on plankton abundance varies with depth : abundances tend to be increased near the surface and decreased deeper in the water column. The vertically-integrated effect of the front differs depending on the balance between the increase close to the surface and the decrease at depth.

3 Résumé du chapitre

Points clés du chapitre 5

Dans ce chapitre, j'analyse les résultats de simulations d'un modèle à haute résolution représentant l'évolution de communautés planctoniques dans les fronts d'un courant de bord ouest.

- Je montre que les communautés planctoniques frontales sont influencées non seulement par des processus actifs, qui sont déjà bien connus (Fig. 5.1c), mais aussi par **deux processus réactifs** que je mets en évidence.
 - La prédation partagée provoque une augmentation des pertes par le broutage, une diminution du taux de croissance net et une diminution de la biomasse des coccolithophores (processus réactif top-down, Fig. 5.1d)
 - L'auto-ombrage provoque une diminution du taux de croissance et de la biomasse du pico-phytoplancton (processus réactif bottom-up, Fig. 5.1d)
- Les variations de biomasse des proies sont transmises à leurs prédateurs (processus réactif bottom-up, , Fig. 5.1d)
- L'effet des fronts varie selon la latitude et la saison

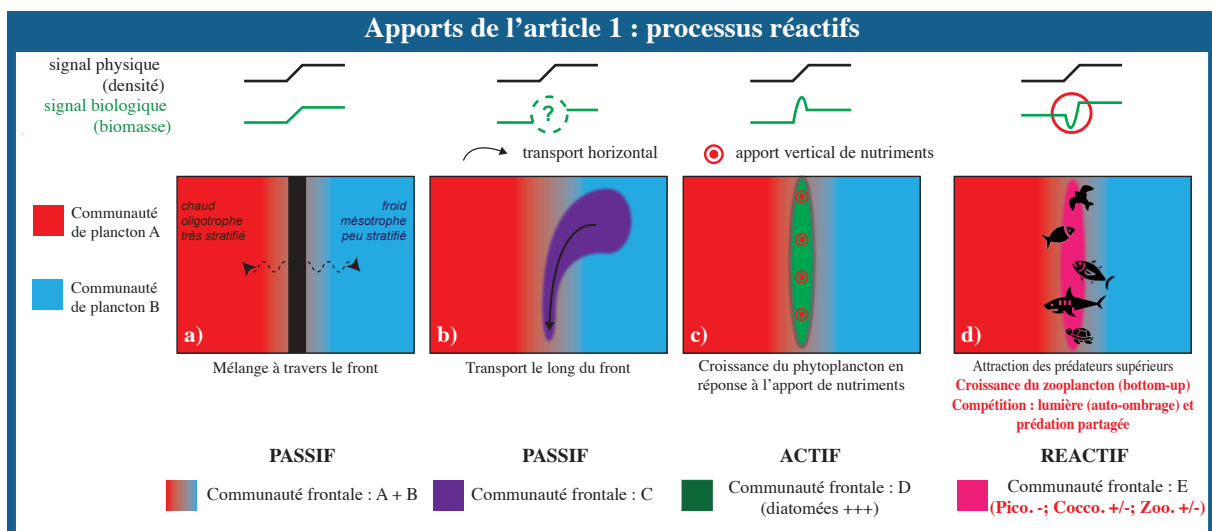


FIGURE 5.1 – Apports de l'article 1 : les processus réactifs (indiqués en rouge sur le panneau de droite) provoquent une diminution de la biomasse de certains groupes de phytoplancton

Etude des fronts dans une région d'upwelling

Sommaire

1	Modèle	29
2	Observations in-situ	29
3	Données satellite	30
3.1	SST, CHL et SSH	30
3.2	Détection des fronts de SST par l'index d'hétérogénéité (HI)	30
3.3	Détection des fronts Lagrangiens par les FSLE	30
3.4	Calcul du surplus	31

Dans ce chapitre, j'examine la structure taxonomique et spatiale des communautés de plancton à travers des fronts de sous-mésoéchelle dans l'upwelling de Californie. L'analyse de ces données fait l'objet d'une publication en cours de préparation qui est incluse en première partie. La deuxième partie de ce chapitre, qui vient compléter les résultats de l'article, concerne l'extrapolation régionale de ces données à l'aide d'informations sur la distribution des fronts déduites de produits satellites.

1 Résumé de l'article 2

Les observations et la théorie suggèrent que les fronts océaniques sont des "hotspots" écologiques, associés à une élévation de la diversité et de la biomasse pour de nombreux niveaux trophiques. L'hypothèse selon laquelle ces "hotspots" sont alimentés par des injections frontales de nutriments semble être soutenue par les fréquentes observation de diatomées opportunistes aux fronts, mais le comportement du reste de la communauté planctonique est largement inconnu. Nous étudions ici l'organisation des communautés planctoniques à travers les fronts en analysant 8 transects à haute résolution dans l'écosystème du courant de Californie (CCE, California Current Ecosystem), contenant des données pour 24 groupes de bactéries, de phytoplancton et de zooplancton. Nous constatons qu'une communauté planctonique frontale distincte émerge sur la plupart des fronts, caractérisée par une élévation de la biomasse non seulement des diatomées et des copépodes, mais aussi de nombreux autres groupes de plancton tels que les chaetognathes, les Rhizaria et les appendiculaires. Nous trouvons une variabilité spatiale à une échelle plus fine (typiquement 1-5 km) que la largeur du front lui-même (typiquement 10-30 km) avec des pics des différents taxa de plancton à différents endroits à travers la largeur du front. Nos résultats suggèrent que de multiples processus, incluant le brassage horizontal et les interactions biotiques, sont responsables de la création de ce patchwork à fine échelle.

2 Article 2 - *Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts*

Sub-frontal niches of plankton communities driven by transport and trophic interactions at ocean fronts

Inès Mangolte¹, Marina Lévy¹, Clément Haëck¹, and Mark D. Ohman²

¹Sorbonne Université, Laboratoire d'Océanographie et du Climat, Institut Pierre Simon Laplace (LOCEAN, SU/CNRS/IRD/MNHN), 75252 Paris Cedex 05, France

²Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, La Jolla, California, 92093-0218 United States of America

Correspondence: Inès Mangolte (ines.mangolte@locean.ipsl.fr)

Abstract. Observations and theory have suggested that ocean fronts are ecological hotspots, associated with higher diversity and biomass across many trophic levels. The hypothesis that these hotspots are driven by frontal nutrient injections is seemingly supported by the frequent observation of opportunistic diatoms at fronts, but the behavior of the rest of the plankton community is largely unknown. Here we investigate the organization of planktonic communities across fronts by analyzing 8 high resolution transects in the California Current Ecosystem containing extensive data for 24 groups of bacteria, phytoplankton and zooplankton. We find that a distinct frontal plankton community characterized by enhanced biomass of not only diatoms and copepods but many other groups of plankton such as chaetognaths, rhizarians and appendicularians emerges over most fronts. Importantly, we find spatial variability at a finer scale (typically 1-5 km) than the width of the front itself (typically 10-30 km) with peaks of different plankton taxa at different locations across the width of a front. Our results suggest that multiple processes, including horizontal stirring and biotic interactions, are responsible for creating this fine-scale patchiness.

1 Introduction

Ocean fronts are narrow regions of elevated physical gradients that separate water parcels with different properties. Some fronts are simply boundaries between biogeographical domains with distinct biological communities (Mousing et al., 2016; Tzortzis et al., 2021; Haberlin et al., 2019) that can overlap and mix in the frontal region (Lévy et al., 2014; Clayton et al., 2014). But many empirical and modelling studies have also pointed out that fronts can be specific "biological hotspots", attractive to higher predators (Belkin, 2021; Prants, 2022) and often associated with an enhanced local productivity of diatoms (Allen et al., 2005; Ribalet et al., 2010; Taylor et al., 2012; Lévy et al., 2015). Theory has shown that frontogenesis, i.e. the intensification of a surface density gradient, leads to the vertical injection of nutrients into the euphotic zone (Klein and Lapeyre, 2009; Lévy et al., 2012; Mahadevan, 2016). Although this frontal supply of nutrients is generally assumed to propagate up the trophic web, the mechanistic link between nutrient supply and higher trophic levels is still very poorly understood, in large part because of the limited information on the intermediate trophic levels. Some studies have shown that the biomass and the activity of copepods is stimulated over fronts (Thibault et al., 1994; Ashjian et al., 2001; Ohman et al., 2012; Derisio et al., 2014) and that mesozooplankton acoustic backscatter (Powell and Ohman, 2015) and gelatinous zooplankton can aggregate

2. ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHES OF PLANKTON COMMUNITIES DRIVEN BY TRANSPORT AND TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS

at fronts (Graham et al., 2001; Luo et al., 2014). In addition, modelling studies suggest that the increased nutrient supply can
25 create complex competitive interactions among phytoplankton groups over fronts (Lévy et al., 2014, 2015; Mangolte et al.,
2022). Finally, fronts are associated with extremely dynamic horizontal currents that can transport water and their associated
plankton communities over large distances (Clayton et al., 2013, 2017; de Verneil et al., 2019). In line with these different
mechanisms, Lévy et al. (2018) proposed a rationalisation of the biological impact of fronts, distinguishing between between
active (increased production in response to the nutrient injections), passive (stirring by horizontal currents) and reactive (biotic
30 interactions) processes.

Here, we test the hypothesis that plankton communities at fronts are primarily shaped by the bottom-up transmission of the
effect of the nutrient injections ("active processes"). To that end, we evaluate whether the taxonomic and spatial structure of the
entire planktonic community (from bacteria to zooplankton) are consistent with a bottom-up response to nutrient injections.
We then show that other processes, such as horizontal transport and trophic interactions ("passive" and "reactive" processes)
35 also contribute to the structure of frontal communities, leading to plankton niches at a sub-frontal scale. More specifically, we
address the following questions :

1. Are fronts commonly associated with a biological enhancement ("peak fronts") or are they simply a boundary between
two biologically distinct environments ("transition fronts") ?
2. In the case of peak fronts, are there changes in community structure associated with biomass enhancement ? Do all
40 species benefit from the frontal dynamics or are there winners and losers ?
3. What is the spatial organization of the plankton community across a front ? Is there biological variability at a scale finer
than the physical scale across the front ?

To answer these questions, we performed a meta-analysis of in-situ data collected as part of the CCE-LTER (*California
Current Ecosystem Long Term Ecological Research*) program during four cruises between 2008 and 2017 (Fig. 1 and Tab. 1).
45 The CCE is an eastern boundary upwelling system with a strong regional cross-shore gradient from colder waters inshore to
warmer waters offshore. This regional gradient is constantly stirred by the mesoscale horizontal circulation, which results in a
multitude of small-scale density fronts (Mauzole et al., 2020). The CCE region is populated both by mesoscale eddies (Chelton
et al., 2011), usually propagating westward, detectable from their SSH anomaly and associated with geostrophic currents, and
by coastal filaments originating from the coast and containing recently upwelled water parcels moving offshore through a com-
50 bination of geostrophy and Ekman transport (Chabert et al., 2021). These two types of structures interact and lead to a complex
interleaving of water masses separated by different types of frontal features forced by different processes (Renault et al., 2021;
Mauzole et al., 2020). The empirical measurements include the quantification of the biomass of 24 taxa in the planktonic
community, from heterotrophic and bacteria to phytoplankton and mesozooplankton (Fig. 3). The data were collected along
eight high resolution transects (with a spacing of 1 to 5 km between stations) conducted across various structures, including
55 upwelling filaments and geostrophic fronts; we identified ten separate fronts from gradients in thermodynamical properties
(density, temperature, salinity), as two transects crossed filaments with fronts on either side.

We first investigate whether the various groups of plankton have enhanced biomass over fronts compared to the fronts' immediate surroundings (the "background"). We find that over most fronts, there is a specific frontal plankton community characterized by biomass maxima of diatoms and many zooplankton taxa, but also minima of other phytoplankton taxa, particularly cyanobacteria. Then, we examine the fine scale spatial organization of the planktonic community by describing the width and the position along the transect of these biomass peaks relative to the width of the density gradient. We find that, contrary to expectations from the theoretical structure of vertical circulation at fronts (Klein and Lapeyre, 2009), the biomass peaks are not aligned with the density gradient and their locations show an unexpectedly high level of variability among taxa.

2 Methods

We used data collected during four cruises of the California Current Ecosystem Long Term Ecological Research (CCE-LTER, Ohman et al. (2013)) program (Table 1). During each cruise, one to three transects were conducted across frontal structures (Fig. 1. Physical, chemical and biological properties were measured at nine to twelve stations regularly spaced at high resolution along the transects and were all performed in a single night (Fig. 2). At each station, 24 different plankton taxa were identified using measurements made using a CTD-rosette for bacteria and phytoplankton and a net tow for zooplankton (Fig. 3). Other measurements included the Chl-a fluorescence and the concentration of nutrients. Importantly, the same observations and methodology were applied for all CCE-LTER transect cruises, which provides a consistent data set, although the data were collected in different years. Our method relies on the comparison between the plankton community over the fronts and the community in the immediate surrounding of the fronts. Moreover, we also examine the fine-scale organisation of the plankton community across the front. The first step in our analysis is thus the identification of the stations that we identify as front stations, and we compare the community structure at these stations with the community structure in the neighbouring background stations.

2.1 Data

At each station, a CTD vertical profile was conducted down to 100m and water samples were collected in Niskin bottles at discrete depths on the ascent; zooplankton samples were then collected with a 202 μm mesh vertical Bongo net tow (also from 0 to 100m). In addition to the temperature and salinity recorded by the CTD, a fluorometer measured the in-vivo chlorophyll-a fluorescence along each vertical profile. The concentration of nutrients (nitrate, phosphate, silicic acid, nitrite and ammonium) was determined at discrete depths from the Niskin bottle samples. The plankton samples were later analyzed on land using three different methods (Fig. 3):

- Flow cytometry was performed on the Niskin bottle water samples (0-100m), producing the abundance (number of cells/L) of 4 taxa of pico-plankton ($< 2 \mu\text{m}$) identified by their light-scattering properties.
- HPLC (High Performance Liquid Chromatography) was performed on all the Niskin bottles (0-100m) during the first cruise (A-front) and on the surface Niskin bottle only for the other 3 cruises (E-front, C-front and F-front). The concen-

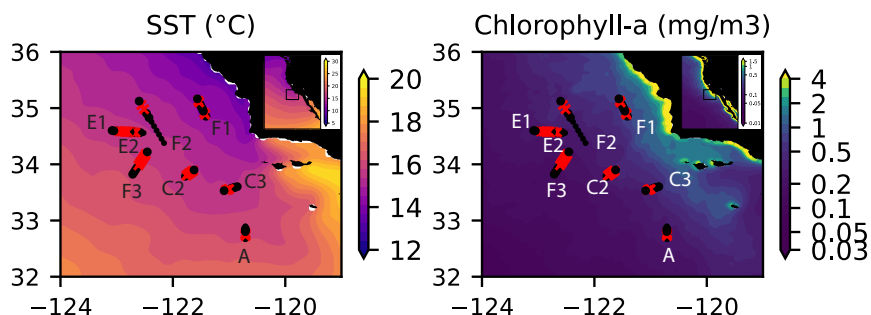


Figure 1. Location of the transects sampled by the CCE-LTER program in summer and autumn between 2008 and 2017. Transect names (A, C2, C3, E1, E2, F1, F2, F3) are indicated close to the first station of their corresponding transect (note that the stations of E1 and E2 are in the same location, with E1 starting on the West and E2 on the east); stations identified as frontal stations are indicated by red crosses and stations identified as background stations by black circles. Transects E2 and F1 each contain 2 fronts, leading to a total of 10 fronts for the 8 transects. Background color : July climatology over the study period (2008-2017) of (a) SST and (b) chlorophyll-a

Table 1. Name and characteristics of the eight CCE-LTER transects. C1 was aborted and is not included in this study.

Cruise Number	Structure Name	Transects	Date	Length	Number of stations	Resolution	References
P0810	A-front	A	24-25 Oct 2008	25 km	9	2.8 km	Landry et al. (2012) and references therein
P1106	C-front	C1	19-20 June 2011	6 km	5	1.3 km	Krause et al. (2015)
	(«California Current front»)	C2	2-3 July 2011	20 km	10	1.9 km	Brzezinski et al. (2015)
P1208	E-front («Eddy front»)	E1	4-5 August 2012	50 km	13	2-5 km	Bednaršek and Ohman (2015)
		E2	20-21 August 2012	50 km	10	4.9 km	de Verneil et al. (2019)
P1706	F-front	F1	7-8 June 2017	35 km	11	3.4 km	Zaba et al. (2021)
	(«Filament front»)	F2	17-18 June 2017	90 km	11	8.4 km	
		F3	22-23 June 2017	50 km	11	4.6 km	

trations of chlorophyll-a and accessory pigments were measured and used to determine the contributions (percentage) of 8 phytoplankton taxa relative to the total chlorophyll (Goericke and Montoya, 1998).

90 – Zooplankton samples were collected using vertical Bongo nets (0.71m diameter, mesh size of 202 μ m) retrieved from 100 m, preserved in 1.8% buffered formaldehyde and the organisms then identified in the lab using the ZooScan semi-

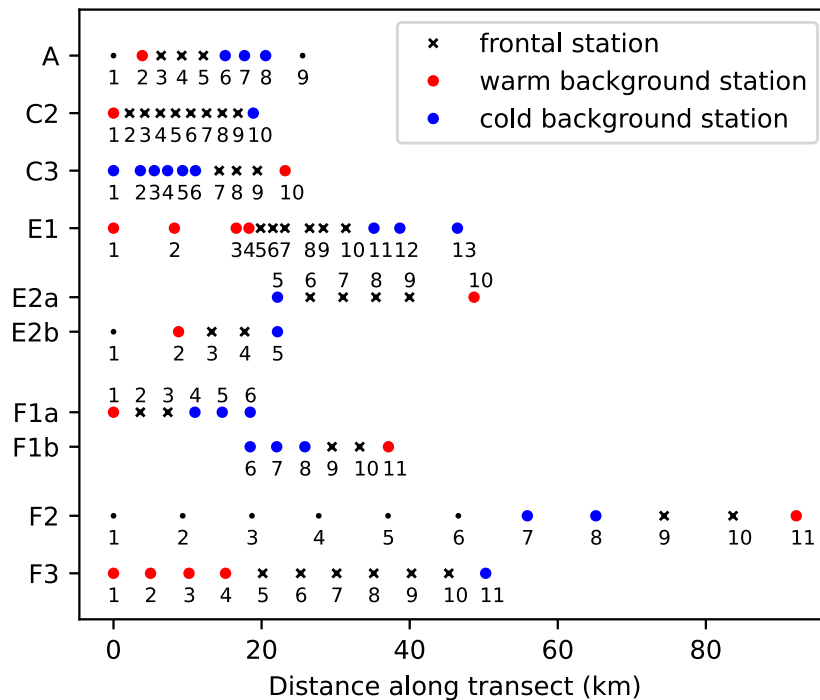


Figure 2. Number of stations and spacing between stations along each of the eight CCE-LTER transects. Stations are classified into frontal stations (black crosses), and background stations on the warm side of the front (red dots) or cold side of the front (blue dots) (see text). Note that transects E2 and F1 contain two fronts and are shown twice (E2a/E2b, F1a/F1b), once for each front, with empty circles over the second front.

automated imaging system (Gorsky et al., 2010; Ohman et al., 2012) with 100% manual validation. The analysis produced the vertically integrated abundance (number of organisms/m²) of 15 groups of meso-zooplankton. The abundances of eggs (mainly belonging to copepods and euphausiids) and nauplii (the juvenile form of copepods and other crustaceans) were also determined; the ratios of eggs or nauplii to adults is used as a proxy of secondary production.

95

The 24 individual taxa were then grouped into 7 functional groups. The functional groups were defined on the basis of their ecological and biogeochemical roles rather than size and taxonomy. For instance, diatoms were separated from the other eukaryotic phytoplankton because of their high potential for growth under nutrient replete conditions, while rhizaria and tunicates were included in the pico-grazers group because they all consume bacteria despite the former being protists and the latter metazoans. Since the different instruments provide measurements in different units, the abundances of the taxa were first converted into carbon biomass which served as the common currency, and summed to obtain the total for each group. Appropriate conversion factors were chosen according to the literature, and include carbon content per cell for flow cytometry (Garrison et al., 2000), chlorophyll:carbon ratios for HPLC (Li et al., 2010) and carbon per organism values for ZooScan (Lavaniegos

100

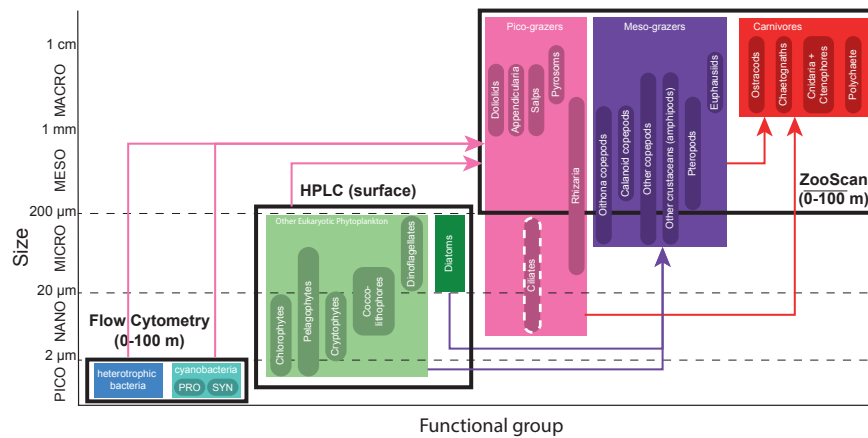


Figure 3. The 24 plankton taxa measured as part of the CCE-LTER program, sorted by size class (y-axis) and trophic group (color). Shown are the different instruments used to measure their abundance (black rectangles). Arrows represent the main predatory interactions between groups: pico-grazers consume bacteria and phytoplankton, meso-grazers consume eukaryotic phytoplankton, and carnivores consume grazers. Flow cytometry produces the abundance of heterotrophic and cyano-bacteria collected in Niskin bottles at discrete depths (about 7 levels from 0-100m). HPLC produces the concentration of 6 taxa of eukaryotic phytoplankton collected in Niskin bottles at discrete depths for the A-front and at the surface only for the other cruises. ZooScan produces the vertically integrated abundance (0-100m) of 15 taxa of zooplankton collected with a Bongo net tow. Nano and microzooplankton (such as ciliates) were only sampled in the A-front cruise (using epifluorescence microscopy) and are not part of this meta-analysis.

and Ohman, 2007). The vertically resolved data derived from Niskin bottles (flow cytometry for all the transects and HPLC for the A-front) were then vertically averaged. Thus all the data are expressed as a carbon concentration ($\mu\text{gC}/\text{m}^3$).

It should be noted that nano- and micro-zooplankton (which mainly consists of heterotrophic protists such as nanoflagellates and ciliates) were also measured during the A-front cruise using epifluorescence microscopy (Taylor et al., 2012). However, they were not sampled during the subsequent cruises and thus are not included in this meta-analysis. Cyanobacteria (PRO and SYN) were measured by both flow cytometry and HPLC; flow cytometry data were depth resolved in all transects while the HPLC data were only depth resolved in the A-front transect (the other transects only include the surface value). There are some quantitative differences between the data produced by the two methods, but the patterns are generally similar (Supp. Fig. A6 and A7). In the following analysis, we use the flow cytometry data since they are vertically resolved. Finally, pico-eukaryotes (measured with flow cytometry) were not incorporated in our analysis because they include photosynthetic and heterotrophic organisms that belong to different functional groups. The photosynthetic pico-eukaryotes were however measured independently by HPLC. Moreover, because the category includes a vast variety of organisms with a wide range of carbon content values, they could not be robustly converted to carbon biomass.

2.2 Identification of fronts

During the CCE-LTER cruises, fronts were first roughly identified using real-time satellite data of Sea Surface Temperature (SST) and Sea Surface Height (SSH) and their location and physical structure more precisely localized with a free-fall Moving Vessel Profiler (MVP, Ohman et al. (2012)). This permitted the transects to be successfully positioned in the cross-frontal direction. All transects show distinct density and/or temperature and salinity gradients, indicating the presence of a front (uppermost panels in Fig. 4). Each front is sampled by at least one station and in most cases at least three. Two of the transects (E2 and F1) crossed a cold filament and thus included two fronts, each corresponding to one boundary of the filament. These two transects were separated in two half-transects prior to analysis at the center of the filament (stations 5 in transect E2 and stations 6 in transect F1, indicated by vertical lines in Fig. 4). This led to a total of ten segments, each containing one front (Fig. 2).

Along each segment, we sorted the stations into those belonging to fronts (black crosses in Fig. 2 and Fig. 4) and those in the background, separating the cold side and warm side of the front (blue and red circles in Fig. 2, respectively). This was done on the basis of the along-transect gradients of density, temperature and salinity, averaged between the surface and 50m. Gradients were computed using central differences except at the boundaries where one-side differences were used. The distributions of density, temperature and salinity and of their gradients along the transects showed a variety of situations: the sign and intensity of the density gradients strongly varied among transects, as well as their structure (Fig. 4 and supp. Fig. A9); some fronts were clearly associated with a marked density gradients (i.e., A, E1), another was compensated i.e., there was no significant density gradient but there were marked temperature and salinity gradients (i.e., C2), others consisted of density steps (i.e., F3).

To sort the stations, we used the absolute values of the gradients and we normalized them by their averaged value along the transect (hereafter $\Delta\rho$, ΔT and ΔS are the normalized gradients and they are equal to one when the gradient is equal to the mean gradient). In order to capture the variety of situations described above, we used the following criteria to identify frontal stations and background stations:

1. Stations where $\Delta\rho > 1$ or $\Delta T > 1$ or $\Delta S > 1$ were classified as a front, unless they were at the edge of a transect.
2. Some stations have relative gradients lower than 1 but are located between front stations; these stations constitute steps of a larger frontal structure and are also classified as frontal stations. This was the case for stations 5-6 of transect C2 and station 8 of transect F3.
3. Isolated stations with strong gradients outside of the targeted frontal area were excluded from the analysis (meaning they are neither front nor background) when they were part of a separate physical structure. This was the case for stations 9 of transect A and station 1 of E2b where density variations reflect the large-scale cross-shore gradient; for station 1 of transect A which is located at the edge of the California Current, with a salinity gradient of opposite sign from the main front; and for stations 1-6 of transect F2 which are part of another filament (Supplementary text).

4. Stations where $\Delta\rho > 1$ or $\Delta T > 1$ or $\Delta S > 1$ located at the edge of a transect where classified as background in order to provide at least one point of comparison with the other front stations of the transect. This was the case for station 11 of transect F3, station 1 of half-transect F1a, station 5 of half-transect E2b and station 1 of transect C2.

5. All remaining stations where classified as background.

Within background stations, we then identified those located on the cold (resp. warm) side of each front. Finally, we identified the central position of the front (in km) and the width of the front, defined as the number of front stations multiplied by the resolution of the transect (in km).

2.3 Front enhancement factor

We quantified the biological effect of each front by measuring a Front Enhancement Factor (FEF) for each plankton taxon, as well as for total phytoplankton biomass and Chl-a fluorescence. The front enhancement factor was computed when there was a biomass peak at the front, and was undefined otherwise. A peak at the front implied that the taxon has an extremum in biomass (maximum or minimum) at one of the front stations, relative to values on both sides of the front. We defined the front enhancement factor as the relative difference between the peak biomass at the front and the average biomass in the background stations surrounding the front:

$$FEF = \frac{F_{peak} - \bar{B}}{\bar{B}} * 100 \quad (1)$$

where F_{peak} is the biomass extremum among frontal stations (minimum or maximum) and \bar{B} is the average biomass of the background stations (including cold side and warm side).

2.4 Identification of biomass peaks

Along each transect, taxa exhibited large changes in their biomass at the scale of a few stations, with clearly recognizable peaks (Fig. 4 and Supp. Fig. A11,A12 and A13). We detected these biomass peaks (minima or maxima) along each transect, their position (center of the peak) and their width. It is important to note that the biomass peak detection and the location of the physical fronts are made independantly from one another, the latter on the basis of the along-transect distribution of density, temperature and salinity, the first on the basis of the along transect distribution of the biomass of taxa. We compared the location of the biomass peaks with the location of the physical front. We measured the difference between their positions (in km), with the sign indicating whether the biomass peak is on the warm side of the front (positive values) or the cold side (negative values). Most biomass peaks were located over front stations, but some were outside of the fronts.

2.5 Regional context

Each front was placed in a larger regional context by using satellite data of Sea Surface Temperature (SST), Chlorophyll and Sea Surface Height (SSH) provided by the Copernicus Marine Environment Monitoring Service (<https://marine.copernicus.eu/>).

We used the SST and Chlorophyll 4 km daily "cloud-free" (space-time interpolated) products distributed by OSTIA (<https://doi.org/10.48670/moi-00165>) and GlobColour (<https://doi.org/10.48670/moi-00281>), respectively. We used the SSH product (<https://doi.org/10.48670/moi-00021>) from the ERA global reanalysis at 8 km resolution.

180 We detected SST fronts by detecting large values of an Heterogeneity Index computed from SST data over windows of 20 km size (methods of Liu and Levine (2016); Haëck et al. (2023)). Stirring structures and regions of convergence were identified using backward in time Finite Size Lyapunov Exponents (FSLE) computed from horizontal velocities combining geostrophic currents derived from altimetry and Ekman currents derived from wind-stress data (Chabert et al., 2021). Water age, defined as the time elapsed since a parcel of water left the coast (defined as the 500 m isobath), was computed by advecting water
185 parcels backwards until they reach the coast (Chabert et al., 2021). Snapshots of these satellite-based products at the time of each transect are shown in supp. Fig. A1 A2 A3 A4, and videos of their evolution over 6 months are available as digital supplementary material.

3 Results

In the next sections, we first describe the composition of the frontal community (i.e., the presence and intensity of biomass
190 peaks at the front for the various plankton taxa using the enhancement factor) and then its spatial organization across the fronts (in terms of width of the peaks and position along the transect relative to the density gradient).

3.1 Biomass enhancement at fronts

3.1.1 Variability between fronts

We find that while plankton communities are generally enhanced at fronts, this effect is not uniform across either the plankton
195 groups or the fronts. In particular, front C3 represents an extreme case with no frontal enhancement of the total biomass and the majority of individual taxa. Such fronts are deemed "transition fronts" in contrast with the "peak fronts" that do have an enhanced frontal community with maxima of the total phyto- or zooplankton (Fig. 5).

We find that some trophic groups have more consistent behaviors than others : diatoms and pico-grazers are almost al-
ways strongly enhanced at every front, heterotrophic bacteria and other phytoplankton are generally weakly enhanced, while
200 meso-grazers and carnivores are only occasionally strongly enhanced. However, the examination of these changes at a finer taxonomical resolution reveals that only a few of the taxa constituting these groups (such as diatoms, copepods, rhizarians, appendicularians, chaetognaths and polychaetes) are systematically enhanced. Most of the other zooplankton taxa have very intense peaks at only a few fronts (doliolids, euphausiids, pteropods, other crustaceans, cnidarians and ostracods), while the responses of the rest of the phytoplankton (diatoms excepted) tend to be more variable (alternatively increasing or decreasing
205 depending on the front) and less intense.

2. ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHES OF PLANKTON COMMUNITIES DRIVEN BY TRANSPORT AND TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS

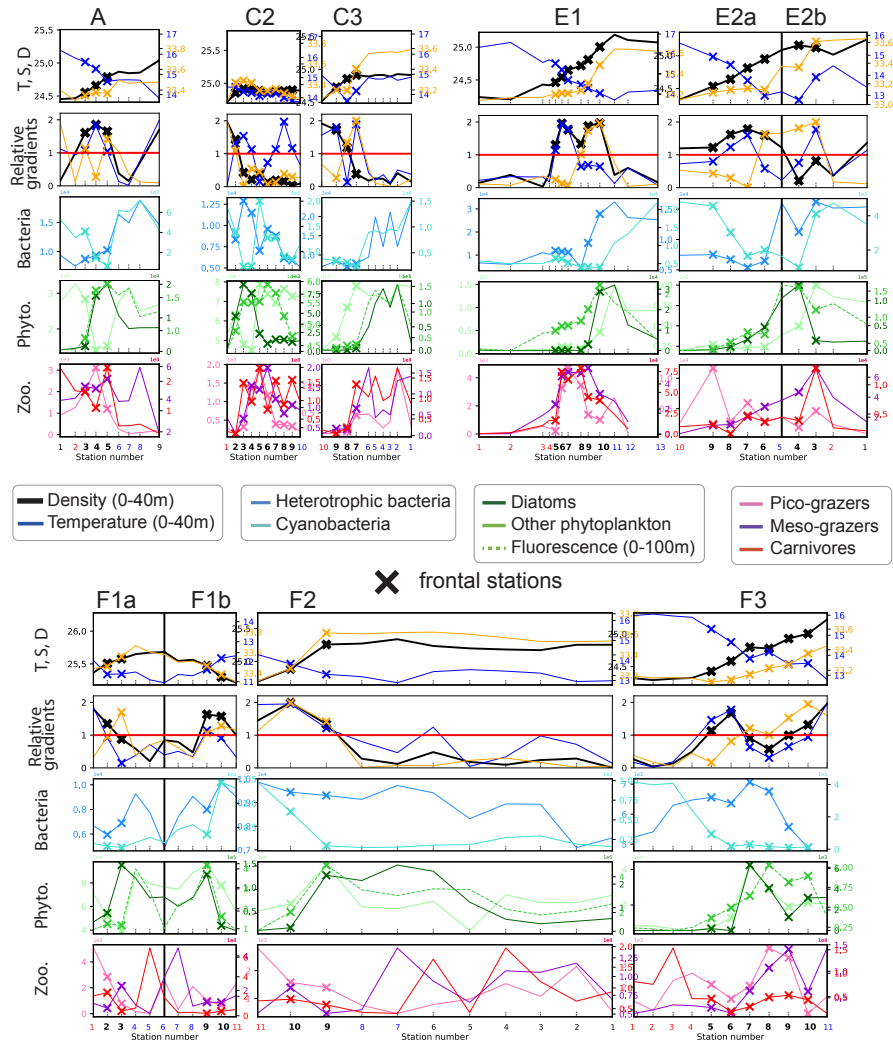


Figure 4. Distribution of density, temperature and salinity (first row), density, temperature and salinity relative gradients (second row), and the biomass of the seven plankton groups and fluorescence (third, fourth and fifth rows), along the 8 transects. Frontal stations are represented with crosses; and the station number is written at the bottom of each panel in bold for frontal stations, red for warm background stations and blue for cold background stations. The center of the filaments in transects E2 and F1 is indicated with a black vertical line. The relative gradient threshold used to define frontal stations is indicated with a red horizontal line. The same scale is used along the x-axis for all transects. The same grid-spacing is used along the y-axis for density, temperature, salinity across all transects; and different scales are used for biomass.

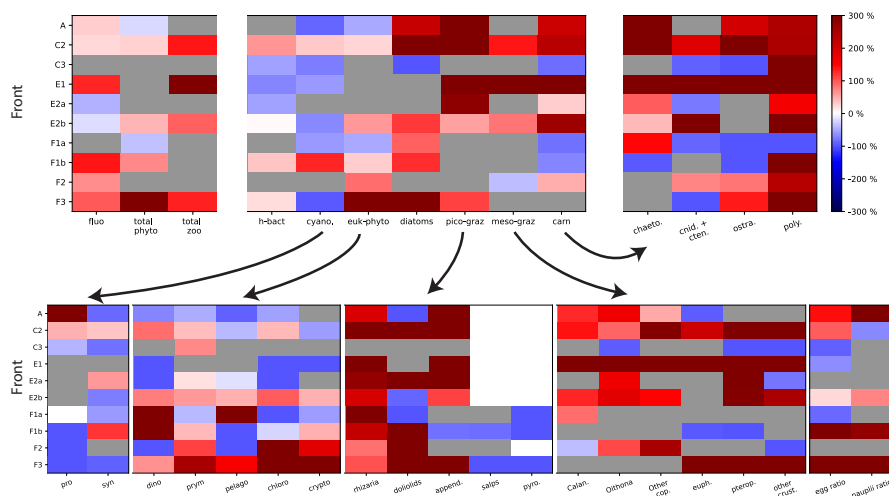


Figure 5. Front enhancement factor of the plankton community for the 10 fronts sampled. Grey boxes indicate transition fronts: in such cases there is no enhancement at the front and the factor is undefined. Red and blue boxes indicate the intensity of the enhancement at the front: a species more abundant at the front than in the background is shown in red (positive enhancement factor); a species less abundant at the front than in the background is shown in blue (negative enhancement factor). The ten fronts are organized along the Y-axis, and the plankton along the x-axis. The first array shows the total biomass for phytoplankton, for zooplankton and the fluorescence. The second array shows the seven functional groups. The other arrays show each individual species constitutive of each group. The last array shows the early stages of copepods and auphausiid.

3.1.2 Modification of the taxonomic structure at peak fronts

At peak fronts, there is a maximum of either Chl-*a* fluorescence, or total phyto- or zooplankton biomass (Fig. 5, top left panel). However, the behavior of the individual trophic groups is not always that of the total, which implies that the signal of the total biomass can mask differences at finer taxonomical resolution. In some cases, the differences are simply in the intensity of the enhancement : for instance, at front C2 diatoms have a much stronger response than the other phytoplankton types. In other cases however, different groups can have completely diverging behaviors. For instance, at front E1, the enhancement of the total phytoplankton (visible in the fluorescence enhancement) masks a minimum of cyanobacteria, which represent less than 0.1% of the total biomass. At front A, the total zooplankton signal ("transition") is dominated by the most abundant group, the meso-grazers, whose "transition" masks the peaks of the pico-grazers and carnivores. But at front A, instead of one phytoplankton group dominating the total, the total is the balance of opposite tendencies of the various phytoplankton groups; Thus the maximum of diatoms and the minimum of the other phytoplankton results in a transition for the total.

At an even finer taxonomical resolution, the signal of a trophic group can also mask differences between the individual constituent taxa. This is particularly important because taxa belonging to the same trophic group have similar ecological roles and are expected to have similar responses to variations of their food supply. For instance, in the A-front, copepods and

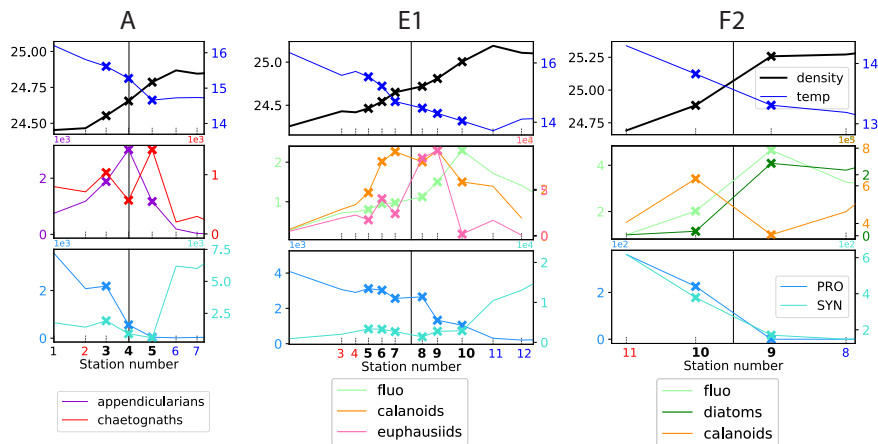


Figure 6. Distribution of physical and biological properties across three of fronts. The first row shows the physical structure of the fronts (temperature and density). The second row illustrates the fine scale spatial variability of the biomass peaks among two functionally different taxa (chaetognaths and appendicularians, front A), among functionally similar taxa (copepods and euphausiids, E1) and among prey and predator taxa (fronts E1 and F2). The third row illustrates the segregation of cyanobacteria on either side of the fronts ("transition"). Frontal stations are indicated by crosses; the stations on the warm and cold side are written in red and blue, respectively. The vertical line shows the middle of the frontal stations, defined with the density gradient. The same grid spacing is used for the x-axis of the three fronts.

220 euphausiids have a maximum and a minimum, respectively, despite the fact that both of them can consume diatoms (which also have a maximum).

3.2 Cross-frontal patchiness

In this section, we examine whether biomass peaks are aligned with the density gradient or shifted toward the warm or the cold side of the front. We investigate the variability across fronts and across plankton taxa : are the peaks of all taxa aligned with the density gradient peak ? Does a single taxon have peaks with similar characteristics for all the fronts ?

230 Examination of the data along all high-resolution transects reveals that there is variability at a very fine scale (up to 1-2 km), i.e., between consecutive stations : biomass peaks of different taxa frequently occur at different stations, on different sides of the front and have different widths (figure 6 and suppl. Figs A11,A12 and A13). Importantly, these different patterns among taxa concern taxa with a variety of ecological relationships, including prey/predator, competitors (i.e., taxa with similar ecological roles belonging to the same functional group), and taxa with no direct interaction. These three cases are illustrated in figure 6 with diatoms/copepods and diatoms/euphausiids for the prey/predators (fronts E1 and F2, middle and right panel), copepods/euphausiids (both meso-grazers that consume large phytoplankton) for the competitors (front E1, middle panel) and appendicularians/chaetognaths for the taxa with little direct interaction (front A, left panel). In all of the cases, the peaks differ in location and widths.

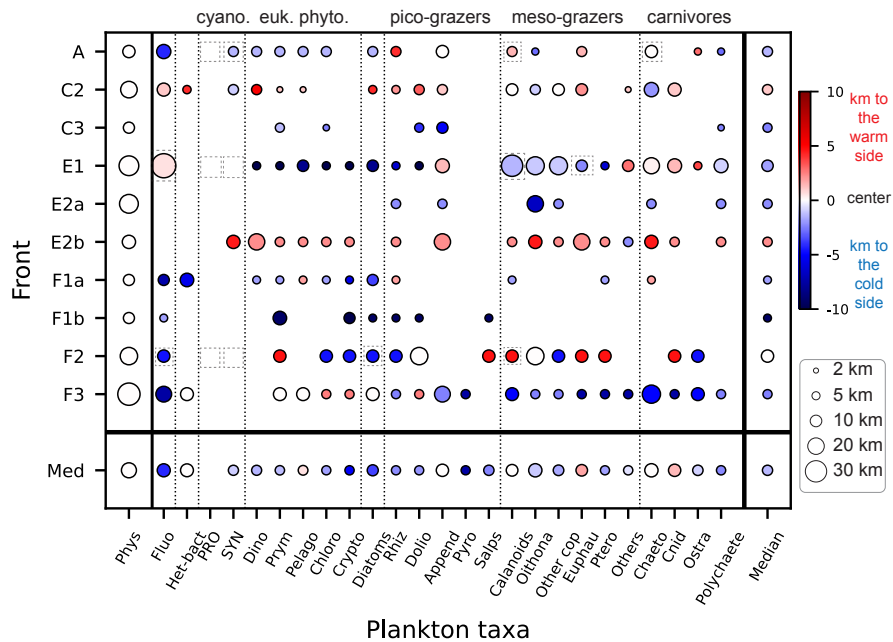


Figure 7. Size of the plankton biomass peaks, relative to the size of the front in the cross-front direction. The colorscale indicates the position of the biomass peaks relative to the center of the physical gradients (km) : positive values (red) mean that the biomass peak is shifted toward the warm side of the front and negative values (blue) mean that the biomass peak is shifted toward the cold side of the front. The size of the circle indicates the width of the peaks. The absence of a circle indicates the lack of a biomass peak ("transition" behavior). Dashed squares highlight the taxa presented in detail in fig. 6

235 Figure 7 compares the position and width of the biomass peaks and density gradients for each front and each taxon. We find that wide physical fronts (such as E1 and F3) can be associated with both narrow and wide biomass peaks while narrow fronts (such as A and C2) tend to be associated with narrow biomass peaks. Importantly, the physical scale of the front (width of the density gradient peak) is always wider than the biological scale of the fronts (width of the biomass peaks). The position of the biomass peaks is highly variable depending on the front. Over most fronts, plankton taxa are shifted toward the cold side (fronts A, E1, F1a, F1b), but over front (C2) they are shifted toward the warm side, and in two cases (F2 and F3) taxa are evenly split between the warm and cold side; plankton taxa are aligned with the density gradient in only one fronts, E2b, which is a narrow front with only one station for both the density and biomass peaks. Furthermore, individual taxa do not have systematic behaviors; they can peak on the warm or cold side, and have large or narrow peaks, depending on the front.

245 It should also be noted that some biomass peaks are shifted so far from the density gradient peak that they are located among the background stations. These peaks (such as the diatom peak in front E1 or the fluorescence peak in front F1a) were thus missed entirely in the computation of the peak enhancement factor.

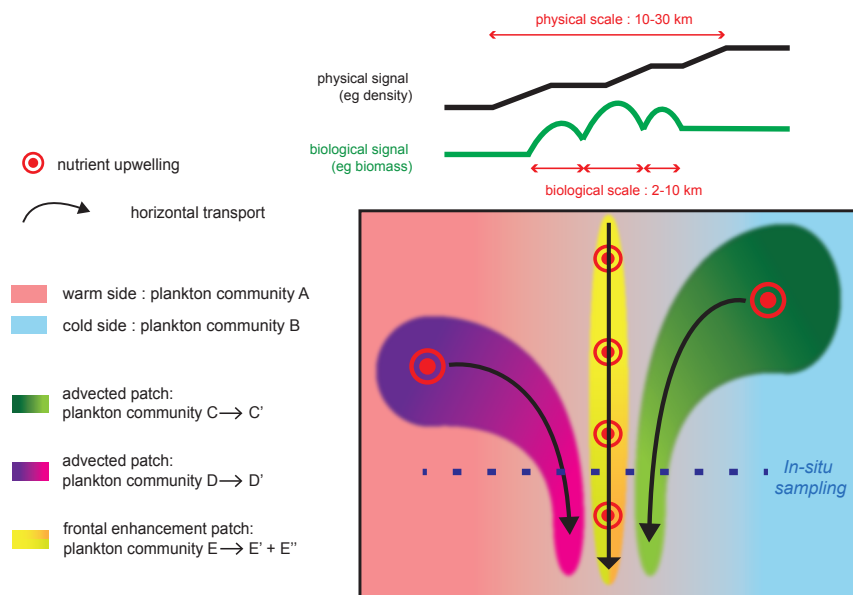


Figure 8. Schematic representation of the processes driving changes in community structure and fine scale cross-frontal patchiness at fronts. Black and green lines on top of the figure show the cross-front distributions of density and biomass; the physical signature is generally wider than the biological peaks, although the density or temperature gradients can increase in small steps. The green and purple plankton community mature as they are transported horizontal currents and converge at the front. Nutrient injections at the front stimulate plankton growth; the different conditions experienced by plankton (nutrient supply, light, temperature, biotic interactions) can create different communities toward the warm (yellow to green gradient) or cold side (yellow to orange gradient).

4 Discussion

4.1 How common are biomass enhancements at fronts ?

We find that seven out of the ten fronts included in this meta-analysis are associated with an enhanced biomass of phytoplankton and zooplankton, showing that fronts are generally more than simple barriers between plankton communities, and often support a specific frontal plankton community. This is consistent with a glider study of 154 fronts in the CCE-LTER region where Powell and Ohman (2015) found frequent front-related enhancement of Chl-a and mesozooplankton acoustic backscatter. However, it is possible that these "peak fronts" are over-represented in this dataset because the cruises specifically targeted intense and stable structures that are the most likely to be associated with a strong ageostrophic circulation and thus with biomass enhancements. A counter-exemple to our finding was presented by Tzortzis et al. (2021), who investigated the biological effect of less energetic fronts in the Mediterranean sea and found that they were mostly boundaries between distinct phytoplankton taxa.

The detected biological enhancements over CCE-LTER fronts was made possible by the high across-front resolution of the sampling. Indeed, horizontal spacing between two adjacent stations along the CCE-LTER transects resolved cross-frontal patchiness, with only the coarsest transect (F2, resolution of 8 km, Fig. 6c) at the limit. Our results clearly showed that biomass peaks are thinner than the front and could have easily be missed with a coarser sampling. However, it is also possible that structures at an even finer cross-frontal scale exist : for instance, Chekalyuk et al. (2012) showed the presence of a patch of *Synechococcus* only 100m wide in the A-front using continuous shipboard measurement that was missed in the CTD transect.

One limit of the CCE-LTER data set is that HPLC samples were only analyzed at the surface for most of fronts, which did not allow the detection of peaks when they were in the subsurface. Nevertheless Chl-a fluorescence measurements, which were conducted continuously during each CTD profile, provided useful and complementary information on the vertical structure of phytoplankton despite their low taxonomic resolution. For instance at front F2, there was no visible HPLC-surface diatom peak but there was a peak in the vertically integrated Chl-a fluorescence (right panel in fig. 6), suggesting that the biomass enhancement was likely at subsurface. In other cases, we noted that some of the phytoplankton peaks detected by surface measurements were horizontally shifted from the vertically integrated values of both zooplankton and Chl-a fluorescence (e.g. fronts E1 and F3). Indeed, vertical profiles of Chl-a fluorescence revealed that chlorophyll layers were tilted (Supp. fig. A5), which can explain both the horizontal shift and the wider scale of the vertically integrated peaks. Tilted layers are commonly found in frontal structures and are indicative of the vertical ageostrophic circulation generated during frontogenesis (de Verneil et al., 2019). In addition, a finer vertical resolution than achieved in CTD transects might be necessary to fully resolve the vertical structures. Indeed, the use of the MVP at the E-front revealed the presence of very fine vertical layers (1-10m) in the chlorophyll-a and salinity distributions (de Verneil et al., 2019) that were only partially resolved with the Niskin bottle data, which were collected with a vertical resolution of 10-20m). Moreover, the use of an in-situ imaging system in towed instruments similarly revealed heterogeneities in the zooplankton distribution at scales of a few meters (Ashjian et al., 2001).

This dataset provides a snapshot view of the planktonic ecosystem but cannot capture their time evolution. Thus, our estimates of frontal enhancement might not be representative of the mean amplification over a longer period of time. Spatio-temporal variability at fronts may result from three factors : first, frontal communities may not at equilibrium because the nutrient supply is intermittent. For example, the C3-front does not have a biomass enhancement despite the presence of a very intense density gradient. One explanation for this paradoxical situation is the delay between the onset of the nutrient injection and the accumulation of phytoplankton and zooplankton biomass. If the transect had been conducted a few weeks or maybe even a few days later, biological enhancements might have been detected.

Second, fronts are constantly being displaced by the horizontal circulation (which is particularly intense in the CCE) and their location can change quickly and unpredictably. It is thus difficult to follow the evolution of a front over a few weeks. The 2012 cruise attempted to do this by performing two transects (E1 and E2) at the same coordinates 2 weeks apart. However, the physical seascape shifted in the interval because of the unexpected arrival of a coastal filament, which resulted in two different structures being sampled in the two transects (Supp. Fig. A3 and videos). This example highlights the need to follow in real-time the evolution of water masses before choosing the location of a transect. This requires real-time Lagrangian analysis of satellite data (e.g., using the SPASSO software as in Tzortzis et al. (2021)).

Third, water is advected quickly along the fronts : frontal jets often have velocities of 0.5m/s, i.e., about 50 km/day. The composition of a plankton community at a given transect site thus depends on the conditions upstream of the front and the history of the water masses. Specifically in the CCE, the horizontal circulation connects fronts with the coastal upwelling zone, whose intensity strongly varies over only a few days. These short upwelling pulses can generate chlorophyll patches that are then advected away from the coast by mesoscale eddies and frontal jets, and can result in along-front patchiness (Gangrade and Franks, 2023).

4.2 What does the taxonomic structure tell us about the driving processes ?

In "transition fronts", the composition of the frontal community can be explained by simple cross-frontal mixing between communities on the warm side and cold side, respectively. In contrast, the specific community encountered in "peak fronts" requires additional processes capable of selectively increasing the biomass of some groups, such as local growth, transport from a more productive region, and/or biotic interactions (Fig. 8).

We found that the enhancement of total biomass is associated with a modification of the community structure. This implies that different taxa respond in different ways to frontal dynamics. In particular, we examined the behavior of rarer taxa that are masked by the dominant groups when only the total chlorophyll or the total particle count are measured. Importantly, we found that two taxa with similar ecological roles within a trophic group can have different responses at fronts.

We found that many taxa of both phytoplankton and zooplankton are almost systematically associated with fronts. While this behavior is well-known for some of them (particularly diatoms (Franks, 1992; Claustre et al., 1994; Yoder et al., 1994; Allen et al., 2005; Ribalet et al., 2010; Carreto et al., 2016), copepods (Boucher, 1984; Thibault et al., 1994; Derisio et al., 2014) and gelatinous zooplankton (Graham et al., 2001; Luo et al., 2014)), the effect of fronts on other taxa have only been investigated very occasionally (e.g., Capitanio and Esnal (1998) for appendicularians).

The most intuitive explanation for the high abundance of these groups is increased growth in response to the supply of nutrients. Most of the fronts included in this analysis are relatively stable, and the physical structures underlining them (SST or SSH gradients and FSLE ridges) are generally visible on satellite images at least a few weeks before each transect was conducted, depending on the cloud cover (supp. videos). Such timescales, in principle, are long enough to support the local growth of phytoplankton and most meso-zooplankton in response to the frontal vertical circulation. But a causal link is difficult to establish because of the large uncertainties associated with the estimation of the time elapsed since the frontal gradient intensified and with the reproduction rates of zooplankton. It should be noted that injections of nutrients at fronts should only produce an increase of the growth rates if the phytoplankton population is nutrient-deprived, which is not the case for every front (Supp. Fig. A10). Interestingly, however, the "younger" fronts (F1-F2, which can only be identified on satellite images for a few days before the transects) show less zooplankton enhancement than the other fronts. The zooplankton taxon with the fastest reproduction rate, the appendicularians, is also the one most strikingly enhanced at fronts (Fig. 5). However, we cannot rule out the possibility that peaks of both biomass and secondary production are attributable to advection along the front of a more productive water mass. The elucidation of the relative importance of these two processes requires taking into account the history of the water masses by adopting a Lagrangian perspective.

Finally, the third process - biotic interactions - may explain some of the differential responses among plankton groups. Indeed, we found that many phytoplankton taxa other than diatoms often have lower abundances at fronts than in their surroundings. A recent modelling study offers a possible mechanism which could explain this observation : Mangolte et al. (2022) showed how two competitive processes can be intensified by the frontal conditions, resulting in lower abundances of cyanobacteria and coccolithophores : community shading (reduced growth rate because of light competition with another phytoplankton group located higher in the water column) and shared predation (increased grazing losses because of a shared predator with another group). However, it should be noted that the decrease of some of the phytoplankton groups was not shown in additional measurements made in the A-front with a different methodology (epifluorescence microscopy). The minima of prymnesiophytes and dinoflagellates HPLC-derived biomass were either much reduced or absent from the microscopy measurements (Fig. A8). One explanation is that the pigment composition of these groups was different at the front, possibly as a result of a change at the species level, and was interpreted as a lower abundance by the HPLC methodology (which relies on the assumption of a constant pigment composition). Another explanation is that the cell counts produced by the epifluorescence microscopy semi-automated system underestimated the abundance of these groups outside the front, possibly also as a result of a modification of the species assemblage at the front. Both explanations suggest that a higher level of taxonomical resolution (up to the species level, for instance provided by genomics) may be necessary to go further in our understanding of the effect of fronts on phytoplankton communities.

In the case of cyanobacteria, a shared predation mechanism involving heterotrophic bacteria as the competing prey and nano-zooplankton (heterotrophic nanoflagellates and ciliates) as the common predator was introduced by Goericke (2011) and later termed the "enhanced microbial loop" by Taylor and Landry (2018). In these studies, this mechanism was invoked to explain large scale patterns of phytoplankton community structure (for instance between productive coastal waters and oligotrophic offshore waters at scales of 100s of km); here we suggest that it could also play a role at much smaller scales (1-10 km, i.e., between productive frontal waters and an oligotrophic background). In the enhanced microbial loop framework, the elevated POC concentration (such as detritus or faecal pellets) and associated microbial activity leads to an increase of nano-flagellate predation on both heterotrophic and cyanobacteria, ultimately resulting in a decrease of the abundance of cyanobacteria. Indeed, Samo et al. (2012) showed that the growth of heterotrophic bacteria is elevated in the A-front, and attributed the absence of a similarly elevated biomass to viral lysis. We also suggest that the shared predation could be mediated by appendicularians in addition to nano-zooplankton. Appendicularians are also likely to play a particularly important role in the top-down regulation of bacteria because their extremely high growth rates allow them to react quickly to an increase in their food supply (Capitanio and Esnal, 1998). Many of the other fronts in our meta-analysis similarly have a moderate increase of bacteria and a very high increase of appendicularians; however the omission from the measurements of nano-zooplankton (heterotrophic nanoflagellates and ciliates) prevents us from drawing conclusions on the relative importance of the two trophic pathways, limiting our understanding of the biotic processes regulating plankton communities at fronts.

Thus, in the CCE-LTER fronts, the plankton community structure is likely regulated by the coupling of transport and biotic interactions, including both bottom-up (growth in response to nutrient injections) and top-down (elevated grazing pressure) processes.

4.3 What does the spatial structure tell us about the driving processes ?

We found that there is cross-frontal patchiness at scales smaller than the front (Fig. 8): biomass peaks (2-10 km) are narrower than physical fronts (10-30 km) and they are shifted toward the cold side (more commonly) or the warm side by up to 10 km.

365 Furthermore, the peaks of different plankton taxa can have different positions along the transect and different widths.

The fine scale cross-frontal patchiness suggests that there are processes capable of spatially decoupling the biomass of different plankton taxa, creating multiple adjacent communities rather than a single "frontal plankton community". Importantly, the spatial decoupling is affecting closely interacting taxa (such as competitors and prey/predators) that are expected to remain together in a purely bottom-up scenario.

370 Therefore, additional processes such as advection by currents and biotic interactions, are necessary to explain the observed patchiness. Two scenarios could explain how such different communities could be located in such proximity (Fig. 8). First, these communities could have been generated in remote locations and brought together by the converging horizontal circulation. The different taxonomic structures would be caused by the different environmental conditions (such as the date and intensity of the nutrient supply) experienced by the water masses. The analysis of water mass trajectories supports this scenario at the E-front
375 (de Verneil et al., 2019), while a cursory examination of satellite data suggests that it is also the case in some of the other fronts in this analysis (most notably C2, supp. Fig. A2).

Second, an initially homogeneous frontal community could have evolved in different ways because of differences in the environmental conditions across the frontal gradient. These differences could involve the nutrient supply : the frontal injection of nutrients is theoretically located on the warm side because of the direction of the ageostrophic frontal circulation, and
380 meanders of the fronts can create a geostrophic pumping of nutrients on either side (Oguz et al., 2015; Lohrenz et al., 1993). They could also be related to differences in stratification and temperature, which can influence a variety of biotic processes from the growth rates of phytoplankton to the vertical migration (DVM) of zooplankton and the prey-predator encounter rates. The patchiness can be maintained at a very fine scale (a few kilometers) as long as the timescale of these biological processes is faster than turbulent mixing.

385 5 Conclusions

In this study, we describe the taxonomic structure and fine scale spatial organization of plankton communities across ten fronts in the California Current Ecosystem upwelling region. The hypothesis of frontal nutrient injections explains the predominance of diatoms at fronts, but needs to be supplemented by other processes to explain the differential responses of the other plankton groups and the cross-frontal patchiness. By improving the horizontal and the taxonomic resolution, we gain a more complete
390 view of fronts as complex structures driven by the coupling of physical and biological processes.

The understanding of the role of fronts on marine ecosystems by empirical means can be improved in two ways. Firstly, frontal communities should be sampled at appropriate horizontal, vertical, taxonomic and temporal resolution. While many instruments can achieve excellent performance at one scale, the challenge lies in simultaneously increasing all the dimensions of resolution, which can be achieved by strategically combining multiple shipboard and autonomous instruments. Secondly,

395 the quantification of production and transport rates is extremely helpful in order to evaluate the role of the various processes. This can be achieved by in-situ measurement of the growth and grazing rates and the adoption of a Lagrangian perspective.

The elucidation of the structure of frontal ecosystems and of the processes driving them should then allow the development of parametrizations in order to include fronts in global climate models and fishery management models and evaluate their contributions to the cycling of matter and energy in the ocean.

400 *Code and data availability.* The original datasets are available on the CCE-LTER database (<https://oceaninformatics.ucsd.edu/datazoo/catalogs/ccelter/datasets>) and at the Environmental Data Initiative site (<https://edirepository.org/>). The code used to perform the analysis and the data in netCDF format are available at <https://doi.org/10.5281/zenodo.7734963>

Video supplement. Videos corresponding to the snapshots of Figs A1, A2 , A3 , and A4 extended to 3 months before and after the transects are available as supplementary material

405 **Appendix A: Description of the structure and context of the fronts**

The following sections describe the regional context of each of the four cruises and the physical structure of each transect. We present the transect CTD data (Fig. 4 and vertical distribution in Supp. Fig. A9) and we reconstitute the evolution of the frontal structures in the weeks before and after the transect date by visually examining satellite data (Supp. Figs. A1-A2-A3-A4 and videos).

410 **A-front**

In October 2008, an SST front named the "A-front" was identified and sampled in a single 25 km transect consisting of 9 stations spaced by about 3 km. The data from this transect, along with other measurements taken during the cruise, were extensively analyzed (including the physical and ecological properties of the front, from bacteria to fishes) and published in a series of papers (see Landry et al. (2012) for a summary of the results).

415 Transect A crossed an isolated, narrow front (the A-front), clearly marked by steep density and temperature gradients at stations 3-4-5 (forming a front about 5 km wide, Fig. 6a). It separates warm waters on the south side (stations 1-2) from colder waters on the north side (stations 6-7-8). The A-front is located just north of the California Current, which is characterized by a subsurface minimum of salinity visible in station 1 (Supp. Fig. A9). Satellite data (SST and water age, supp. Fig. A1 and videos) show that the A-front was sharpened about 3 weeks before the transect was conducted, when the arrival of a mass of upwelled
420 water from the north suddenly intensified the north-south temperature gradient. An anticyclonic eddy also developed on the south side of the front as the gradient intensified. In-situ velocity data and the results of numerical simulations showed that the A-front is associated with an eastward, along-front geostrophic current and a vertical cross-frontal ageostrophic circulation

supplying nutrients to the euphotic zone (Li et al., 2012). The A-front is about 200 km long and remained nearly stationary for months after the cruise, suggesting that its ecological impacts could be significant.

425 **C-front**

In July 2011, a frontal structure was identified and named the "C-front" because it crosses the California Current. Three transects were conducted : the first transect, C1, was initiated before the precise location of the front was known from the MVP survey and was quickly aborted because it did not adequately capture the front; it is not included in the present study. C2 and C3 were then conducted, both include 10 stations over about 20 km, with a spacing of about 2 km. The distribution and biogeochemical properties of diatoms were investigated in Krause et al. (2015) and Brzezinski et al. (2015).

430 Transect C2 crossed a weak thermal front separating a warm-core anticyclonic eddy on the west (offshore) from colder waters on the east (inshore). The transect is relatively short compared to the width of the front, and barely samples the cold and warm sides (Supp. Fig. A9). Notably, the temperature variation, although weak, is not uniform across the front: the temperature gradient is largest at stations 3 and 8, with a step of virtually constant temperature at stations 5-6-7. Also notably, the temperature gradient is strongly compensated by the salinity, resulting in a low density gradient. The SST and SSH signature of the eddy are visible at least 3 months before and 3 months after the transect (supp. Fig. A2 and videos), suggesting that this frontal structure is relatively stable. Satellite data show the presence of a geostrophic current flowing south around the anticyclonic eddy, transporting water of coastal origin; the water age analysis shows that this water left the coast about 6 weeks before the transect.

440 Transect C3 crossed a very intense salinity front aligned with an extremely narrow cold filament (stations 7-8-9), delimited by two thermal fronts at the filament's boundaries (Supp. Fig. A9). The complex salinity and temperature distributions lead to some thermohaline compensation (particularly on station 7), but a clearly defined density front is visible on stations 8-9-10. The presence of clouds and the resolution of the satellite data make it difficult to identify precisely the structure sampled and the origin of the water. However, a reasonable hypothesis would be that a strong geostrophic front, driven by salinity, generated a horizontal current which advected the cold filament along the salinity front.

E-front

In August 2012, a frontal structure at the boundary between two eddies, identified in SSH images, was named the "E-front" (with E for eddy) and sampled in two transects, E1 and E2, which are both 50 km long and were conducted at the same coordinates two weeks apart. The resolution of E1 varies from 2 to 5 km, with stations more closely spaced in the center of the transect, while E2 has a constant spacing between station of 5 km. The horizontal and vertical circulation at the E-front were investigated by De Verneil and Franks (2015); de Verneil et al. (2019); Stukel et al. (2017) with a Lagrangian analysis and a model, respectively. Bednaršek and Ohman (2015) examined the distribution of shelled zooplankton across the front.

455 Transect E1 crossed a front in temperature and density between a warm anticyclonic eddy on the west (offshore) and a cold cyclonic eddy on the east (inshore). The frontal region is a wide area of steep temperature and density gradients (stations 5 to 10, with a width of about 20 km) separating warm, fresh water (stations 1-4) from cold, saltier water (stations 11-13). As noted

by previous studies, the geostrophic jet flowing south along the front is the convergence of water masses of different origins, some from upwelling sites to the east and north of the transect zone, and some from offshore (de Verneil et al. (2019); Gangrade & Franks, in review). The water age analysis also shows water parcels of different origins in the frontal region, including some that left the coast 6 weeks and some 10 weeks before the transect. This front is a relatively stable structure, the 2 eddies remain
460 mostly stationary for about 2 months before and 1 month after the transects.

Despite being conducted only two weeks later at the same coordinates, the E2 transect crossed a different frontal structure because the two eddies and the E1 front were pushed offshore by the arrival of a coastal filament transporting recently upwelled water. This coastal filament (which is approximately 30 km wide) originated at an upwelling site east of the transect about 3 weeks earlier (Fig A3 and supplementary videos) and was transported anti-clockwise around a cyclonic eddy located east of
465 the transect. The cold filament is aligned with a very intense salinity front, which leads to some thermohaline compensation on station 3. However two separate density fronts are visible, mainly driven by the two thermal fronts which separate the cold filament waters (stations 4-5-6) from the warmer waters outside of it (9-10 and 1-2): front E2a (stations 6-7-8) is the western edge of the filament and front E2b (station 3) correspond to its eastern edge. At the time of the transect, 3 water masses of different ages were present in the frontal region : young filament water (20 days old), older filament water (40 days old) and
470 very old water trapped inside the eddy (3 months old). A likely scenario for the formation of this structure is the advection of recently upwelled water (the "young filament) along the geostrophic salinity front.

F-front

In June 2017, a coastal filament (the Morro Bay filament) transporting cold, recently upwelled and productive water offshore (Zaba et al., 2021) was identified and 3 transects were conducted across it. The fronts separating the cold filament water and
475 the warmer water around it are collectively named the F-fronts. F1 is the closest to the shore, followed by F2 (10 days later) and then F3 (5 days later). F1 and F3 have a high resolution, similar to the previous cruises, while F2 is much longer and has a lower resolution of about 8 km.

Transect F1 crossed the entire filament and contains two fronts which correspond to the two edges of the filament : front F1a on the southern edge (stations 2-3) and front F1b (stations 9-10) on the northern edge. For both fronts, the cold side is the core
480 of the filament (stations 4-8) and the warm side is outside the filament (stations 1 and 11). There is a complex thermohaline structure associated with the filament and the fronts, with steps in temperature that do not translate to the density structure, such that the frontal stations are better seen on the density structure.

Transect F2 also crossed the entire coastal filament, however the front forming the southern edge of the filament (around stations 5-6) is weaker and compensated in density and was not included in the analysis. Stations 1-5 are part of an older
485 filament which left the coast about 40 days before the transect (in contrast to the main filament, which left the coast less than 20 days before the transect). The F2 front thus corresponds to the northern edge of the main filament and is well defined by the elevated temperature and density gradients at stations 9-10-11. The warm side is outside the filament (station 11) and the cold side is inside (stations 7-8).

2. *ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHEs OF PLANKTON COMMUNITIEs DRIVEN BY TRANSPORT AND TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS*

Transect F3 crossed a wide region of strong temperature and density gradient (stations 5-11, 30 km width), corresponding
490 to a transition between warm offshore waters (stations 1-5) and colder waters (station 11). These colder waters left the coast
east of the transect 3 weeks before the F3 transect was conducted (Fig. A4). Similarly to the C2 and F1a fronts, the temperature
along F3 varies in steps, with stretches of flat gradient within the wide frontal region (in stations 7-8-9). The FSLE and water
age analysis suggest that this frontal region contains a narrow stirring filament transporting older coastal water (6 weeks) in a
trajectory parallel to the main coastal filament. The secondary filament was initially flowing southward but was pushed offshore
495 by the main filament and is curved around it on the west side at the time of the F3 transect. The water of the secondary filament
is older than the main filament (6 weeks vs 3 weeks).

Summary

In summary, this examination has revealed that all transects crossed temperature and/or density gradients (indicating the pres-
ence of a "front"), whose width varied between 5 and 30 km. In some fronts, the density varies in a single step (A, C3, E1,
500 E2, F2). In the others (C2, F1, F3), the density varies in multiple steps, indicating the presence of structures at a scale smaller
than the width of the front. Satellite data suggest that many of the fronts are associated with strong currents that are advecting
filaments along the fronts. In some cases, multiple filaments are converging in the frontal zone.

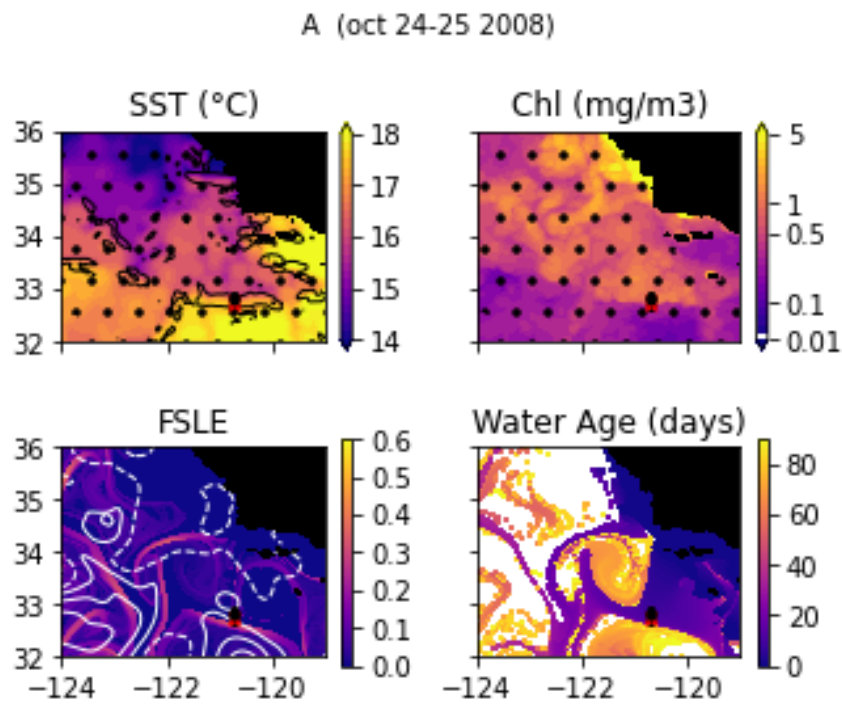


Figure A1. Snapshots of satellite-derived data at the time of transect A : SST (black lines indicate SST fronts ($HI > 10$)), chlorophyll, FSLE (with SSH in white contours at 0, 0.05, 0.1, 0.15, 0.2, 0.25, 0.3 m above geoid; dashed lines indicate cyclonic eddies and solid lines anticyclonic eddies) and water age (in days since the water parcel left the coast). The hatches indicate the presence of clouds, where the fields are smoothed by the interpolation (resulting in weaker gradients).

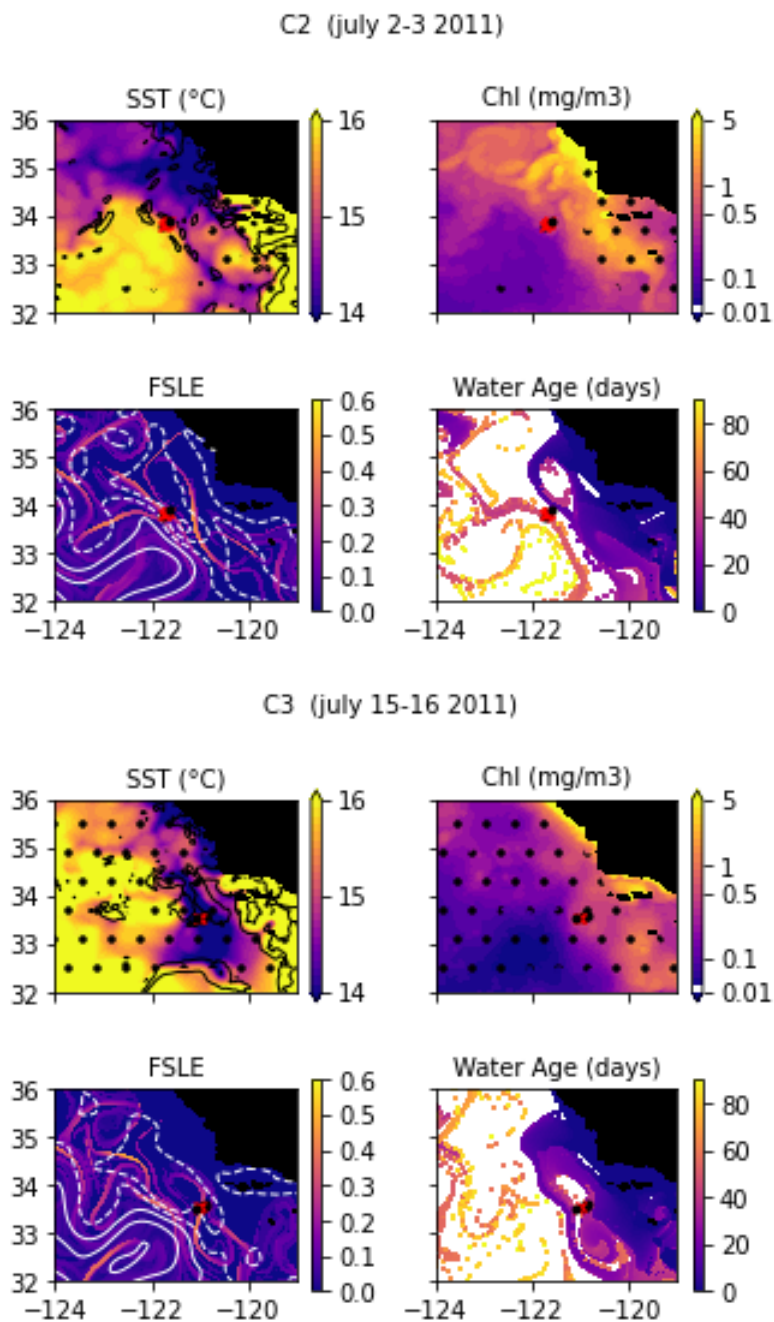


Figure A2. Snapshots of satellite-derived data at the time of transects C2 and C3 : SST (black lines indicate SST fronts ($HI > 10$)), chlorophyll, FSLE (with SSH in white contours at 0,0.05,0.1,0.15,0.2,0.25,0.3 m above geoid; dashed lines indicate cyclonic eddies and solid lines anticyclonic eddies) and water age (in days since the water parcel left the coast). The hatches indicate the presence of clouds, where the fields are smoothed by the interpolation (resulting in weaker gradients).

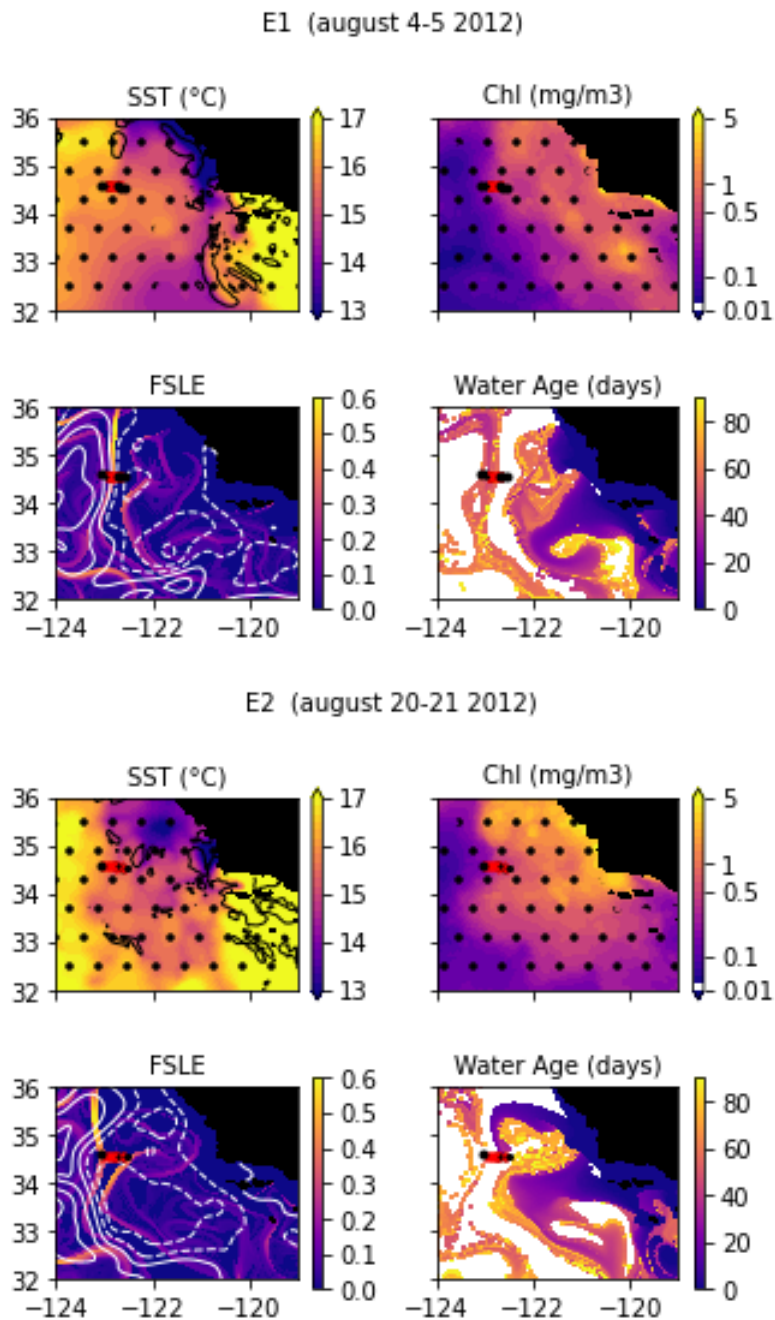


Figure A3. Snapshots of satellite-derived data at the time of transects E1 and E2 : SST (black lines indicate SST fronts ($HI > 10$)), chlorophyll, FSLE (with SSH in white contours at 0,0.05,0.1,0.15,0.2,0.25,0.3 m above geoid; dashed lines indicate cyclonic eddies and solid lines anticyclonic eddies) and water age (in days since the water parcel left the coast). The hatches indicate the presence of clouds, where the fields are smoothed by the interpolation (resulting in weaker gradients).

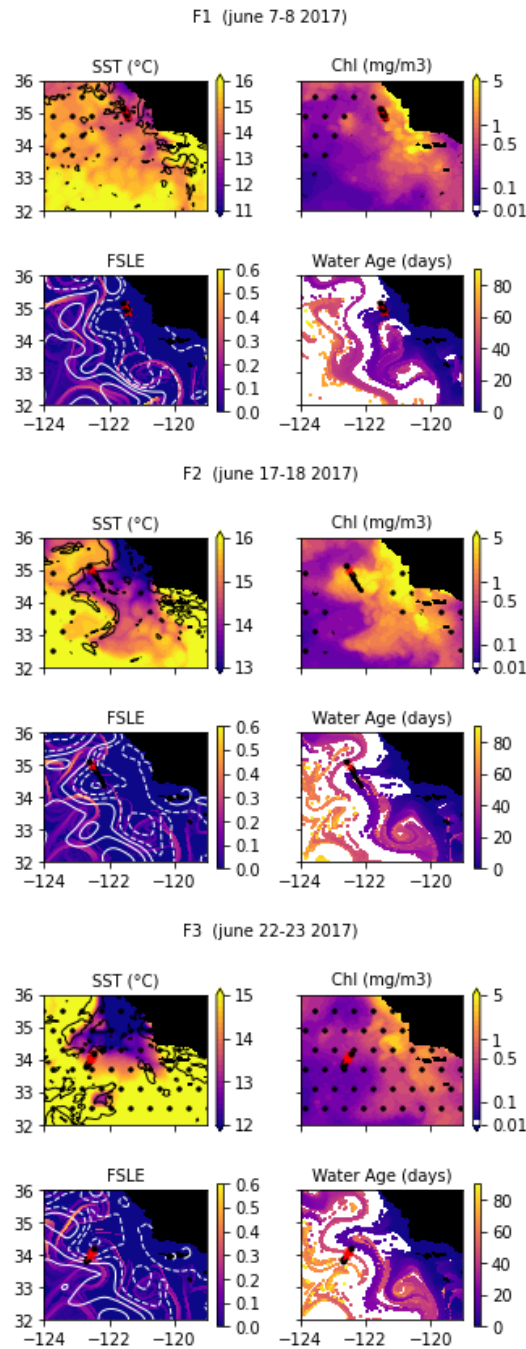


Figure A4. Snapshots of satellite-derived data at the time of transects F1, F2 and F3 : SST (black lines indicate SST fronts (HI>10)), chlorophyll, FSLE (with SSH in white contours at 0,0.05,0.1,0.15,0.2,0.25,0.3 m above geoid; dashed lines indicate cyclonic eddies and solid lines anticyclonic eddies) and water age (in days since the water parcel left the coast). The hatches indicate the presence of clouds, where the fields are smoothed by the interpolation (resulting in weaker gradients).

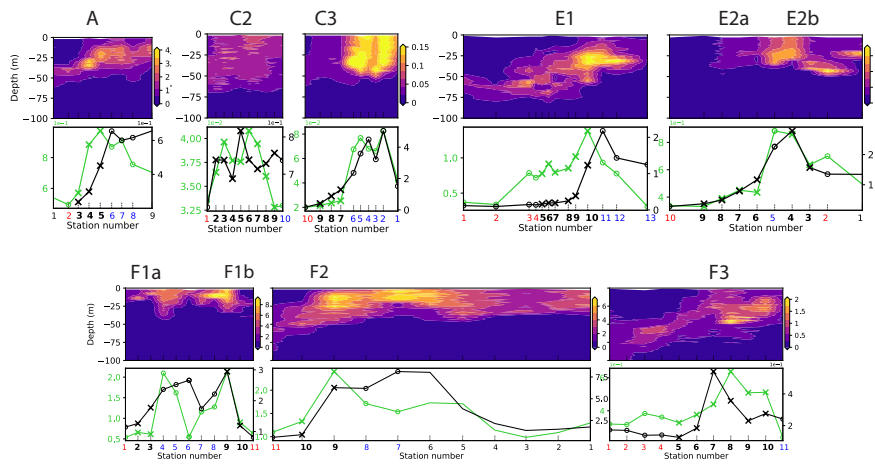


Figure A5. Top row : vertical sections of fluorescence. Bottom row : vertically integrated fluorescence (0-100 m) and HPLC-derived surface chl-a. Front stations are indicated by crosses and the background stations by circles; the numbers of the frontal stations are written in bold and the warm and cold sides in red and blue.

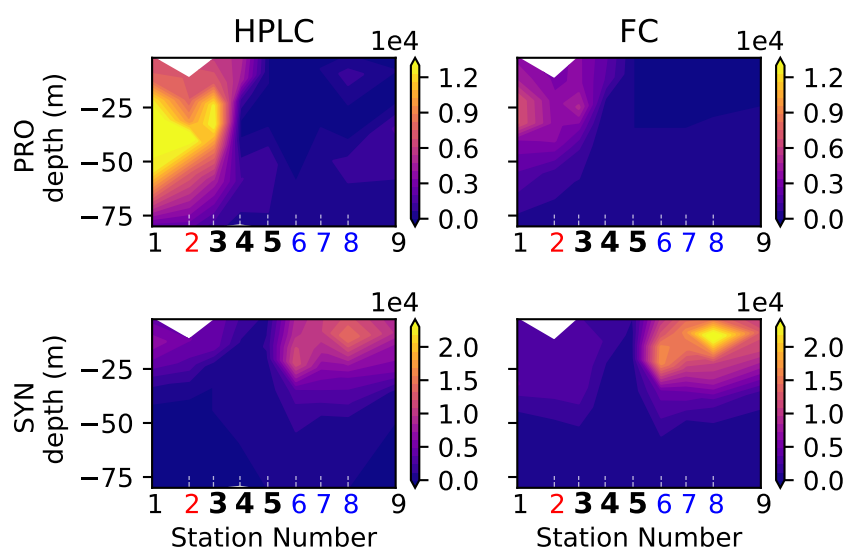


Figure A6. Biomass of cyanobacteria (*Prochlorococcus* on the left, *Synechococcus* on the right in the A-front transect measured by two different instruments : HPLC (top row) and Flow Cytometry (bottom row). The numbers of the frontal stations are written in bold and the warm and cold sides in red and blue.

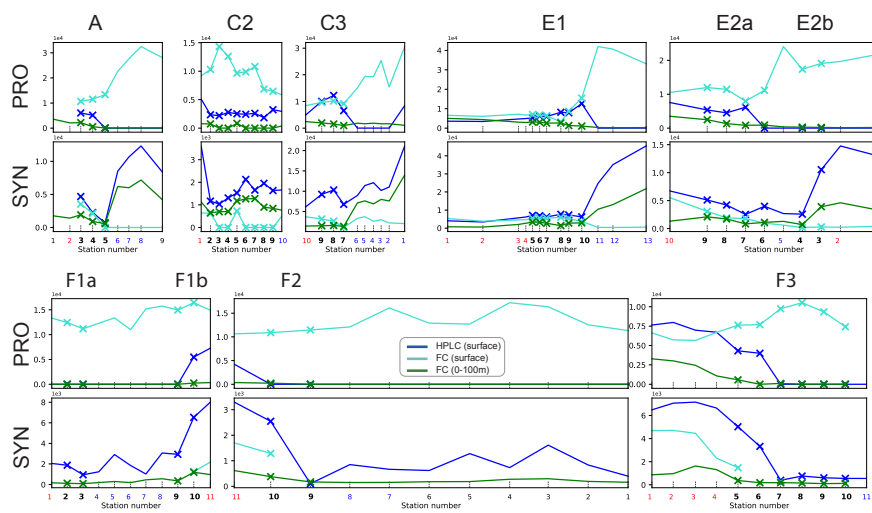


Figure A7. Depth-integrated and surface biomass ($\mu\text{g}/\text{m}^3$) of cyanobacteria (top row : *Prochlorococcus*; bottom row : *Synechococcus*), measured by HPLC and Flow Cytometry (FC). Front stations are indicated by crosses and the background stations by circles; the numbers of the frontal stations are written in bold and the warm and cold sides in red and blue.

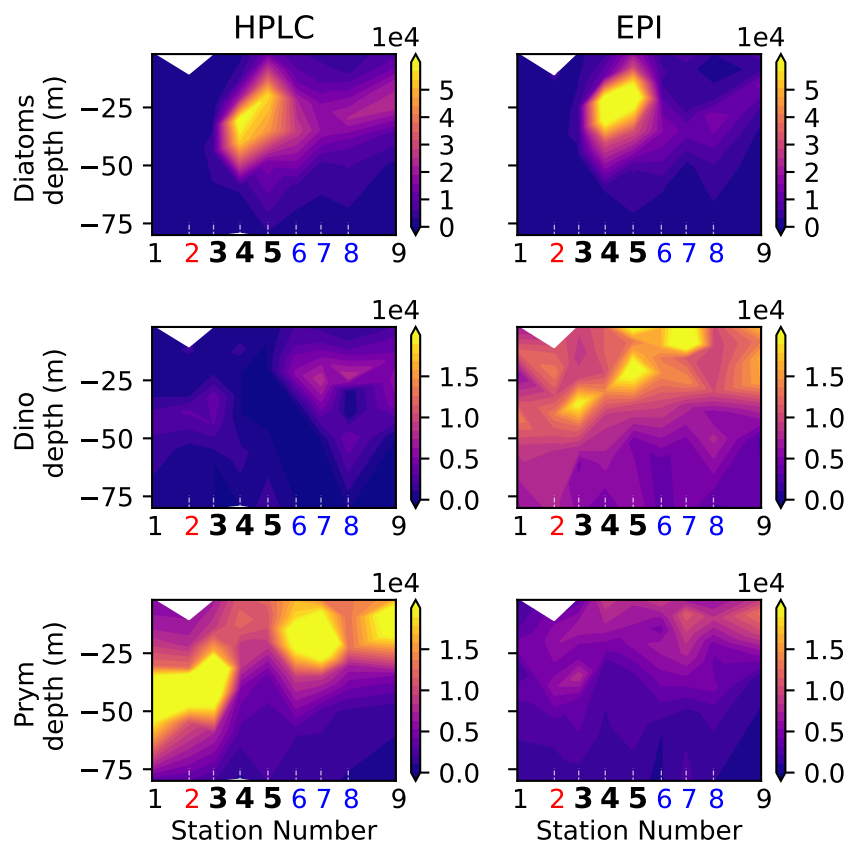


Figure A8. Biomass of eukaryotic phytoplankton (Diatoms, Dinoflagellates and Prymnesiophytes) determined by HPLC (this study) and Epifluorescence microscopy (from Taylor et al. (2012))

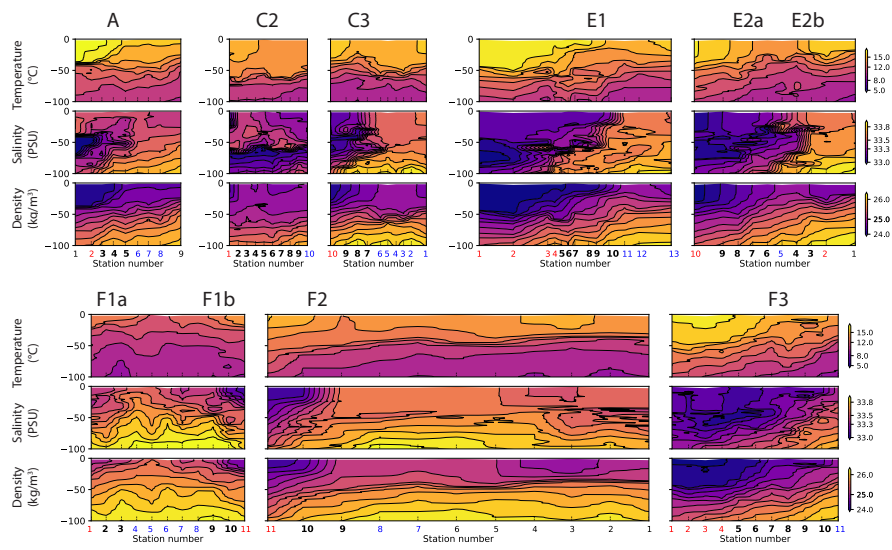


Figure A9. Vertical sections of temperature (top row), salinity (middle row) and density (bottom row) in the eight transects. Note that the colorscales are identical for all the transects. At the bottom of the plots, the numbers of the frontal stations are written in bold and the warm and cold sides in red and blue.

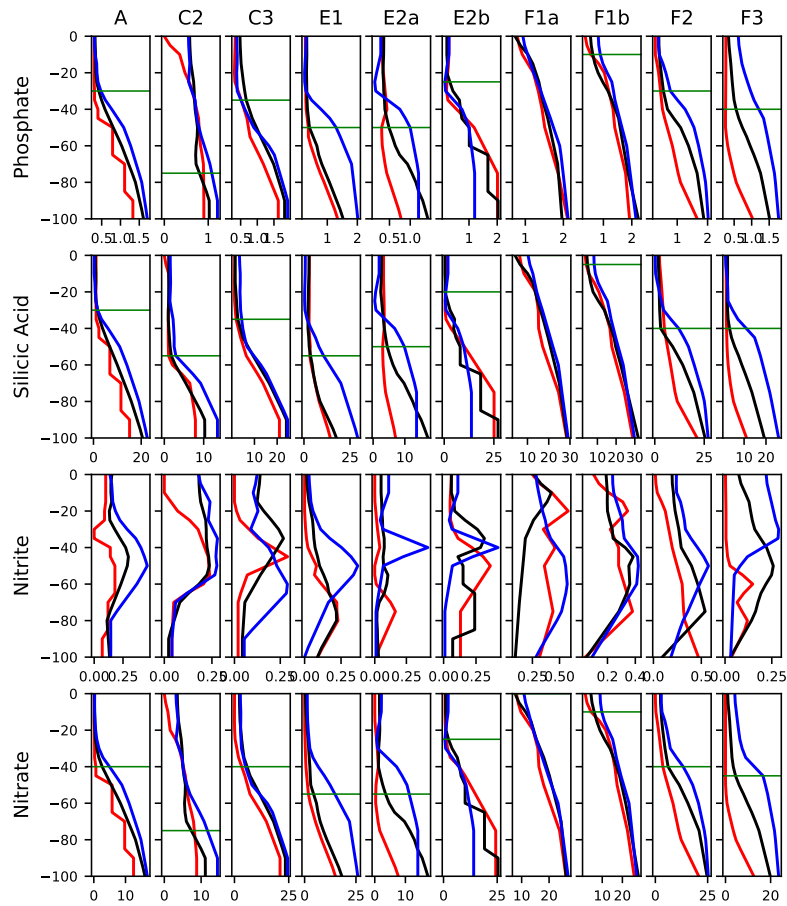


Figure A10. Vertical profiles of the concentration of nutrients (in $\mu\text{mol/L}$, averaged in the frontal stations (black lines) and the warm and cold background stations (red and blue lines, respectively). The horizontal bars shows the depth of the nutricline in the fronts.

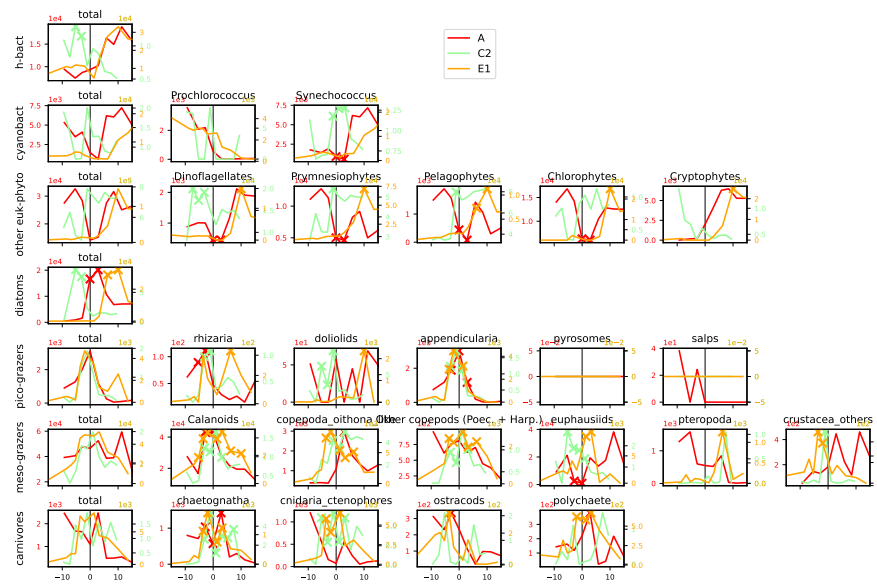


Figure A11. Distribution across fronts A, C2 and E1 of the total biomass of each trophic group (left column) and biomass of the individual taxa constituting it. The data are centered on the physical density gradient (vertical black lines), the crosses indicate the stations with a biomass peak.

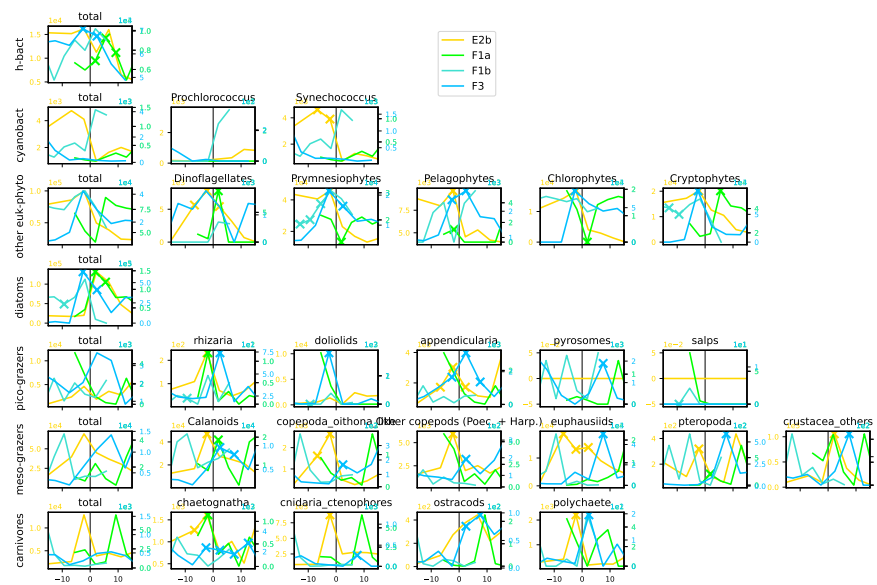


Figure A12. Distribution across fronts E2b, F1a, F1b and F3 of the total biomass of each trophic group (left column) and biomass of the individual taxa constituting it. The data are centered on the physical density gradient (vertical black lines), the crosses indicate the stations with a biomass peak.

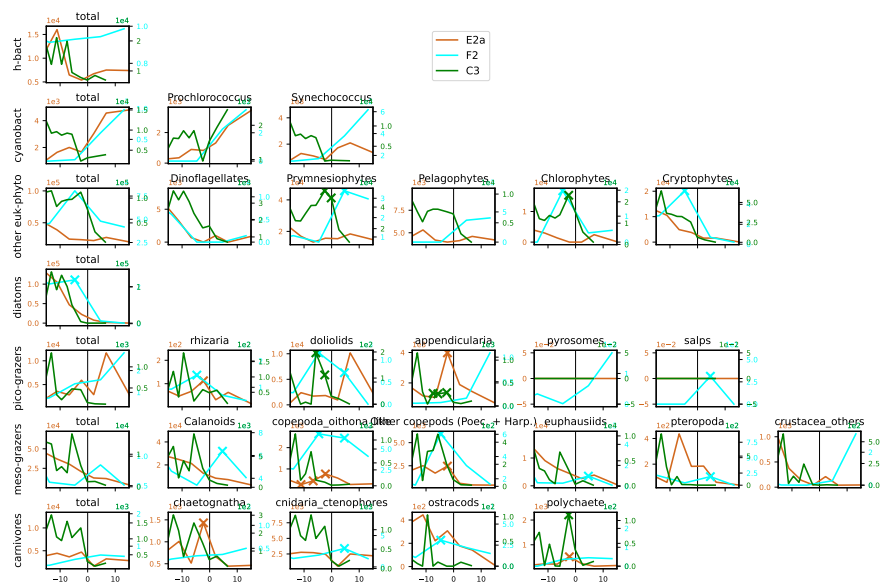


Figure A13. Distribution across fronts E2a, F2 and C3 of the total biomass of each trophic group (left column) and biomass of the individual taxa constituting it. The data are centered on the physical density gradient (vertical black lines), the crosses indicate the stations with a biomass peak.

2. ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHEs OF PLANKTON COMMUNITIEs DRIVEN BY TRANSPORT AND TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS

Author contributions. MDO provided the data. IM conducted the analysis and wrote the manuscript. All authors participated in the discussion and interpretation of the results and reviewed the manuscript.

505 *Competing interests.* The authors declare no competing interests.

Acknowledgements. IM received a PhD scholarship from the Ecole Normale Supérieure and a visiting student Fulbright scholarship which enabled a six month stay at SIO. The project was supported with funding from CNES. Data collection was supported by the U.S. National Science Foundation in grants OCE-OCE-1026607 and OCE-1637632 to the California Current Ecosystem LTER site. We thank the crews of the ships of the P0810, P1107, P1208 and P1706 CCE-LTER Process cruises, as well as Ralph Goericke, Mike Landry and the Ohman lab
510 for collecting and processing the samples and providing data. We thank Francesco d'Ovidio, Andrea Doglioli, Pierre Chabert, Peter Franks and Shailja Gangrade for interesting discussions that helped refine the results.

References

- Allen, J. T., Brown, L., Sanders, R., Moore, C. M., Mustard, A., Fielding, S., Lucas, M., Rixen, M., Savidge, G., Henson, S., and Mayor, D.:
 Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic, *Nature*, 437, 728–732, <https://doi.org/10.1038/nature03948>,
 515 2005.
- Ashjian, C. J., Davis, C. S., Gallager, S. M., and Alatalo, P.: Distribution of plankton, particles, and hydrographic features across Georges
 Bank described using the Video Plankton Recorder, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 48, 245–282, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00121-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00121-1), 2001.
- Bednaršek, N. and Ohman, M. D.: Changes in pteropod distributions and shell dissolution across a frontal system in the California Current
 520 System, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 523, 93–103, <https://doi.org/10.3354/meps11199>, 2015.
- Belkin, I. M.: Review remote sensing of ocean fronts in marine ecology and fisheries, *Remote Sens.*, 13, 1–22,
<https://doi.org/10.3390/rs13050883>, 2021.
- Boucher, J.: Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front: role of ontogenic migration, *Deep Sea Res. Part A,*
Oceanogr. Res. Pap., 31, 469–484, [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(84\)90097-9](https://doi.org/10.1016/0198-0149(84)90097-9), 1984.
- 525 Brzezinski, M. A., Krause, J. W., Bundy, R. M., Barbeau, K. A., Franks, P., Goericke, R., Landry, M. R., and Stukel, M. R.: Enhanced
 silica ballasting from iron stress sustains carbon export in a frontal zone within the California Current, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120,
 4654–4669, <https://doi.org/10.1002/2015JC010829>, 2015.
- Capitaino, F. L. and Esnal, G. B.: Vertical distribution of maturity stages of *Oikopleura dioica* (tunicata, appendicularia)
 in the frontal system off Valdes Peninsula, Argentina, *Bull. Mar. Sci.*, 63, 531–539, [http://hdl.handle.net/20.500.12110/](http://hdl.handle.net/20.500.12110/paper/_00074977{}_v63{}_n3{}_p531{}_Capitaino)
 530 [paper{}_00074977{}_v63{}_n3{}_p531{}_Capitaino](http://hdl.handle.net/20.500.12110/paper/_00074977{}_v63{}_n3{}_p531{}_Capitaino), 1998.
- Carreto, J. I., Montoya, N. G., Carignan, M. O., Akselman, R., Acha, E. M., and Derisio, C.: Environmental and biological factors controlling
 the spring phytoplankton bloom at the Patagonian shelf-break front - Degraded fucoxanthin pigments and the importance of
 microzooplankton grazing, *Prog. Oceanogr.*, 146, 1–21, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.05.002>, 2016.
- Chabert, P., D'Ovidio, F., Echevin, V., Stukel, M. R., and Ohman, M. D.: Cross-Shore Flow and Implications for Carbon Export in the
 535 California Current Ecosystem: A Lagrangian Analysis, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126, 1–14, <https://doi.org/10.1029/2020JC016611>, 2021.
- Chekalyuk, A. M., Landry, M. R., Goericke, R., Taylor, A. G., and Hafez, M. A.: Laser fluorescence analysis of phytoplankton across a
 frontal zone in the California Current ecosystem, *J. Plankton Res.*, 34, 761–777, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs034>, 2012.
- Chelton, D. B., Gaube, P., Schlax, M. G., Early, J. J., and Samelson, R. M.: The influence of nonlinear mesoscale eddies on near-surface
 oceanic chlorophyll, *Science (80-.)*, 334, 328–332, <https://doi.org/10.1126/science.1208897>, 2011.
- 540 Claustre, H., Kerherve, P., Marty, J. C., Prieur, L., Videau, C., and Hecq, J. H.: Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front:
 Ecological and biogeochemical implications, *J.Mar.Res.*, 52, 711–742, <https://doi.org/10.1357/0022240943077000>, 1994.
- Clayton, S., Dutkiewicz, S., Jahn, O., and Follows, M. J.: Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*
Fluids Environ., 3, 182–197, <https://doi.org/10.1215/21573689-2373515>, 2013.
- Clayton, S., Nagai, T., and Follows, M. J.: Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front, *J. Plankton Res.*, 36,
 545 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, *Limnol.*
Oceanogr., 62, 75–88, <https://doi.org/10.1002/lno.10373>, 2017.

2. ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHEs OF PLANKTON COMMUNITIEs DRIVEN BY TRANSPORT AND TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS

- De Verneil, A. and Franks, P. J.: A pseudo-Lagrangian method for remapping ocean biogeochemical tracer data: Calculation of net Chl-a growth rates, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120, 4962–4979, <https://doi.org/10.1002/2015JC010898>, 2015.
- 550 de Verneil, A., Franks, P. J., and Ohman, M. D.: Frontogenesis and the Creation of Fine-Scale Vertical Phytoplankton Structure, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 124, 1509–1523, <https://doi.org/10.1029/2018JC014645>, 2019.
- Derisio, C., Alemany, D., Acha, E. M., and Mianzan, H.: Influence of a tidal front on zooplankton abundance, assemblages and life histories in Península Valdés, Argentina, *J. Mar. Syst.*, 139, 475–482, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.08.019>, 2014.
- Franks, P. J.: Sink or swim: Accumulation of biomass at fronts, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82, 1–12, <https://doi.org/10.3354/meps082001>, 1992.
- 555 Gangrade, S. and Franks, P. J.: Phytoplankton patches at oceanic fronts are linked to coastal upwelling pulses: Observations and implications in the California Current System, *J. Geophys. Res. Ocean.*, pp. 1–27, <https://doi.org/10.1029/2022JC019095>, 2023.
- Garrison, D. L., Gowing, M. M., Hughes, M. P., Campbell, L., Caron, D. A., Dennett, M. R., Shalapyonok, A., Olson, R. J., Landry, M. R., Brown, S. L., Liu, H. B., Azam, F., Steward, G. F., Ducklow, H. W., and Smith, D. C.: Microbial food web structure in the Arabian Sea: A US JGOFS study, *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 47, 1387–1422, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00148-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00148-4), 2000.
- 560 Goericke, R.: The structure of marine phytoplankton communities- patterns, rules and mechanisms, *Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig. Reports*, 52, 182–197, 2011.
- Goericke, R. and Montoya, J. P.: Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll a in the field - Variations of pigment ratios under nutrient- and light-limited growth, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 169, 97–112, <https://doi.org/10.3354/meps169097>, 1998.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J. B., Cawood, A., Pesant, S., García-Comas, C., and Prejger, F.: Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system, *J. Plankton Res.*, 32, 285–303, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124>, 2010.
- Graham, W. M., Pagès, F., and Hamner, W. M.: A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: A review, *Hydrobiologia*, 451, 199–212, <https://doi.org/10.1023/A:1011876004427>, 2001.
- Haberlin, D., Raine, R., McAllen, R., and Doyle, T. K.: Distinct gelatinous zooplankton communities across a dynamic shelf sea, *Limnol. Oceanogr.*, 64, 1802–1818, <https://doi.org/10.1002/lno.11152>, 2019.
- 570 Haëck, C., Lévy, M., Mangolte, I., and Bopp, L.: Satellite data reveal earlier and stronger phytoplankton blooms over fronts in the Gulf Stream region, pp. 1–27, https://www.researchgate.net/publication/366922714_Satellite_data_reveal_earlier_and_stronger_phytoplankton_blooms_over_fronts_in_the_Gulf_Stream, 2023.
- 575 Klein, P. and Lapeyre, G.: The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 1, 351–375, <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163704>, 2009.
- Krause, J. W., Brzezinski, M. A., Goericke, R., Landry, M. R., Ohman, M. D., Stukel, M. R., and Taylor, A. G.: Variability in diatom contributions to biomass, organic matter production and export across a frontal gradient in the California Current Ecosystem, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120, 1032–1047, <https://doi.org/10.1002/2014JC010472>, 2015.
- 580 Landry, M. R., Ohman, M. D., Goericke, R., Stukel, M. R., Barbeau, K. A., Bundy, R., and Kahru, M.: Pelagic community responses to a deep-water front in the California Current Ecosystem: Overview of the A-Front Study, *J. Plankton Res.*, 34, 739–748, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs025>, 2012.
- Lavanigos, B. E. and Ohman, M. D.: Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System, *Prog. Oceanogr.*, 75, 42–69, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.07.002>, 2007.

- 585 Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P. J., Martin, A. P., and Rivière, P.: Bringing physics to life at the submesoscale, *Geophys. Res. Lett.*, 39, <https://doi.org/10.1029/2012GL052756>, 2012.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., and Follows, M. J.: Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence, *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.*, 4, 67–84, <https://doi.org/10.1215/21573689-2768549>, 2014.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M. J., and D'Ovidio, F.: The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity, *J. R. Soc. Interface*, 12, 20150481, <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0481>, 2015.
- 590 Lévy, M., Franks, P. J., and Smith, K. S.: The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems, *Nat. Commun.*, 9, 4758, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>, 2018.
- Li, Q. P., Franks, P. J., Landry, M. R., Goericke, R., and Taylor, A. G.: Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems, *J. Geophys. Res. Biogeosciences*, 115, 1–12, <https://doi.org/10.1029/2009JG001111>, 2010.
- 595 Li, Q. P., Franks, P. J., Ohman, M. D., and Landry, M. R.: Enhanced nitrate fluxes and biological processes at a frontal zone in the southern California current system, *J. Plankton Res.*, 34, 790–801, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs006>, 2012.
- Liu, X. and Levine, N. M.: Enhancement of phytoplankton chlorophyll by submesoscale frontal dynamics in the North Pacific Subtropical Gyre, *Geophys. Res. Lett.*, 43, 1651–1659, <https://doi.org/10.1002/2015GL066996>, 2016.
- Lohrenz, S. E., Cullen, J. J., Phinney, D. A., Olson, D. B., and Yentsch, C. S.: Distributions of pigments and primary production in a Gulf Stream meander, *J. Geophys. Res.*, 98, 14 545–14 560, <https://doi.org/10.1029/93jc00678>, 1993.
- 600 Luo, J. Y., Grassian, B., Tang, D., Irsson, J. O., Greer, A. T., Guigand, C. M., McClatchie, S., and Cowen, R. K.: Environmental drivers of the fine-scale distribution of a gelatinous zooplankton community across a mesoscale front, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 510, 129–149, <https://doi.org/10.3354/meps10908>, 2014.
- Mahadevan, A.: The Impact of Submesoscale Physics on Primary Productivity of Plankton, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 8, 161–184, <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015912>, 2016.
- 605 Mangolte, I., Lévy, M., Dutkiewicz, S., Clayton, S., and Jahn, O.: Plankton community response to fronts: winners and losers, *J. Plankton Res.*, 44, 241–258, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac010>, 2022.
- Mauzole, Y. L., Torres, H. S., and Fu, L. L.: Patterns and Dynamics of SST Fronts in the California Current System, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 125, <https://doi.org/10.1029/2019JC015499>, 2020.
- 610 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, *J. Ecol.*, 104, 1682–1695, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12634>, 2016.
- Oguz, T., Macias, D., and Tintore, J.: Ageostrophic frontal processes controlling phytoplankton production in the Catalano-Balearic Sea (Western Mediterranean), *PLoS One*, 10, e0129045, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129045>, 2015.
- Ohman, M. D., Powell, J. R., Picheral, M., and Jensen, D. W.: Mesozooplankton and particulate matter responses to a deep-water frontal system in the southern California Current System, *J. Plankton Res.*, 34, 815–827, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs028>, 2012.
- 615 Ohman, M. D., Barbeau, K., Franks, P. J., Goericke, R., Landry, M. R., and Miller, A. J.: Ecological transitions in a coastal upwelling ecosystem, *Oceanography*, 26, 210–219, <https://doi.org/10.5670/oceanog.2013.65>, 2013.
- Powell, J. R. and Ohman, M. D.: Changes in zooplankton habitat, behavior, and acoustic scattering characteristics across glider-resolved fronts in the Southern California Current System, *Prog. Oceanogr.*, 134, 77–92, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.12.011>, 2015.
- 620 Prants, S. V.: Marine life at Lagrangian fronts, *Prog. Oceanogr.*, 204, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102790>, 2022.

2. ARTICLE 2 - SUB-FRONTAL NICHES OF PLANKTON COMMUNITIES DRIVEN BY TRANSPORT AND
TROPHIC INTERACTIONS AT OCEAN FRONTS

- Renault, L., McWilliams, J. C., Kessouri, F., Jousse, A., Frenzel, H., Chen, R., and Deutsch, C.: Evaluation of high-resolution atmospheric and oceanic simulations of the California Current System, *Prog. Oceanogr.*, 195, 102–564, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102564>, 2021.
- Ribalet, F., Marchetti, A., Hubbard, K. A., Brown, K., Durkin, C. A., Morales, R., Robert, M., Swallow, J. E., Tortell, P. D., and Armbrust, E. V.: Unveiling a phytoplankton hotspot at a narrow boundary between coastal and offshore waters, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107, 16 571–16 576, <https://doi.org/10.1073/pnas.1005638107>, 2010.
- 625 Samo, T. J., Pedler, B. E., Ball, G. I., Pasulka, A. L., Taylor, A. G., Aluwihare, L. I., Azam, F., Goericke, R., and Landry, M. R.: Microbial distribution and activity across a water mass frontal zone in the California Current Ecosystem, *J. Plankton Res.*, 34, 802–814, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs048>, 2012.
- 630 Stukel, M. R., Aluwihare, L. I., Barbeau, K. A., Chekalyuk, A. M., Goericke, R., Miller, A. J., Ohman, M. D., Ruacho, A., Song, H., Stephens, B. M., and Landry, M. R.: Mesoscale ocean fronts enhance carbon export due to gravitational sinking and subduction, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 114, 1252–1257, <https://doi.org/10.1073/pnas.1609435114>, 2017.
- Taylor, A. G. and Landry, M. R.: Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 592, 1–17, <https://doi.org/10.3354/meps12526>, 2018.
- 635 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, *J. Plankton Res.*, 34, 778–789, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs036>, 2012.
- Thibault, D., Gaudy, R., and Le Fèvre, J.: Zooplankton biomass, feeding and metabolism in a geostrophic frontal area (Almeria-Oran Front, western Mediterranean). Significance to pelagic food webs, *J. Mar. Syst.*, 5, 297–311, [https://doi.org/10.1016/0924-7963\(94\)90052-3](https://doi.org/10.1016/0924-7963(94)90052-3), 1994.
- 640 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.
- Yoder, J. A., Ackleson, S. G., Barber, R. T., Flament, P., and Balch, W. M.: A line in the sea, *Nature*, 371, 689–692, <https://doi.org/10.1038/371689a0>, 1994.
- 645 Zaba, K. D., Franks, P. J., and Ohman, M. D.: The California Undercurrent as a Source of Upwelled Waters in a Coastal Filament, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126, <https://doi.org/10.1029/2020JC016602>, 2021.

3 Quantification de l'effet des fronts à l'échelle régionale

Dans la première partie, j'ai décrit l'effet des fronts sur la structure des communautés planctoniques à partir de données in-situ. Dans cette partie, je m'intéresse à la contribution des fronts au bilan régional de biomasse. Pour cela, je combine les mesures in-situ et la distribution régionale des fronts estimée par satellite.

3.1 Quantification de l'occurrence des fronts

La région du CCE est caractérisée par une activité de (sous)-mésoséchelle particulièrement intense se manifestant par la présence d'eddies, de fronts et de filaments. Les données satellite permettent de détecter les fronts par deux méthodes différentes (voir les Méthodes) : une méthode basée sur les gradients de SST (et qui repose sur le calcul d'un index d'hétérogénéité, HI) ; et une méthode basée sur les zones de convergence de l'écoulement (et qui repose sur le calcul des FSLE à partir de l'altimétrie). L'étude qui suit porte sur les fronts de SST, et j'examinerai aussi leur relation avec les filaments lagrangiens détectés par le calcul des FSLE.

3.1.1 Détection des fronts par satellite

3.1.1.1 Définition des fronts de SST par la méthode du HI Tout d'abord, on peut vérifier que les fronts échantillonnés lors des campagnes sont tous détectés par la méthode du HI, comme l'illustrent les trois exemples des figures 6.1, 6.2 et 6.3.

On remarque également que l'échelle spatiale du signal de HI est généralement très supérieure à l'échelle spatiale du front de densité détecté in-situ. Par exemple, le front A est très étroit (seulement 3 stations sur les 9 qui constituent le transect, soit 5 km) mais le signal du HI est élevé sur une région de l'ordre de 20 km de large, c'est-à-dire que le front détecté par la méthode du HI est aussi large que le transect du front A en entier (Fig. 6.1). Dans le front F2, le front HI est deux fois plus large que le front in-situ (Fig. 6.3). Cette différence d'échelle est due en grande partie à la méthode de calcul du HI, qui repose sur la distribution de la SST dans une fenêtre de 5 pixels de large, soit 20 km avec un produit satellite à 4 km de résolution.

La détection des fronts par le HI surestime donc la surface couverte par les fronts d'un facteur 2 voire 3 par rapport aux fronts définis par les données in-situ.

3.1.1.2 Utilisation des produits satellite "sans nuages" La couverture spatio-temporelle des données satellite peut être augmentée par l'utilisation de méthodes d'extrapolation permettant de passer d'un produit L3 à un produit L4 ("cloud-free"). Cependant, l'extrapolation provoque un lissage des données qui affaiblit les gradients. Cette situation s'est produite dans le cas du front E1, qui présente des valeurs très faibles de HI dans la zone du transect alors que les données in-situ indiquent un fort gradient de température (Fig. 6.2 et Fig. 3 de l'article). Cet exemple illustre le fait que l'utilisation des produits L4 n'est pas toujours adaptée à l'étude de structures aussi fines que les fronts et peut sous-estimer leur étendue.

3. QUANTIFICATION DE L'EFFET DES FRONTS À L'ÉCHELLE RÉGIONALE

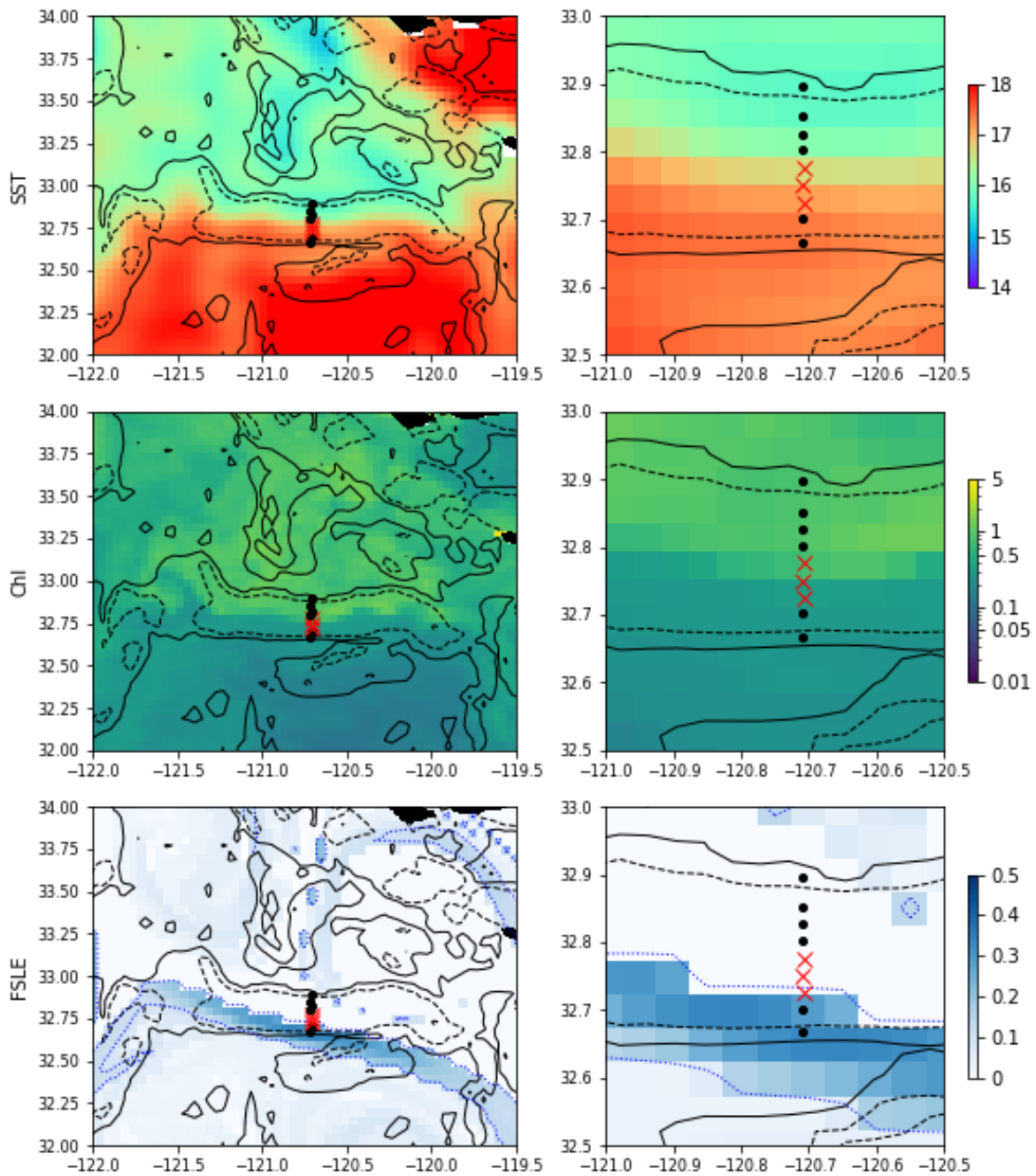


FIGURE 6.1 – SST, CHL-a et FSLE autour du front A. Les données des deux colonnes sont identiques mais la colonne de droite est zoomée sur chaque transect. Les contours indiquent les valeurs du HI (trait plein : HI=5, trait pointillé : HI=10) et du FSLE (trait bleu pointillé, FSLE=0.1). La position des stations du transect est indiquée par les croix rouges (front) et cercles noirs (arrière plan), la classification étant établie à partir des mesures in-situ de densité (voir partie 1).

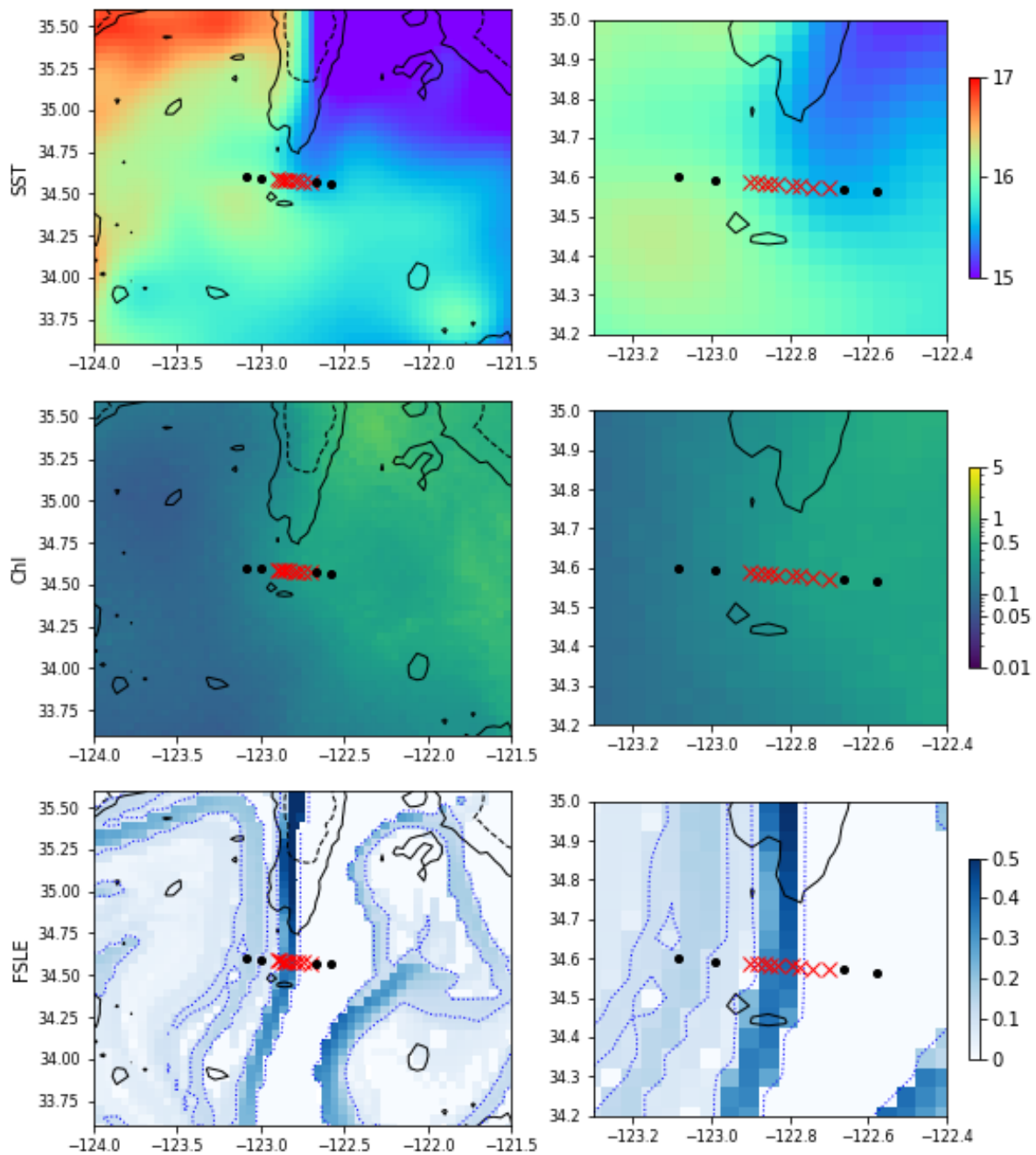


FIGURE 6.2 – SST, CHL-a et FSLE autour du front E1. Les données des deux colonnes sont identiques mais la colonne de droite est zoomée sur chaque transect. Les contours indiquent les valeurs du HI (trait plein : HI=5, trait pointillé : HI=10) et du FSLE (trait bleu pointillé, FSLE=0.1). La position des stations du transect est indiquée par les croix rouges (front) et cercles noirs (arrière plan), la classification étant établie à partir des mesures in-situ de densité (voir partie 1). La partie Sud de la zone (au sud de 35°) était couverte de nuages, ce qui a mené à une distribution de SST et CHL lissée lors du traitement en produit L4.

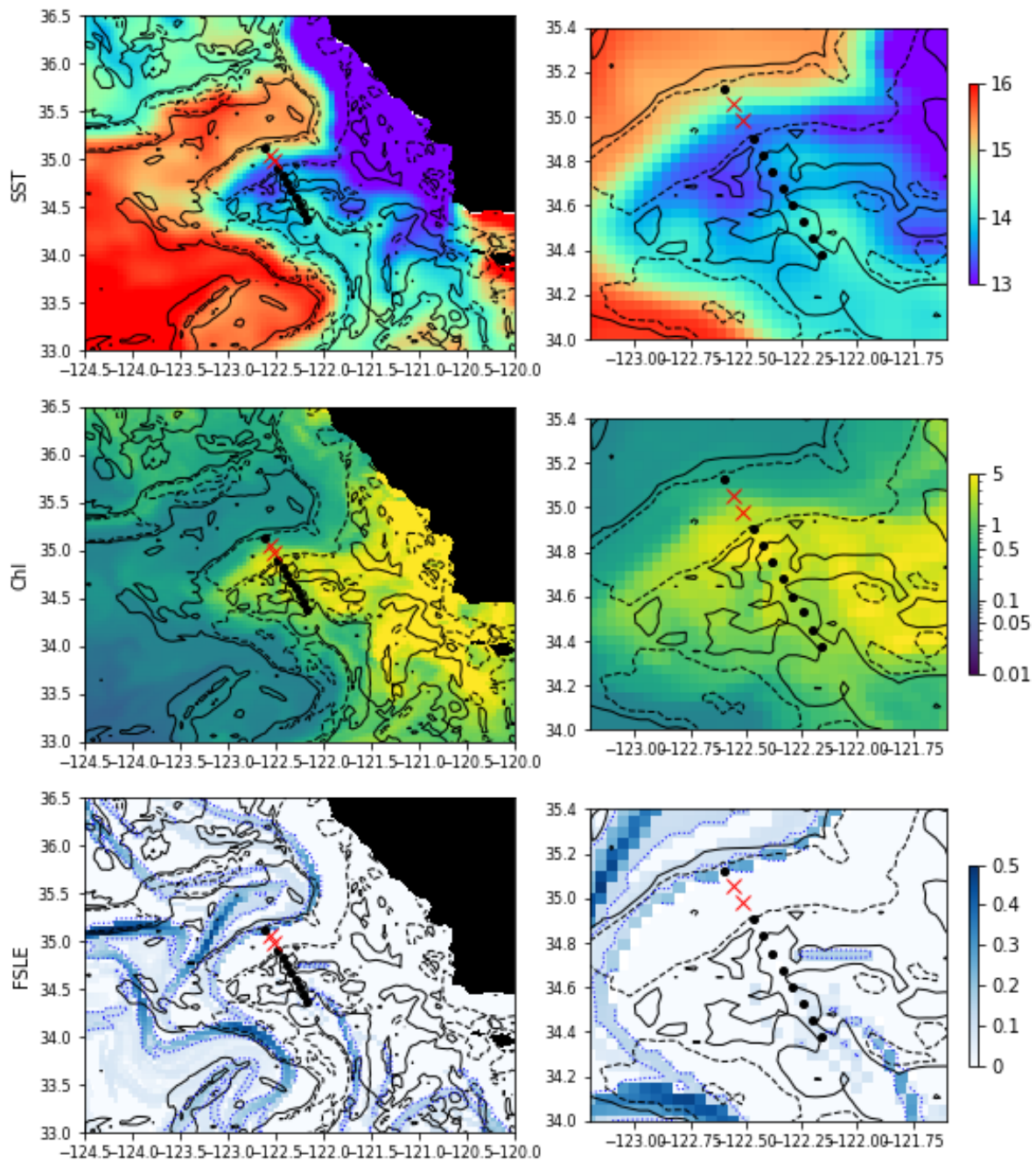


FIGURE 6.3 – SST, CHL-a et FSLE autour du front F2. Les données des deux colonnes sont identiques mais la colonne de droite est zoomée sur chaque transect. Les contours indiquent les valeurs du HI (trait plein : HI=5, trait pointillé : HI=10) et du FSLE (trait bleu pointillé, FSLE=0.1). La position des stations du transect est indiquée par les croix rouges (front) et cercles noirs (arrière plan), la classification étant établie à partir des mesures in-situ de densité (voir partie 1).

3.1.1.3 Relation entre les fronts de SST et les filaments Lagrangiens Les *fronts Lagrangiens*, identifiés par FSLE, et les *fronts de SST*, identifiés par HI, caractérisent des propriétés différentes des fronts océaniques : les premiers sont liés à la convergence de l'écoulement qui se produit lors de la frontogénèse, et les seconds indiquent l'intensité du gradient de température. Bien que tous les fronts Lagrangiens ne soient pas des fronts de SST, ces deux structures sont souvent associées. La complémentarité de ces approches permet ainsi d'avoir une vision plus générale des fronts océaniques.

Le calcul des FSLE et du HI sont aussi complémentaires sur le plan méthodologique : le premier est très imprécis près des côtes et le second ne peut pas être calculé en présence de nuages. Ainsi, le front E1 (couvert par des nuages, et non-détecté par la méthode du HI) présente un signal en FSLE très intense (Fig. 6.2) mais le front F2, qui est situé près de la côte, n'est pas détecté par FSLE.

Pendant, même lorsque les deux variables sont calculées simultanément, leur correspondance n'est pas exacte et il existe souvent des décalages de quelques kilomètres entre les fronts HI et les fronts FSLE (Fig. 6.1). De tels décalages, bien que relativement petits, sont du même ordre que le signal biologique au niveau des fronts et constituent donc une limitation importante à l'utilisation conjointe des deux produits. La résolution des produits d'altimétrie, qui est actuellement de l'ordre de 50 km, n'est pas suffisante pour l'étude de la sous-mésoéchelle.

3.1.2 Distribution régionale des fronts

L'impact régional des fronts dépend tout d'abord de la surface qu'ils couvrent. Cette surface peut être estimée grâce aux données satellites. La figure 6.4 montre la distribution spatiale des fronts de SST et des filaments Lagrangiens. Les fronts de SST sont localisés majoritairement près de la côte dans une bande d'environ 500 km et leur fréquence décroît rapidement vers le large. Les filaments Lagrangiens sont également très nombreux dans la zone d'étude, mais leur distribution est beaucoup plus étalée vers le large et présente un minimum à la côte qui est probablement causée par le manque de précision des satellites d'altimétrie près des côtes.

Les fronts de SST et les filaments Lagrangiens sont définis par des critères portant sur le HI et le FSLE, respectivement. Les seuils sont choisis de façon à capturer au mieux les structures (voir les contours noirs et bleus sur les figures 6.1, 6.2 et 6.3). Pour chaque pas de temps, on peut ainsi déterminer la surface couverte par les fronts et les filaments (Fig. 6.5). Dans la zone d'étude, la surface des fronts HI a un cycle saisonnier marqué, variant de 20% en hiver à 70% en été. La surface des filaments FSLE est beaucoup moins variable saisonnièrement et se maintient à environ 20%.

Ainsi, étant donné la surestimation de la surface des fronts par le HI, on peut conclure que les fronts représentent environ entre 10 et 40 % de la surface du CCE.

3.2 Extrapolation des données in-situ

Les données collectées lors des transects permettent d'estimer le surplus régional de biomasse associé à la présence de fronts (tableau 6.1) et la variabilité entre les 10 fronts échantillonnés (écarts-types indiqués entre parenthèses). Les données in-situ permettent de déterminer les valeurs moyennes dans et

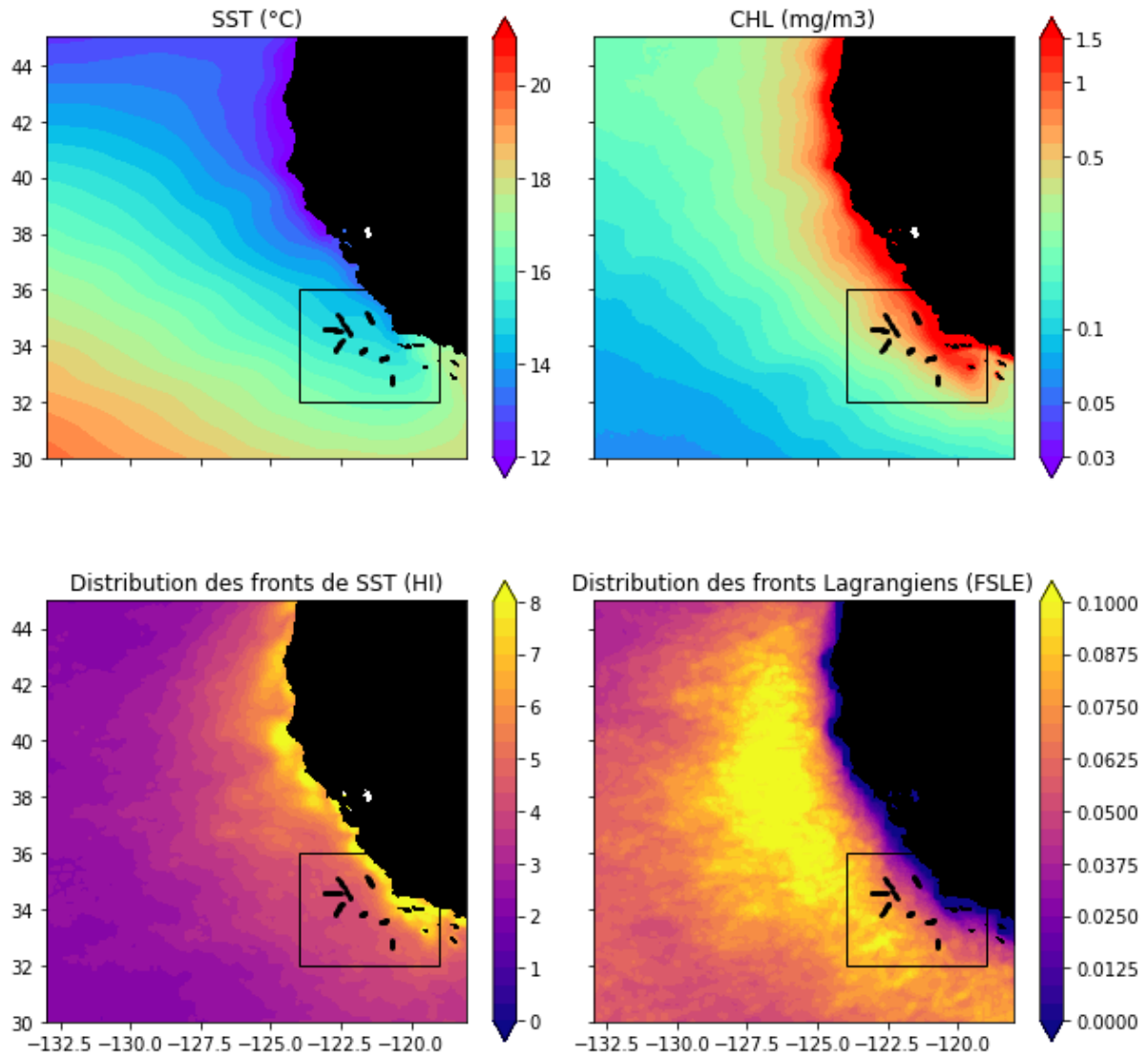


FIGURE 6.4 – Contexte régional : moyenne annuelle de la SST (a), de la CHL (b), du HI (c) et du FSLE (d). Le rectangle indique la zone d'étude, dans laquelle les campagnes ont été effectuées. La présence des fronts est indiquée par des valeurs élevées du gradient de SST (quantifié par le HI) et par la convergence de l'écoulement (quantifié par le FSLE)

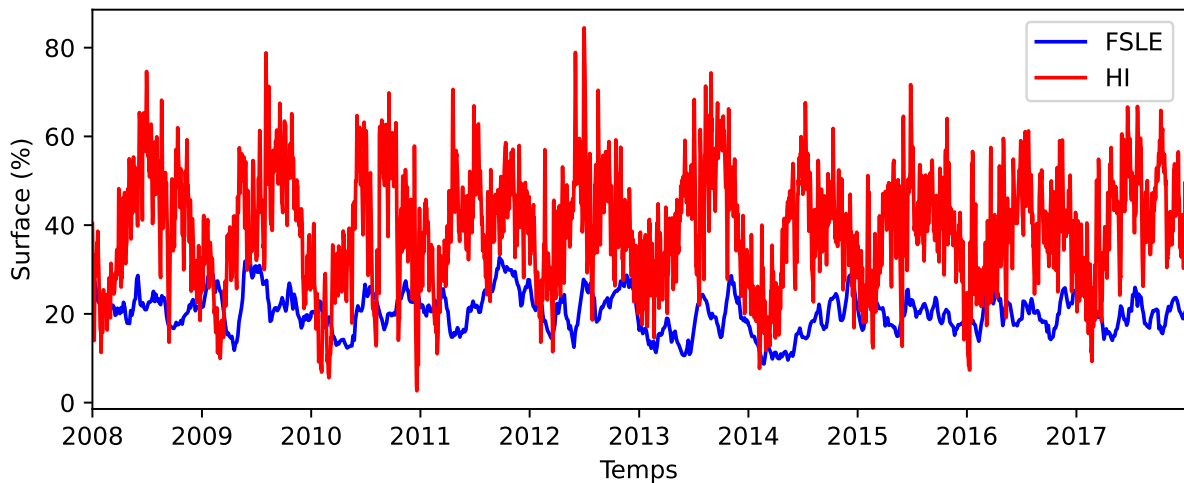


FIGURE 6.5 – Surface des fronts de SST (définis par $HI > 5$, contour noir dans les figures 6.1, 6.2 et 6.3) et des fronts Lagrangiens (définis par $FSLE > 0.1$, contours bleus dans les figures 6.1, 6.2 et 6.3) dans le cadre noir de la figure 6.4

Variable	Profondeur	10% de fronts		40% de fronts	
		Surplus (%)	Contribution des fronts à la biomasse totale (%)	Surplus (%)	Contribution des fronts à la biomasse totale (%)
Fluorescence	0-100m	3 (+/- 5)	12 (+/- 5)	10 (+/- 21)	44 (+/- 11)
CHL-a	surface	-1 (+/- 4)	9 (+/- 4)	-3 (+/- 16)	36 (+/- 10)
Bactéries hétérotrophes	0-100m	0 (+/- 3)	10 (+/- 2)	-1 (+/- 11)	38 (+/- 7)
Cyanobactéries	0-100m	-3 (+/- 4)	7 (+/- 4)	-11 (+/- 17)	30 (+/- 12)
Diatomées	surface	7 (+/- 14)	14 (+/- 10)	27 (+/- 56)	44 (+/- 21)
Autres phytoplancton	surface	1 (+/- 5)	11 (+/- 4)	5 (+/- 20)	41 (+/- 10)
Pico-brouteurs	0-100m	62 (+/- 171)	21 (+/- 24)	249 (+/- 682)	49 (+/- 23)
Méso-brouteurs	0-100m	10 (+/- 26)	15 (+/- 13)	40 (+/- 103)	46 (+/- 17)
Carnivores	0-100m	15 (+/- 40)	16 (+/- 16)	58 (+/- 162)	44 (+/- 21)

TABLE 6.1 – Rôle des fronts dans la distribution régionale de la chlorophylle-a, de la fluorescence et de la biomasse des 7 groupes fonctionnels de plancton. Les valeurs entre parenthèses sont les écarts-types entre les 10 fronts.

hors des fronts, et donc de calculer la biomasse régionale totale en fonction de la surface couverte par les fronts. L'influence des fronts sur le bilan régional de biomasse est quantifiée par leur contribution et par leur surplus. La contribution des fronts est le pourcentage de la biomasse totale localisée dans les fronts. Le surplus représente la variation de la biomasse liée à la présence des fronts (voir les Méthodes). Ce calcul est effectué pour une plage de valeurs réalistes de la surface couverte par les fronts, estimée par satellite (10 à 40 % de la surface).

Ainsi, les données permettent de calculer le surplus régional dans le CCE pour toutes les variables

3. QUANTIFICATION DE L'EFFET DES FRONTS À L'ÉCHELLE RÉGIONALE

mesurées lors des campagnes, c'est-à-dire non seulement la chlorophylle totale, mais aussi la biomasse de chaque groupe de phytoplancton, les bactéries hétérotrophes, et le zooplancton.

Les deux mesures de la chlorophylle totale (sa fluorescence, mesurée lors des profils CTD et intégrée verticalement, et sa concentration, mesurée par HPLC en surface uniquement) ont des tendances inverses : le surplus de la fluorescence est positif alors que le surplus de la chlorophylle-a est négatif. Cette contradiction s'explique principalement par le fait que l'effet des fronts est plus important en subsurface et n'est presque pas détecté par des mesures limitées à la surface.

Le surplus de biomasse associé aux fronts est négligeable pour les bactéries hétérotrophes et légèrement négatif pour les cyanobactéries (-3 à -11%). Le surplus des diatomées est positif (7 à 27%) et celui des autres groupes de phytoplancton est négligeable. Le surplus des diatomées peut sembler faible par rapport aux intenses pics décrits dans la partie 1 (article). Cela s'explique par le fait que dans la partie 1, le focus a été mis sur l'intensité des pics, quantifiée par la valeur maximale parmi les stations frontales, alors que le calcul de l'extrapolation régionale nécessite d'effectuer un bilan de biomasse dans toute l'épaisseur des fronts, basé sur la moyenne des stations frontales. Les pics étant souvent plus étroits que la largeur "physique" des fronts, ils sont dilués lors du calcul de la moyenne. Les surplus des trois groupes de zooplancton sont positifs, en particulier pour les pico-brouteurs qui ont des valeurs extrêmement élevées (62 à 249%).

Le calcul du surplus comporte deux éléments, qui ont chacun des incertitudes : les valeurs moyennes dans et hors des fronts, et la surface couverte par les fronts.

L'incertitude sur les valeurs moyennes, c'est-à-dire les écarts-types entre les fronts, correspond à la variabilité entre les 10 fronts. Deux éléments expliquent que cette variabilité soit très élevée. D'abord, bien que les 8 transects aient été réalisés dans une aire géographique relativement petite, l'intensité du gradient côte-large de la région provoque de grandes disparités selon leur distance à la côte (Fig. 6.4). Ensuite, les fronts échantillonnés ont des caractéristiques très différentes en terme de stabilité temporelle et de circulation horizontale, ce qui provoque des réponses biologiques variées : en particulier, parmi les 10 fronts, 2 sont des "fronts de transition" ne présentant pas de pic de biomasse, et qui ne contribuent donc pas au surplus régional. Lors du calcul de la moyenne, le même poids a été accordé aux 10 fronts échantillonnés, mais il est difficile d'évaluer s'ils sont représentatifs des fronts de la région. Il est probable que ce ne soit pas le cas étant donné que les campagnes en mer privilégient les structures les plus spectaculaires, ce qui pourrait mener à une surestimation de l'effet des fronts.

L'incertitude liée à l'estimation de la surface occupée par les fronts est quantifiée en calculant le surplus pour les bornes inférieure (10%) et supérieure (40%); elle est généralement petite devant celle du taux d'augmentation ou de diminution lié à la dynamique frontale (et évalué par l'écart-type entre fronts, indiqué entre parenthèses).

Ainsi, malgré les incertitudes liées à la variabilité entre les fronts et à la surface qu'ils couvrent, j'ai pu utiliser les données in-situ pour estimer que les fronts ont un impact significatif sur le bilan de biomasse régional des diatomées et du zooplancton.

3.3 Conclusion

En utilisant les données in-situ collectées à travers 10 fronts et la distribution régionale des fronts estimée par des données satellite, j'ai évalué le surplus régional de biomasse provoqué par la présence de fronts dans le CCE ainsi que les incertitudes de cette évaluation. J'ai ainsi pu montrer que les fronts peuvent contribuer de façon disproportionnée au bilan régional de biomasse des diatomées et du zooplancton : pour l'estimation haute de la surface des fronts (40%), leur contribution à la biomasse régionale s'élève à presque 50%. L'impact sur les taux biologiques, qui ont des relations non-linéaires avec la concentration, pourrait être encore plus important.

La principale source d'erreur de cette extrapolation est la définition des fronts par des critères physiques. En effet, l'écart entre l'échelle du signal biologiques et l'échelle du signal physique provoque deux effets contraires sur l'estimation de l'impact régional des fronts : l'intensité de la réponse biologique est sous-estimée (dilution des pics biologiques, très étroits, dans la moyenne dans le front "physique", plus large) mais la surface des fronts (estimée par le HI) est surestimée. Je discuterai des implications de ces observations dans la partie Perspectives.

4 Résumé du chapitre

Points clés du chapitre 6

Dans ce chapitre, j'analyse des données in-situ collectées lors de campagnes dans l'upwelling de Californie.

- Je montre que la majorité des fronts échantillonnés sont associés à un pic de la biomasse totale du phytoplancton et du zooplancton (Fig. 6.6, panneau de droite) mais que certains agissent comme des barrières séparant deux communautés distinctes (Fig. 6.6, panneau de gauche).
- Je montre que le pic de la biomasse totale est accompagné d'une modification de la structure de la communauté liée aux réponses différentielles des groupes de plancton. Les diatomées et plusieurs taxa de zooplancton (copépodes, chaetognathes, appendiculaires) ont des abondances plus élevées dans les fronts. Les cyanobactéries ont tendance à avoir des abondances plus faibles les fronts, et les autres groupes de phytoplancton ont des réponses variables.
- Je montre que l'organisation spatiale des communautés planctoniques frontales est extrêmement complexe et se produit à une échelle spatiale très fine. Cette structure ne peut pas être expliquée uniquement par une réponse à l'apport de nutriments et implique d'autres processus comme des interactions biotiques ou le transport.
- En utilisant la distribution des fronts dérivée de données satellites, je montre que les fronts contribuent significativement au bilan régional de biomasse des diatomées et du zooplancton. Je quantifie les incertitudes liées à ce calcul, et je montre qu'elles sont principalement liées à la fine échelle des signaux physique et biologique des fronts étudiés.

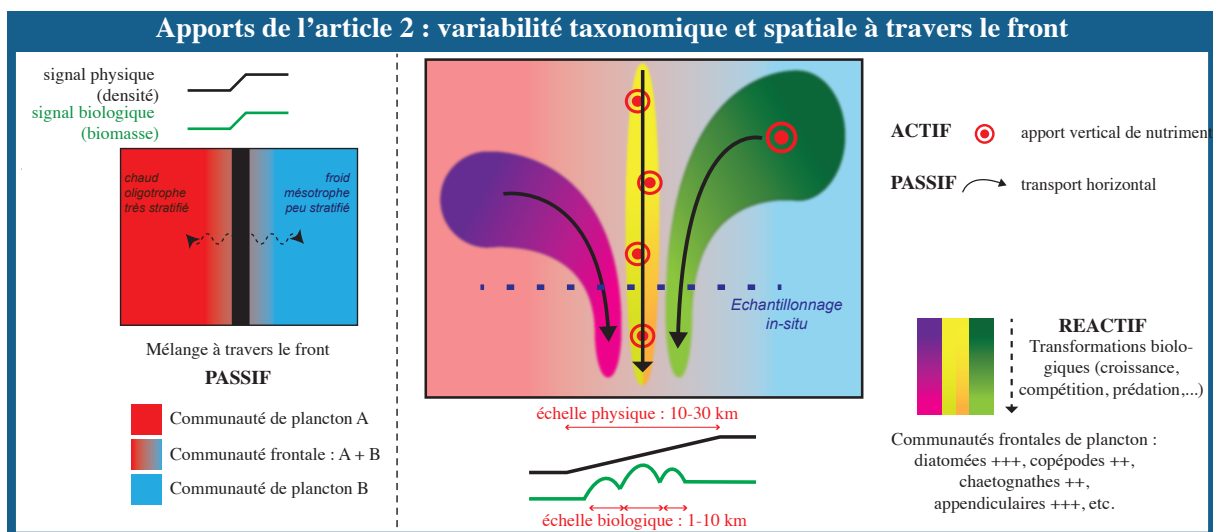


FIGURE 6.6 – Apports de l'article 2 : la complexité de la structure taxonomique et spatiale à travers les fronts est liée à l'influence combinée des processus actifs, passifs et réactifs

Discussion

Sommaire

1	Résumé de l'article 1	34
2	Article 1 - <i>Plankton community response to fronts : winners and losers</i>	34
3	Résumé du chapitre	58

Les deux études menées dans cette thèse concernent des systèmes frontaux très différents : l'étude de modélisation porte sur des fronts de mésoéchelle (environ 20-30 km de large) dans un courant de bord ouest quasi-permanents, alors que l'étude in-situ porte sur des fronts de sous-mésoéchelle (environ 10 km de large) transitoires (persistant quelques semaines à quelques mois) dans un upwelling de bord est. L'étude de modélisation inclut deux fronts (un front subtropical et un front subpolaire) présents toute l'année, ce qui permet d'appréhender en quoi les communautés frontales se distinguent dans différents environnements (oligotrophe et eutrophe) et pour différentes saisons. L'étude in-situ concerne l'analyse de 10 fronts très proches géographiquement mais échantillonnés lors de quatre campagnes ayant eu lieu des années différentes et à des saisons différentes (juin à octobre). Les deux études ont une résolution spatiale suffisante pour résoudre les fronts analysés, et une résolution taxonomique relativement élevée incluant plusieurs groupes fonctionnels et classes de taille de phytoplancton et de zooplancton.

Ces deux études ont été menées avec des collaborateurs différents aux expertises complémentaires, qui m'ont permis d'utiliser des outils très différents. Bien qu'elles puissent être comprises indépendamment l'une de l'autre, leur confrontation est un exercice intéressant qui permet de dégager les éléments robustes de chacune.

1 Effet des fronts sur la structure taxonomique des communautés des plancton.

Les données empiriques et le modèle incluent tous les deux une description détaillée du phytoplancton et du zooplancton qui ne sont cependant pas strictement équivalentes. Dans cette section, je vais donc identifier dans quelle mesure les taxa des données in-situ et les types du modèle sont comparables, et examiner ce que cette comparaison apporte à la compréhension du sujet.

1.1 Fronts "pics" et fronts "transition"

La signature biologique des fronts peut-être décrite de deux façons : d'abord, ils peuvent former une zone de transition entre deux milieux contrastés ; ensuite, ils peuvent avoir une épaisseur et former un milieu distinct, généralement associé à un pic de biomasse.

Il est important de noter que ces deux caractéristiques ne sont pas mutuellement exclusives : ainsi, la majorité des fronts de l'étude empirique représentent une transition entre une communauté planctonique très productive (côté côtier, eau froide récemment upwellée) et une communauté planctonique peu productive (eau chaude océanique oligotrophe) avec entre les deux une troisième communauté frontale encore plus productive que le côté "froid" associée à des pics de biomasse. Ces cas correspondent donc à des fronts pics situés dans un arrière-plan asymétrique. Ils s'opposent donc à la fois aux fronts de transition purs (pas de troisième milieu avec pic de biomasse) et aux fronts pics purs (arrière-plan homogène, c'est-à-dire que les côtés chaud et froid du front ont des communautés planctoniques à la composition et biomasse totale sensiblement équivalentes).

Il est également important de noter que la distinction entre pic et transition dépend de l'échelle spatiale considérée et de la résolution des données. Ainsi, dans l'étude de modélisation, les fronts sont des pics "purs" à l'échelle locale (100 km), mais à l'échelle du bassin (1 000 km), la région frontale du courant de bord ouest est une transition "pure" entre les gyres subpolaire et subtropicale.

1.2 Phytoplancton

Les principaux groupes fonctionnels de phytoplancton (cyanobactéries, coccolithophores, diatomées et dinoflagellés) sont définis de la même façon dans le modèle et les données empiriques. Le modèle comporte cependant des classes de taille à l'intérieur des groupes, et les données empiriques comportent des groupes additionnels qui ne sont pas inclus dans le modèle. Il est cependant important de noter que les dinoflagellés sont mixotrophes, mais que, l'HPLC est basée sur les pigments photosynthétiques et ne capture pas entièrement la dynamique de ces organismes. De plus, le modèle inclut un groupe de pico-eucaryotes photosynthétiques qui n'est pas quantifié de façon isolée par les données empiriques bien que ces organismes soient mesurés par deux instruments différents : l'HPLC ne distingue pas de classes de taille (c'est-à-dire que chaque groupe peut inclure du pico, nano, micro-phytoplancton), et la cytométrie de flux ne distingue pas les pico-eucaryotes photosynthétiques des pico-eucaryotes hétérotrophes. Malgré ces différences dans la représentation du phytoplancton, des résultats robustes émergent.

Certains groupes de phytoplancton ont des réponses systématiques aux fronts, qui changent très peu en fonction de la région (Bord Ouest ou Upwelling), de la latitude (les 2 fronts de bord ouest) ou de la saison. C'est le cas des diatomées, qui ont presque systématiquement des concentrations beaucoup plus élevées dans les fronts qu'à l'extérieur des fronts, et des cyanobactéries, qui ont généralement des valeurs légèrement plus faibles dans les fronts. Si l'effet stimulant des fronts sur les diatomées est bien connu depuis plusieurs décennies (cf les références dans le chapitre État de l'art), les études incluant des cyanobactéries signalent généralement un effet "transition" (qui est également présent dans plusieurs des fronts in-situ mais pas dans les simulations numériques) et non un effet inhibant.

Les autres groupes de phytoplancton ont des réponses beaucoup plus variées, c'est à dire qu'elles dépendent des conditions dans lesquelles se trouve le front (saison et province biogéochimique). Dans le courant de bord ouest, les coccolithophores (ou prymnésiphytes) augmentent en été dans le front subtropical, diminuent au printemps dans le front subpolaire et n'ont pas de variation dans les autres cas ; dans l'upwelling de bord est, ils augmentent légèrement dans la majorité des fronts (échantillonnés en été, c'est-à-dire pendant la saison d'upwelling) et diminuent dans l'un des fronts (échantillonné pendant l'automne). Ainsi, les coccolithophores semblent être particulièrement sensibles aux conditions environnementales. Les dinoflagellés ont généralement des valeurs plus élevées dans les fronts, mais cette tendance s'inverse occasionnellement comme dans le front subpolaire au printemps ou dans certains fronts du CCE ; ces effets sont relativement modestes comparés aux "marées rouges" parfois observées dans les fronts (Franks, 1992; Pitcher et al., 1998). En revanche, l'effet des fronts sur les organismes diazotrophes, dont l'association avec les fronts a été montré par une étude (Benavides et al., 2021) n'a été exploré ni dans le modèle ni dans les données empiriques.

La mesure du phytoplancton par HPLC permet de distinguer des groupes fonctionnels de phytoplancton qui ne sont pas représentés dans le modèle (Pélagophytes, Chlorophytes et Cryptophytes) et révèle que ces groupes ont des comportements similaires aux coccolithophores et aux dinoflagellés, avec des réponses positives à certains fronts du CCE et négatives à d'autres.

Le modèle permet aussi d'analyser comment l'effet des fronts varie en fonction de la taille à l'intérieur des groupes fonctionnels. Cet effet dépend principalement des relations allométriques utilisées pour paramétriser les taux de croissance : les grandes tailles sont ainsi plus sensibles à la concentration des nutriments et augmentent plus que les petites tailles dans les fronts. Il est important de noter que la version du modèle DARWIN utilisée pour ces simulations n'inclue pas de niches thermiques, c'est-à-dire que tous les groupes de plancton ont la même température optimale. Les contrastes dans la distribution spatiale des différents groupes sont donc uniquement dûs aux contrastes dans la concentration des nutriments. L'inclusion de l'effet de la température, implémentée dans la nouvelle version de Dutkiewicz et al. (2020) (à 350 types de phytoplancton), pourrait amplifier les différences de composition entre les communautés des côtés chaud et froid.

Du point de vue de la communauté de phytoplancton, deux cas de figure existent ainsi pour les fronts "pics" : dans certains cas tous les groupes de phytoplancton ont une réponse positive aux fronts, et dans d'autres cas (fronts de bord ouest au printemps et front A dans le CCE) il y a une opposition entre la réponse des diatomées (augmentation) et la réponse des autres groupes (réponse négligeable ou dimi-

nution). Le second cas suggère que des interactions biotiques complexes pourraient être à l'origine des réponses différentielles des divers groupes. Ces interactions ont été identifiées comme de la prédation partagée et de l'auto-ombrage dans les simulations numériques, mais leur validation empirique nécessiterait de mesurer les taux de croissance et de broutage in-situ.

1.3 Zooplancton

Le modèle inclut 16 classes de taille de zooplancton mais pas de véritables groupes fonctionnels : les pseudo-groupes des "herbivores" et "omnivores/carnivores" ont été définis selon la nature des proies consommées, mais il n'y a pas de différence de paramétrisation entre eux (excepté l'effet allométrique de la taille). À l'inverse, les données empiriques distinguent les taxa selon leur morphologie, chaque taxa pouvant inclure des organismes aux tailles très différentes. Autrement dit, dans l'espace des traits en deux dimensions (fonction/taille), le zooplancton est projeté sur l'axe des tailles dans le modèle et sur l'axe des fonctions dans les données in-situ. Il est donc délicat de comparer directement les résultats des deux études. Il est également important de garder à l'esprit que le filet utilisé pour la mesure du zooplancton collecte uniquement les organismes d'une taille supérieure à 200 μm .

Néanmoins, il est possible d'effectuer certaines correspondances entre les taxa et les types selon leur position dans le réseau trophique. Les "mésobrouteurs" des données empiriques peuvent être assimilés aux "carnivores/omnivores" de 30 à 500 μm de l'étude de modélisation car ils consomment tous principalement du micro-phytoplancton (coccolithophores, diatomées et dinoflagellés). Le modèle comme les données empiriques montrent une forte augmentation de biomasse de ces organismes dans les fronts, qui peut être attribuée à une augmentation du taux de croissance dans le modèle. Ce résultat a été montré par plusieurs études dans le cas des copépodes, qui sont l'un des taxa constitutifs de ce groupe (cf les références dans le chapitre État de l'art).

Les "carnivores" des données empiriques peuvent être assimilés aux "carnivores" de plus de 500 μm du modèle car ils consomment tous principalement d'autres zooplancton. La réponse des "carnivores" des données empiriques est plus intense que les "carnivores" du modèle.

En revanche, bien qu'ils consomment tous du pico-phytoplancton, il n'y a pas d'équivalence possible entre les "herbivores" de moins de 20 μm de l'étude de modélisation et les "pico-brouteurs" des données empiriques. En effet, les "pico-brouteurs" des données empiriques sont des Rhizaria et des tuniqueés d'une taille supérieure à 200 μm et ils ne sont pas représentés dans le modèle. Les Rhizaria sont un groupe très particulier en raison de leur morphologie et des symbioses qu'ils forment presque systématiquement avec d'autres organismes ; leur rôle écologique est encore très mal connu et ils ne sont donc pas encore communément intégrés aux modèles numériques (Biard, 2015). Les tuniqueés (appendiculaires, salpes, doliolides et pyrosomes) ont un mode de vie très particulier, non seulement parce qu'ils se nourrissent en filtrant l'eau (et ont donc des taux d'ingestion très élevés par rapport à d'autres organismes prédateurs comme les copépodes) mais aussi parce qu'ils peuvent se reproduire de façon asexuée, ce qui leur permet d'atteindre des taux de croissance extrêmement élevés lorsque les conditions sont favorables (Capitanio and Esnal, 1998). Or, les données empiriques suggèrent que les fronts représentent justement des conditions favorables pour ces organismes, en particulier les appendiculaires, qui ont des augmentations de biomasse spectaculaires

dans les fronts et pourraient contribuer de façon disproportionnée à l'export de carbone (Lombard et al., 2009)

Le modèle comporte également des petits herbivores, dont l'équivalent le proche dans les données empiriques est le micro-zooplancton (ciliés, flagellés, et petits Rhizaria), qui n'a pas été mesuré lors des campagnes CCE-LTER. Le modèle suggère que ces organismes pourraient avoir une concentration plus faible dans les fronts en réponse à la diminution de l'abondance de leurs proies (le pico-phytoplancton), ce qui devra être vérifié par des études empiriques ultérieures.

Ainsi, la comparaison des simulations numériques et des données empiriques permet de valider certains résultats et suggère que la représentation du zooplancton dans le modèle n'est pas assez sophistiquée pour correctement décrire l'effet des fronts.

2 Effet des fronts sur la structure spatio-temporelle des communautés de plancton

En première approximation, j'ai considéré les fronts comme des structures homogènes, définies par des critères physiques (gradient de densité), et j'ai décrit les différences entre les communautés planctoniques à l'intérieur des fronts et à l'extérieur (dans l'arrière-plan). Ces hypothèses ont été faites de manière plus ou moins implicite dans la majorité des études publiées au cours des dernières décennies. Cependant, il existe en réalité des hétérogénéités à l'intérieur des fronts à la fois à travers les fronts et le long des fronts. Je m'intéresse ici à l'échelle spatiale de ces hétérogénéités.

2.1 Variabilité à travers le front

L'analyse des transects dans le CCE a permis de mettre en évidence l'existence d'hétérogénéités intra-frontales à travers le front, c'est-à-dire que les distributions des différents taxa de plancton ne sont pas parfaitement alignés entre eux, et ne sont pas non plus parfaitement alignés avec le signal physique (gradient de densité). Plus spécifiquement, j'ai pu quantifier cette variabilité pour deux paramètres : la position des maxima (de biomasse ou des gradients) et la largeur des pics. Il est en particulier remarquable que des écarts existent non seulement entre des taxa très différents (par exemple les chaetognathes, qui sont des carnivores consommant du zooplancton, et les appendiculaires, qui sont des filtreurs consommant des bactéries) mais également entre des taxa de plancton aux rôles écologiques similaires (comme les copépodes et les euphausiacés, qui sont des méso-brouteurs consommant des diatomées) et entre des proies et leurs prédateurs. Ce résultat suggère que des interactions biotiques complexes, liées à des différences subtiles entre ces taxa, contribuent à décorrélérer leur distribution spatiale.

Ces résultats nous invitent à revisiter la question de la variabilité cross-frontale dans le modèle, qui n'avait pas été initialement abordée dans l'étude de modélisation. Pour cela, il est possible de réaliser des "transects virtuels" et d'examiner comment la biomasse est distribuée à travers les fronts (Fig. 7.1).

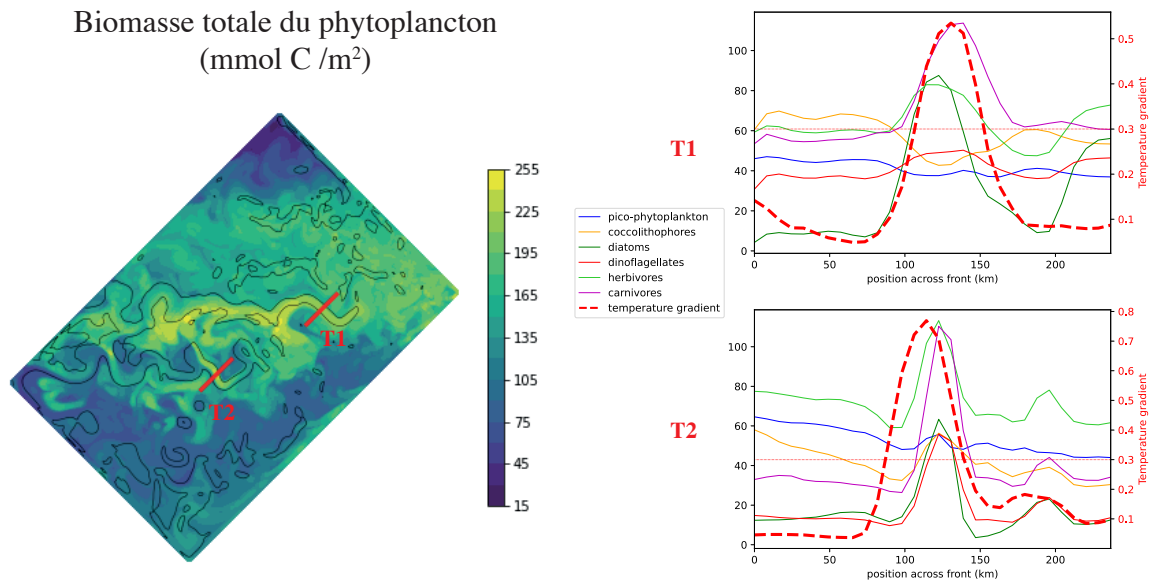


FIGURE 7.1 – Distribution du plancton à travers les fronts dans le modèle GYRE-DARWIN (snapshot, mi-février). La biomasse du plancton est intégrée verticalement entre 0 et 186 m. Les lignes horizontales rouges correspondent au seuil du gradient de température utilisé pour définir les fronts.

Dans les sections T1 (front subpolaire) et T2 (front subtropical), les pics de biomasse (maxima ou minima) sont décalés du pic du gradient de température de un ou deux cellules de la grille, soit 10-20 km. En revanche, les pics des différents groupes de phytoplancton et de zooplancton sont alignés les uns avec les autres et ont la même largeur. Dans la section T1, les pics de biomasse ont la même échelle que le pic de gradient, mais dans la section T2, les pics de biomasse sont plus étroits que le pic de gradient.

Ainsi, de la variabilité cross-frontale est présente dans le modèle mais elle est moins marquée que dans les données in-situ. Surtout, les pics de biomasse sont cohérents entre eux dans le modèle mais pas dans les données empiriques, ce qui suggère qu'il existe des mécanismes dans l'océan capables de découpler la distribution des différents groupes de plancton.

Dans la majorité des publications sur les conséquences biologiques des fronts, les hétérogénéités de la distribution spatiale sont uniquement mentionnées en appui de l'hypothèse d'un apport de nutriment, lorsque les pics de phytoplancton sont situés du côté moins dense du front (c'est-à-dire alignés avec la branche ascendante de la circulation cross-frontale agéostrophique). Cela est en partie lié au fait que les fronts sont souvent définis de façon imprécise, ou à partir de définitions rigides sur les masses d'eau qui ne prennent pas en compte la variabilité fine des fronts. De même, les décalages entre les pics de phytoplancton et de zooplancton sont très rarement discutés (voir par exemple les figures 2.5 et 2.11 dans le chapitre *ÉTAT DE L'ART*).

Dans l'une des rares études portant sur l'échelle spatiale des signaux biologiques et physiques dans les fronts, Franks (1992) montre que la taille des patches de chlorophylle n'est pas corrélée avec le rayon de Rossby des fronts. L'auteur suggère que la distribution de la chlorophylle n'est donc pas uniquement contrôlée par l'apport agéostrophique de nutriments, mais qu'il existe d'autres processus capables de décorrélérer cet apport de la distribution observée (comme les courants ou les interactions trophiques dans

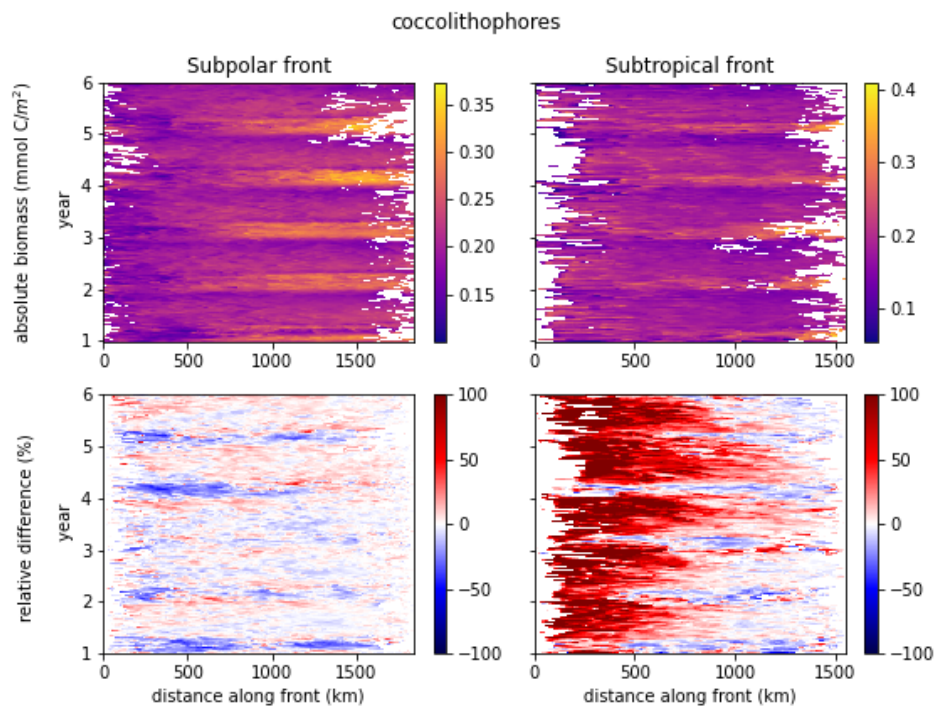


FIGURE 7.2 – Distribution des coccolithophores le long de chaque front dans le modèle GYRE-DARWIN. Valeur absolue de la biomasse (première rangée) et différence relative entre chaque front et son arrière-plan (deuxième rangée).

l'écosystème).

2.2 Variabilité le long du front

Dans l'étude de modélisation initiale, l'effet total des fronts a été quantifié en moyennant les données le long de chaque front. Il est cependant important de noter qu'il existe des disparités spatiales le long des fronts. Ainsi, la valeur absolue de la biomasse et l'écart relatif entre le front et l'arrière-plan peuvent être très différents entre la partie Ouest du front (en amont de l'écoulement) et la partie Est (en aval de l'écoulement). C'est notamment le cas de coccolithophores, des diatomées, et des dinoflagellées, pour lesquelles l'augmentation de biomasse dans le front subtropical est concentrée dans la partie amont (Fig. 7.2, 7.3 et 7.4).

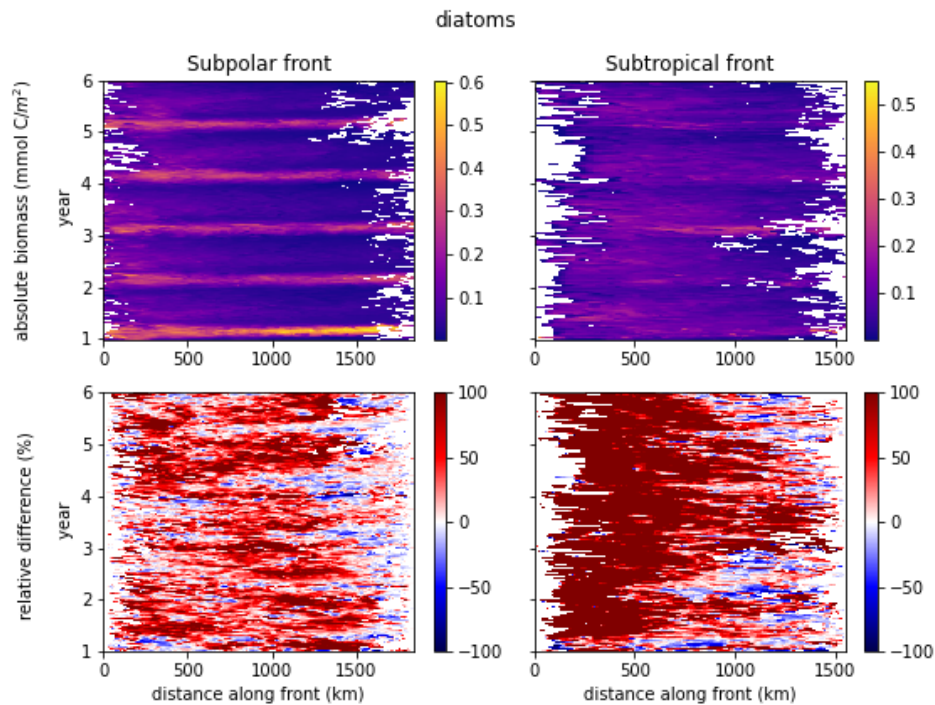


FIGURE 7.3 – Distribution des diatomées le long de chaque front dans le modèle GYRE-DARWIN. Valeur absolue de la biomasse (première rangée) et différence relative entre chaque front et son arrière-plan (deuxième rangée).

Cette observation a d'importantes implications pour la stratégie de collecte des données in-situ et leur interprétation. Si l'effet d'un front dépend de l'endroit où il est échantillonné, les données collectées lors d'un unique transect à travers un front ne sont pas nécessairement représentatives du reste du front. Afin d'évaluer l'effet d'un front de façon quantitative, il faut d'abord déterminer si de la variabilité le long du front existe, et si c'est le cas adapter l'échantillonnage pour la prendre en compte. Cela peut être fait par exemple en réalisant plusieurs transects parallèles, ou encore en effectuant un échantillonnage continu, soit à bord du navire (ce qui présente généralement l'inconvénient d'être limité à la surface), soit à l'aide d'instruments tractés (qui sont généralement limités dans le détail des informations collectées).

Dans la littérature existante, la distribution du plancton le long des fronts est rarement mesurée, et même quand elle est mesurée elle n'est pas toujours examinée en détail. Par exemple, Claustre et al. (1994) notent que les 2 transects effectués en parallèles à travers le front sont similaires qualitativement et ils en concluent que le front est homogène dans cette direction ; la priorité était donnée à la variabilité à travers le front et les données du second transect ne sont pas publiées. Ces hypothèses commencent à être remises en cause (par exemple par [Gangrade & Franks, in review], qui sera discutée dans le chapitre Perspectives).

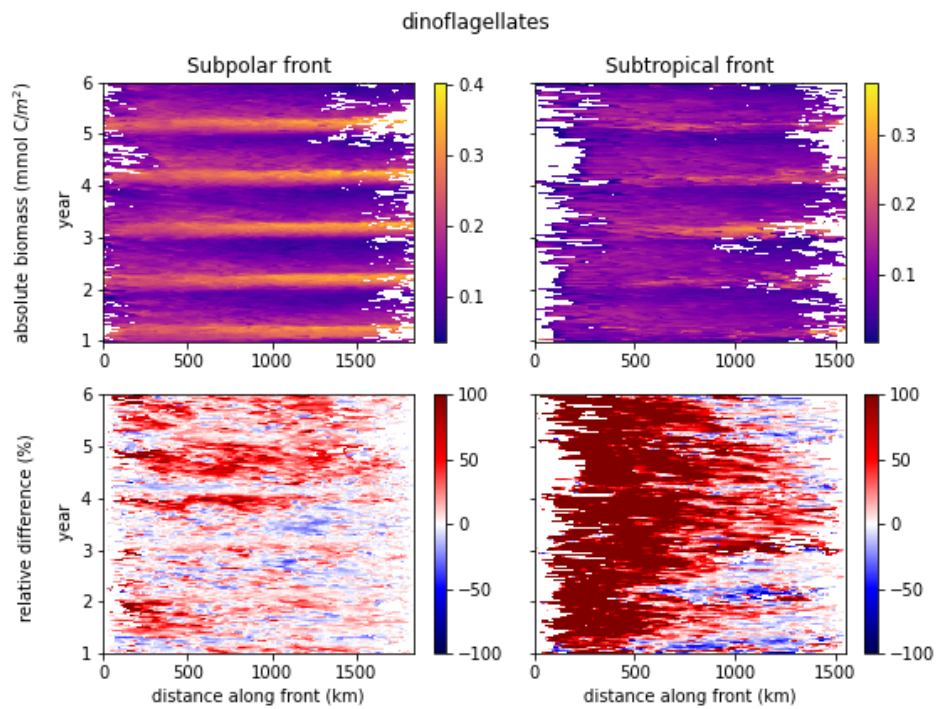


FIGURE 7.4 – Distribution des dinoflagellés le long de chaque front dans le modèle GYRE-DARWIN. Valeur absolue de la biomasse (première rangée) et différence relative entre chaque front et son arrière-plan (deuxième rangée).

3 Résumé du chapitre

Points clés

Dans ce chapitre, je compare les résultats obtenus par modélisation (chapitre 5) aux résultats obtenus par voie empirique (chapitre 6).

- Malgré les différences entre la représentation du plancton dans les deux études, il existe des équivalences qui permettent de faire émerger quelques résultats robustes.
- Les diatomées ont systématiquement des concentrations plus élevées dans les fronts ; les cyanobactéries ont généralement des concentrations plus faibles dans les fronts ; les autres groupes de phytoplancton ont des réponses qui varient selon la région et la saison.
- Les méso-brouteurs (c'est-à-dire essentiellement les copépodes de 50-500 μm) et les carnivores augmentent presque systématiquement dans les fronts.
- Certains groupes de zooplancton ne peuvent pas être comparés car ils ne sont inclus que dans une approche : le modèle détecte une diminution du nano-plancton dans les fronts et les données empiriques détectent une augmentation des organismes filtreurs.
- Les données empiriques montrent l'existence d'une variabilité cross-frontale à fine échelle spatiale et taxonomique qui n'est pas simulée par le modèle
- Une approche Lagrangienne pourrait être pertinente pour démêler le rôle du transport et des interactions biotiques dans la génération de la variabilité spatio-temporelle des fronts. Ce point sera approfondi dans la partie Perspectives
- L'effet des fronts est très variable à des échelles spatio-temporelles diverses, allant du cycle saisonnier à quelques jours, et des contrastes intra-régionaux à l'échelle globale. L'estimation de l'effet global des fronts ne peut donc pas se faire uniquement à partir de données in-situ mais nécessite l'utilisation de données satellite. Cette approche sera présentée dans la partie Perspectives

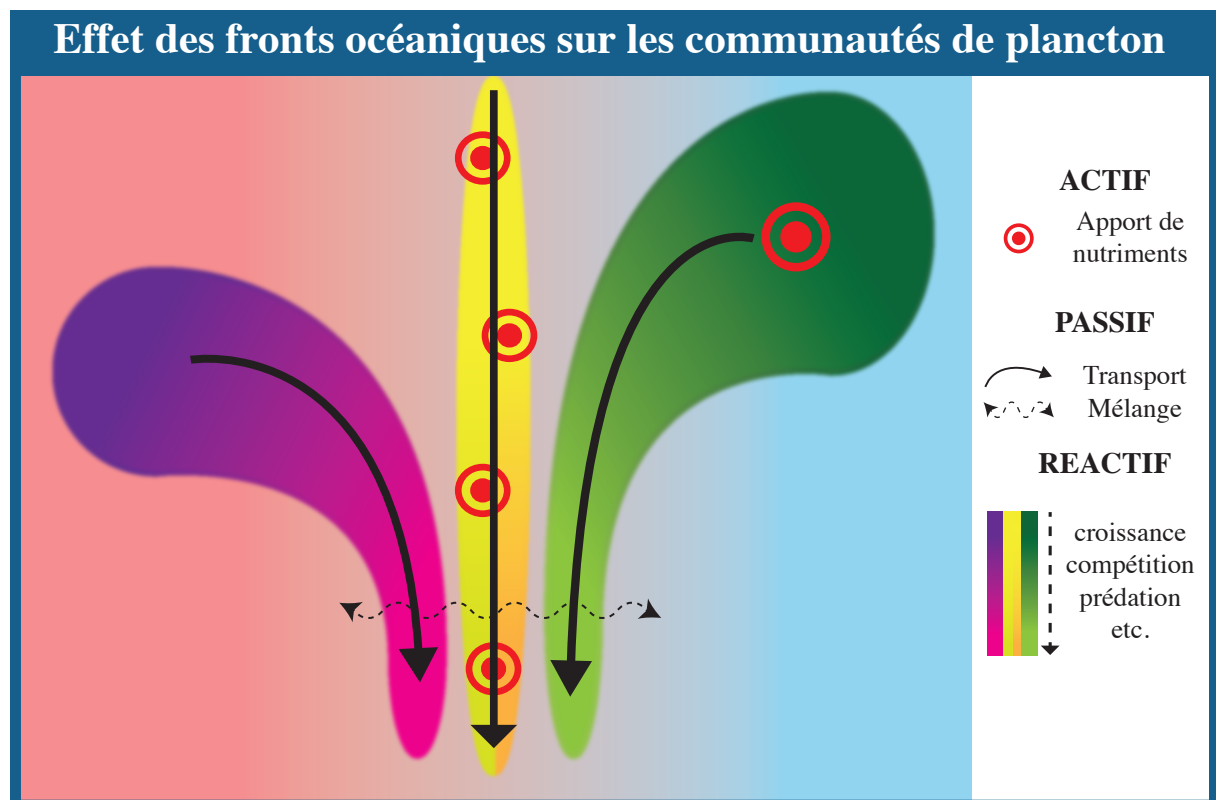
Conclusion

1 Résumé des résultats

Le rôle des fronts océaniques dans le fonctionnement des océans a été progressivement clarifié au cours des 30 dernières années par des avancées théoriques réalisées avec des modèles numériques et la collecte de données empiriques in-situ et satellite. Cet effort de recherche a principalement été dirigé d'une part sur la génération des blooms de diatomées au niveau des fronts et d'autre part sur l'influence des fronts sur les prédateurs supérieurs. Pendant cette thèse, j'ai étudié l'effet des fronts sur les autres composantes du plancton et évalué le rôle des processus réactifs et passifs afin d'élaborer un modèle mécanistique plus complet de l'effet des fronts sur les communautés planctoniques :

Points clés

- La circulation agéostrophique frontale injecte des nutriments dans la couche euphotique de certains fronts
- Les diatomées se développent en quelques jours suite à cet apport de nutriments
⇒ PROCESSUS ACTIF
- Le développement des diatomées peut avoir des effets néfastes sur les autres groupes de phytoplancton par deux processus réactifs : la prédation partagée et l'auto-ombrage
⇒ PROCESSUS RÉACTIFS
- Le zooplancton se développe en réponse aux variations de la disponibilité de leurs proies en quelques jours à quelques semaines
⇒ PROCESSUS RÉACTIFS
- Les communautés de plancton sont mélangées à travers le front et advectées le long du front. Elles continuent à évoluer au cours de leur transport par les courants. L'élucidation du rôle du transport implique l'adoption d'une perspective Lagrangienne.
⇒ PROCESSUS PASSIFS
- Le couplage entre les processus actifs, passifs et réactifs génère une structure taxonomique et spatiale complexe à une échelle très fine.
- L'effet d'un front dépend de ses caractéristiques physiques, mais aussi de son contexte géographique et saisonnier. Il peut de plus varier à des échelles de temps très courtes et le long de ce front. La quantification de l'effet global des fronts implique donc l'utilisation de données satellites.



2 **Recommandations à la communauté scientifique**

Le niveau de détail des données que j'ai utilisées pendant cette thèse a été suffisant pour faire émerger un certain nombre de résultats. Ils ont toutefois été limités par les points suivants, qu'il conviendrait de faire évoluer dans les observations et modèles futurs :

Recommandations à la communauté scientifique

- La représentation du phytoplancton en deux dimensions (taille et groupe fonctionnel) dans le modèle était adéquate. Elle pourra être améliorée en incluant les organismes diazotrophes, ce qui vient d'être réalisé dans la dernière version du modèle DARWIN (Dutkiewicz et al., 2021).
- La représentation du zooplancton en 16 classes de taille dans le modèle a permis de faire émerger des interactions trophiques indirectes (prédation partagée). La représentation des groupes fonctionnels pourra être améliorée en adaptant les paramétrisations aux spécificités des différents groupes (par exemple les filtreurs, les protistes, etc.).
- La résolution taxonomique des données in-situ utilisée dans cette thèse était remarquable, mais elle pourra être améliorée de deux façon : d'abord, on pourra collecter l'ensemble de la communauté planctonique, en incluant les organismes difficile à mesurer (comme le micro-zooplancton, les organismes non-pigmentés et les organismes fragiles gélatineux et Rhizaria) et les organismes de très petite taille (bactéries hétérotrophes et virus). Cela nécessitera la combinaison de plusieurs instruments, incluant l'HPLC et les filets, mais aussi l'imagerie in-situ, la cytométrie de flux et la génomique. Ensuite, on pourra distinguer des classes de taille dans chaque groupe fonctionnel, par exemple en utilisant des systèmes de filtres superposés.
- L'étude empirique des interactions biotiques nécessite d'une part la mise en oeuvre d'expériences d'incubation pour tester l'hypothèse d'une réponse active aux injections de nutriments et d'autre par la mesure in-situ des taux de croissance et de broutage pour déterminer si le plancton est contrôlé par des processus bottom-up ou top-down (Dugenne et al., 2020).
- La résolution horizontale et verticale des simulations numériques ou des données in-situ doit être adaptée au système frontal étudié afin de capturer toute la variabilité existant à fine échelle. En particulier, la collecte de données en subsurface est indispensable dans les régions comportant un DCM (Deep Chlorophyll Maximum). Une résolution verticale de l'ordre de 1-10m pourrait permettre d'étudier les interactions proies/prédateurs de façon plus fine.
- Le profil de vitesse horizontale à travers le front (mesurée in-situ par ADCP ou à l'avenir par altimétrie, lorsque la résolution sera suffisante) pourrait également affiner la définition physique du front. Il serait en particulier intéressant de déterminer si le pic de vitesse (c'est-à-dire le centre du jet) coïncide avec le pic de gradient de densité et/ou avec les pics de biomasse.

Perspectives

Sommaire

1	Effet des fronts sur la structure taxonomique des communautés des plancton.	112
1.1	Fronts "pics" et fronts "transition"	112
1.2	Phytoplancton	112
1.3	Zooplancton	114
2	Effet des fronts sur la structure spatio-temporelle des communautés de plancton . . .	115
2.1	Variabilité à travers le front	115
2.2	Variabilité le long du front	117
3	Résumé du chapitre	120

Au cours de ma thèse, j'ai mis en évidence un certain nombre de limitations méthodologiques liées à la variabilité spatio-temporelle des fronts. Je présente ici deux études que je viens d'initier afin de compléter mes résultats : la caractérisation de l'influence de l'histoire des masses d'eau et la quantification de l'effet des fronts sur la chlorophylle satellite.

1 Influence de l'histoire des masses d'eau : adoption d'une perspective Lagrangienne

Le transport horizontal affecte les communautés planctoniques de manière complexe car l'échelle de temps associée à ce transport est similaire voire plus rapide que les échelles de temps biologiques. En effet, les courants géostrophiques associés aux structures de sous-mésoéchelle sont typiquement de l'ordre de 50 km/jour, c'est-à-dire qu'une masse d'eau ne met que quelques jours pour aller d'un bout à l'autre d'un front de quelques centaines de kilomètres (de Verneil et al., 2019). En comparaison, le temps de doublement des populations de diatomées est de quelques jours ; les valeurs des autres groupes de phytoplancton sont moins bien contraintes mais leur croissance est généralement plus lente. Le temps

de doublement des populations de zooplancton est extrêmement variable, et peut aller de quelques jours pour les taxa capables de reproduction asexuée (comme les tuniqueés ou le micro-zooplancton) à plusieurs semaines voire plusieurs mois pour les organismes plus complexes comme les crustacés et les carnivores.

Le transport horizontal a donc pour effet de découpler spatialement la zone d'injection des nutriments de la zone d'accumulation de la biomasse du phyto- et du zooplancton. Afin de comprendre le rôle des injections de nutriments et du transport dans la structure des communautés planctoniques, il est ainsi nécessaire de prendre en compte l'histoire des masses d'eau, c'est-à-dire non seulement leur origine géographique, mais aussi le temps écoulé depuis une éventuelle injection de nutriments (Chabert et al., 2021; Hernández-Carrasco et al., 2020). La reconstitution de cette histoire s'appuie sur plusieurs éléments : les caractéristiques hydrographiques des masses d'eau, leurs trajectoires Lagrangiennes, et la dynamique temporelle des sources de nutriments.

Dans les fronts du CCE, il existe deux types de sources de nutriments : l'upwelling côtier (qui est bien connu, et dont l'intensité est communément quantifiée par divers indices), et les structures de (sous)-mésoséchelle (incluant les eddies et les fronts, qui sont très difficile à mesurer en raison de leur forte variabilité spatio-temporelle). Etant donné les dimensions des fronts du CCE et les échelles de temps impliquées, il est peu probable que les accumulations de biomasse observées lors des transects soit le résultat des injections de nutriments par la circulation frontale ; cette hypothèse est de plus impossible à tester à partir des informations limitées collectées lors des campagnes. En revanche, l'hypothèse d'un effet de l'upwelling côtier peut être testée beaucoup plus facilement.

Dans un article récemment soumis au *Journal of Geophysical Research : Oceans*, [Gangrade & Franks, in review] s'intéressent ainsi à l'origine spatio-temporelle des masses d'eau à proximité du front E, qui est inclu dans la méta-analyse que j'ai effectuée. Ils montrent ainsi que les patchs de chlorophylle observés dans ce front peuvent être reliés à des pulses de nutriments se produisant à la côte quelques jours plus tôt. Afin de profiter de nos expertises complémentaires sur ce sujet, j'ai ainsi mis en place une collaboration avec l'auteur de cet article, Shailja Gangrade, étudiante au Scripps Institution of Oceanography (SIO). Notre objectif est de comprendre l'influence de l'histoire des masses d'eau sur la structure taxonomique et spatiale du phytoplancton et du zooplancton (Fig. 9.1). Pour cela, nous avons mis en place une méthodologie qui décrit l'histoire des masses d'eau par plusieurs éléments. D'abord, la signature physico-chimique de l'eau permet d'identifier sa source et de distinguer l'eau provenant du California Current (CC) et du California Undercurrent (CU) (Fig. 9.2). Ensuite, l'analyse des trajectoires Lagrangienne permet d'identifier l'origine spatio-temporelle des parcelles d'eau de chaque station des transects (Fig. 9.3), qui met en évidence la convergence de masses d'eau provenant de la côte et du large. Ainsi, les stations situées dans la partie Est des transects sont principalement de l'eau du CU provenant de la côte, et peuvent être influencées par la variabilité temporelle de l'upwelling. Les stations situées dans la partie Ouest des transects sont principalement de l'eau du CC provenant du large et peuvent être influencées par d'autres processus (comme la présence d'eddies). Les stations frontales sont issues du mélange du CC et du CU, pouvant en outre être influencées par les injections frontales de nutriments. La description de la contribution de ces divers processus aux fines échelles biologiques fera l'objet d'une publication qui est actuellement en cours de préparation.

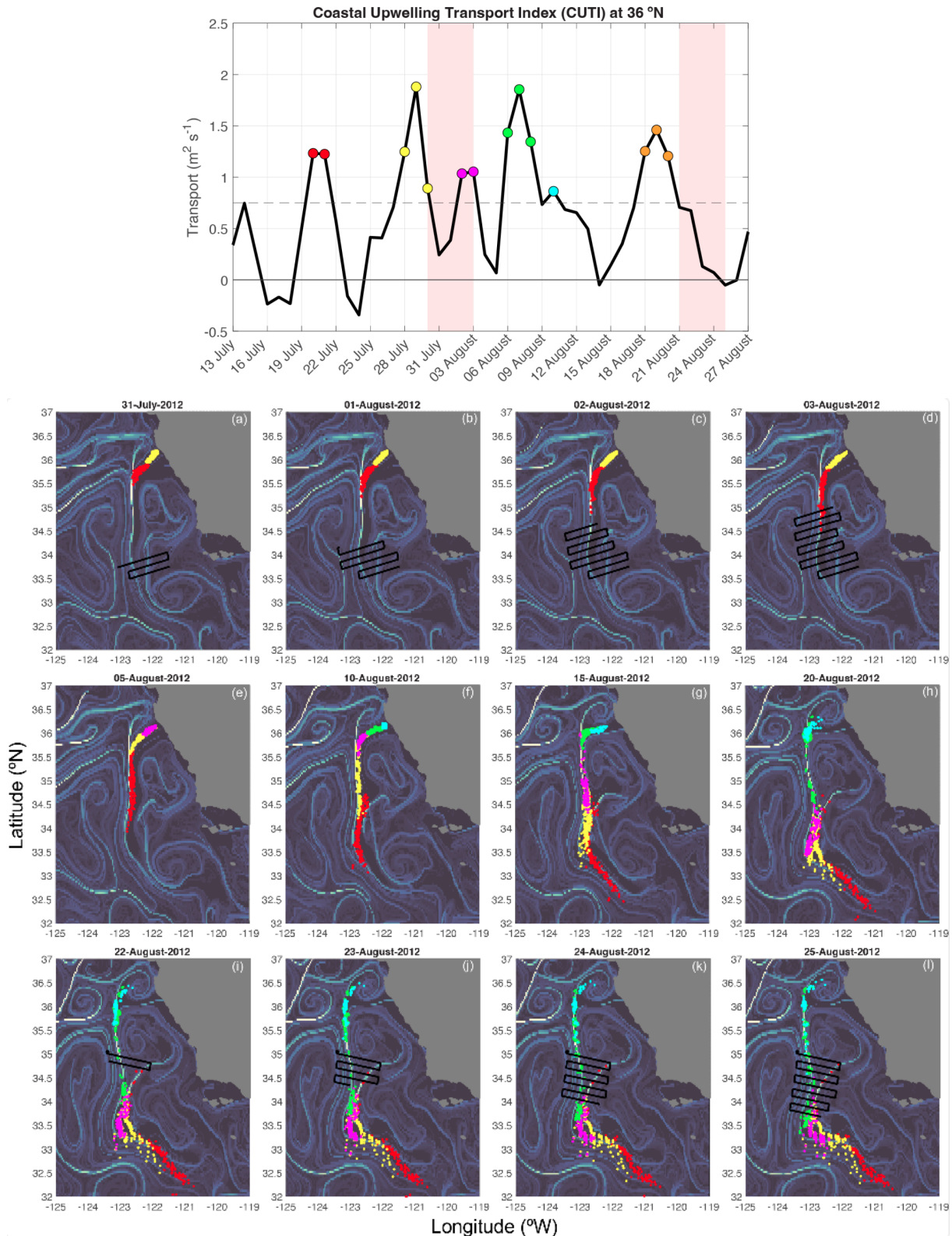


FIGURE 9.1 – Génération de patches de chlorophylle par les pulses de l’upwelling côtier. a) Coastal Upwelling Transport Index (CUTI). b) Trajectoires "en avant" des parcelles d’eau correspondant aux pulses d’upwelling identifiés par le CUTI; les couleurs des parcelles sont identiques aux couleurs des pulses. [Gangrade & Franks, in review]

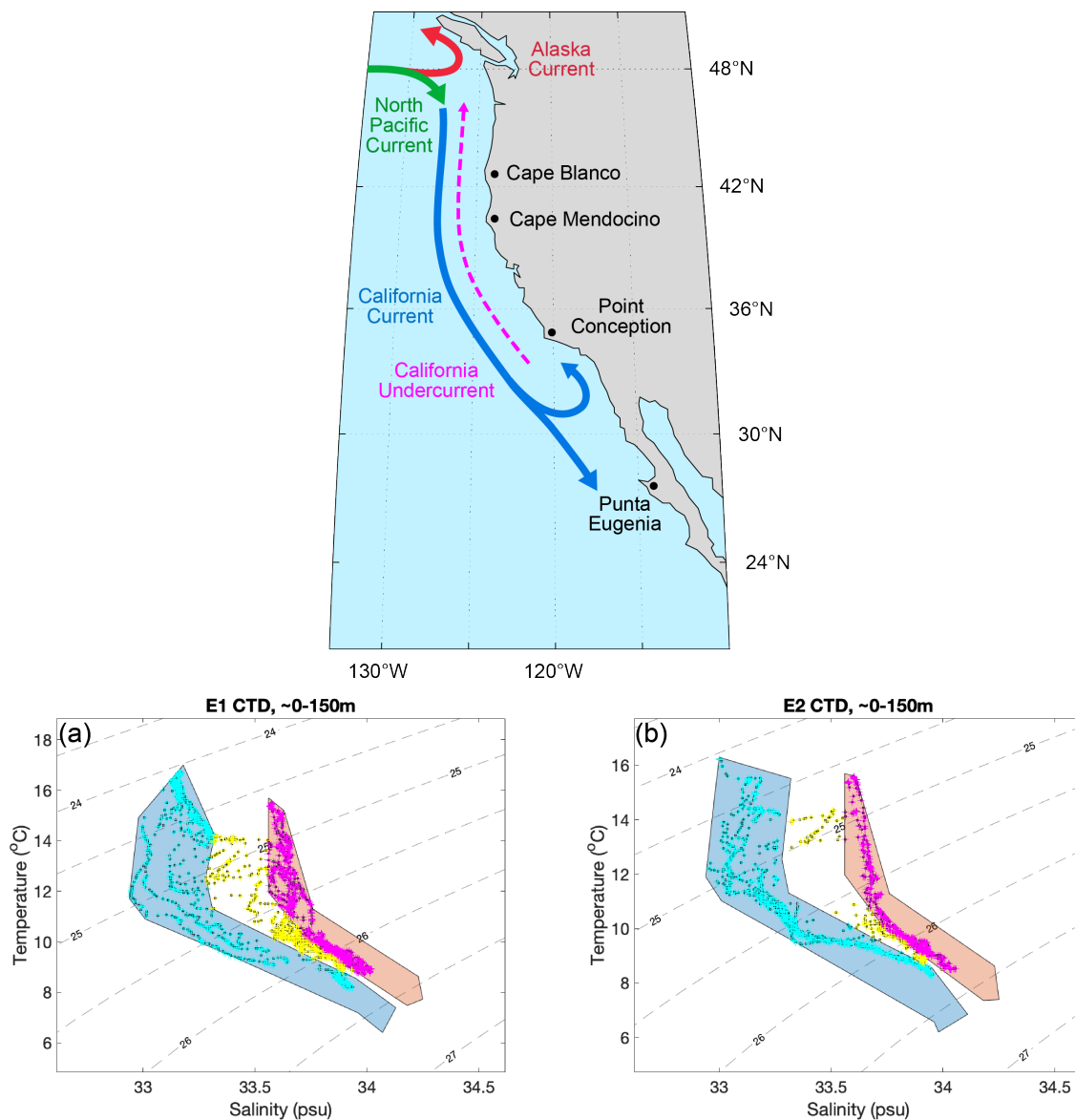


FIGURE 9.2 – Représentation schématique de la circulation régionale dans le CCE et identification de la source des masses d'eau dans les transects du front E. Dans les diagrammes TS, les parcelles en bleu font partie du California Current, les parcelles en rose font partie du California Undercurrent, et les parcelles en jaune sont un mélange des deux.

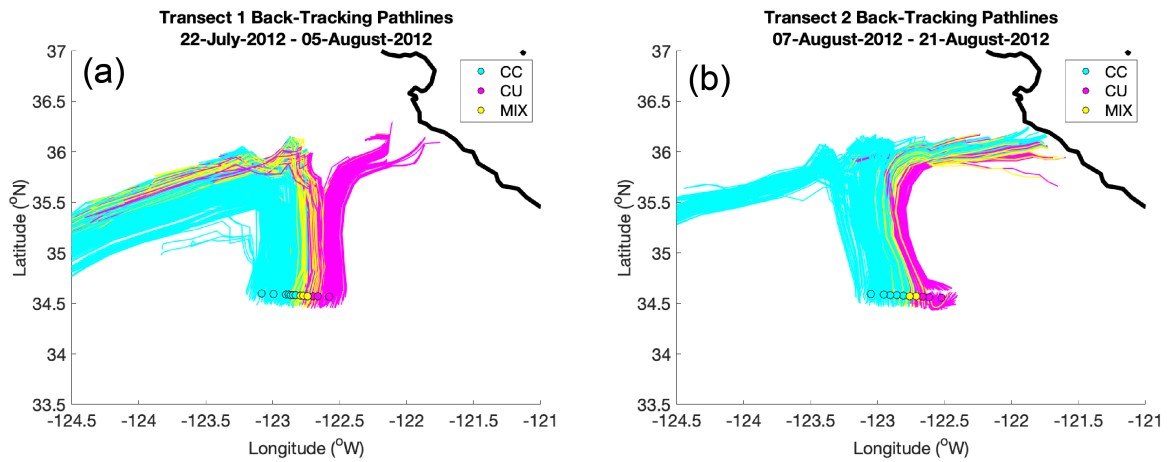


FIGURE 9.3 – Trajectoires "en arrière" des stations échantillonnées lors des transects dans le front E.

A plus long terme, l'utilisation d'une approche couplée transport Lagrangien/modèle de plancton permettrait d'élucider les interactions entre processus actifs, passifs et réactifs. En utilisant cette approche, Messié and Chavez (2017) montrent par exemple que l'organisation spatiale du zooplancton dans le CCE est le résultat d'un couplage entre la production biologique stimulée par l'injection de nutriments près de la côte par l'upwelling et du transport horizontal qui déplace les communautés vers le large mais aussi le long de la côte. Cette approche me semble très pertinente et pourrait être appliquée à l'étude des fronts.

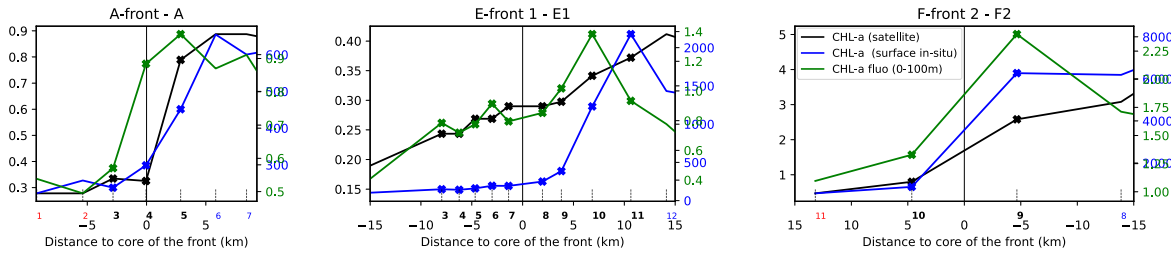


FIGURE 9.4 – Distribution de la chlorophylle mesurée par trois méthodes différentes dans 3 fronts : fluorescence (in-situ, intégrée verticalement 0-100m), concentration mesurée par HPLC (in-situ, surface) et CHL satellite.

2 Quantification de l'impact régional des fronts : utilisation de la chlorophylle satellite

Les campagnes océanographiques permettent de collecter des données détaillées sur le fonctionnement de l'océan. L'utilisation des données in-situ pour tirer des conclusions générales sur les conséquences biologiques des fronts peut cependant être problématique en raison de la grande variabilité entre les fronts. En effet, malgré leur multiplication ces dernières décennies, les campagnes en mer ne peuvent pas mesurer tous les fronts et il est difficile d'estimer si les fronts mesurés sont représentatifs de l'océan. La mesure de la chlorophylle par satellite (CHL), qui a une couverture spatio-temporelle bien plus étendue, est donc être extrêmement précieuse pour quantifier l'impact régional des fronts. Cette approche a cependant un certain nombre de limitations, que j'illustre ici par la comparaison avec les données in-situ.

2.1 Pics de chlorophylle situés en subsurface

La figure 9.4 illustre trois cas dans lesquels les données in-situ présentent des pics de chlorophylle qui ne sont pas détectés par les données satellite. Dans deux de ces fronts (A et F2), le pic est uniquement visible dans la distribution de la fluorescence, intégrée verticalement, mais pas dans la chlorophylle de surface (déterminée par HPLC). Cela indique que les pics de phytoplancton sont localisés en subsurface (voir aussi les sections verticales de fluorescence en annexe du chapitre 2).

2.2 Présence de nuage

Dans le front E1, le pic de phytoplancton, qui est bien localisé en surface, n'est pas détecté par satellite en raison de la présence de nuages. En effet, les données L4 ("cloud-free") sont issues d'une extrapolation spatio-temporelle qui lisse les données et pas en mesure de reconstituer des structures aussi fines.

2.3 Echelle spatiale des fronts

Les données in-situ ont mis en évidence l'échelle très fine des pics de chlorophylle et de biomasse, qui font souvent moins de 5 km de large. Afin de les détecter par satellite, il faut donc d'une part un produit

CHL à une résolution adaptée (au moins 1 km) et une méthode de détection des fronts qui capture la fine échelle de ces structures.

La méthode de calcul du HI, qui est basée sur la distribution de la SST dans une fenêtre de 4 pixels de large, ne détecte pas les structures plus fines que la taille de cette fenêtre. Avec un produit SST à 4 km de résolution, la fenêtre fait 20 km de côté, ce qui produit des fronts satellites bien plus larges que le signal biologique (voir chapitre 2). L'utilisation d'un produit SST à plus haute résolution pourrait permettre de réduire la taille de la fenêtre et de détecter les structures frontales de façon plus fine.

Ainsi, trois facteurs peuvent mener à une sous-estimation de l'effet des fronts sur la chlorophylle satellite : l'existence de maxima de chlorophylle profonds, la présence de nuages, et une résolution spatiale insuffisante des données satellite SST et CHL. La poursuite de cette étude nécessitera donc la réduction de ces biais afin de parvenir à une estimation robuste de l'effet des fronts sur la chlorophylle.

2.4 Pistes d'amélioration

A court terme, la détection des fronts peut être améliorée par l'utilisation d'autres produits satellites existants qui offrent une résolution plus fine (notamment des données brutes mono-capteurs).

A plus long terme, l'assimilation des données in-situ et satellite dans des modèles de ré-analyse à haute résolution judicieusement calibrés représente une piste intéressante pour obtenir des informations en subsurface et en présence de nuages.

L'utilisation de données de salinité et de données d'altimétrie pourrait permettre de donner une vision plus complète des fronts, basée sur la présence d'un gradient de densité et sur la circulation frontale (fronts Lagrangiens).

La résolution spatio-temporelle de ces produits n'est pas encore suffisamment élevée pour les employer dans l'étude des fronts de sous-mésoéchelle. Cependant le déploiement de nouveaux satellites (par exemple SWOT pour l'altimétrie ou SMOS-HR pour la salinité) pourraient les rendre pertinents dans les prochaines années.

Des progrès techniques récents dans l'identification des groupes de phytoplancton à partir des données satellite (El Hourany et al., 2019) pourront aussi permettre d'évaluer l'effet des fronts non seulement sur la chlorophylle totale, mais aussi sur la structure de la communauté planctonique.

3 Epilogue

Lors de cette thèse, j'ai montré que les fronts océaniques peuvent profondément modifier la structure des communautés planctoniques. Or, la modification des communautés planctoniques a des conséquences à la fois sur les prédateurs supérieurs et sur les cycles biogéochimiques. Il est donc important de prendre en compte l'effet des fronts dans les projections climatiques et les modèles de gestion des pêcheries.

Il existe de grandes incertitudes sur l'évolution future de l'effet des fronts sur les écosystèmes marins. L'une des conséquences du réchauffement climatique est l'intensification de la stratification des océans, ce qui inhibe le transport de nutriments vers la couche euphotique par mélange turbulent. Dans un océan de plus en plus oligotrophe, les fronts pourraient donc constituer des "oasis" de nutriments et contribuer à limiter le déclin de la productivité des océans (Busseni et al., 2020). L'évolution du nombre de fronts aux échelles décennales est une question très complexe en raison de la grande diversité des forçages physiques générant les fronts, qui interagissent chacun avec le réchauffement climatique de façon différente. Ainsi, la fréquence des fronts dans l'upwelling de Californie est en légère augmentation depuis 30 ans, mais son évolution future, qui est liée à l'intensité de l'upwelling et à d'autres phénomènes océaniques comme ENSO ou les vagues de chaleur, est difficile à prévoir (Kahru et al., 2012, 2018). Des projections régionales montrent que l'intensification de la stratification devrait réduire l'activité de sous-mésoéchelle (Richards et al., 2021) mais aussi que l'intensification des courants de bord ouest pourrait provoquer une augmentation des flux sous-mésoéchelle de nutriments (Matear et al., 2013).

L'étude du rôle des fronts dans le fonctionnement des océans est donc loin d'être terminée...



©Plankton Chronicles

Annexes

ANNEXE

A

Candidature à la bourse Fullbright

Study/Research Objective

Fulbright Foreign Student Program 2019 :

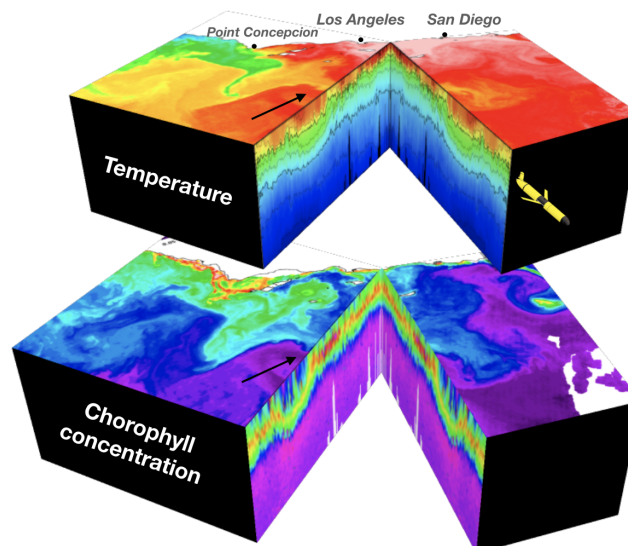
Visiting student researcher

Programme Doctorants - FRANCE

Dear Sir or Madam,

With this letter I would like to present the research project I intend to carry out should I receive a Fulbright scholarship.

This project, entitled "**Impact of ocean fronts on marine biodiversity**", would take place at the Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, for five months next fall. I hope to show you that it will not only be a defining element of my PhD project, but also an important contribution to French and American scientific communities.



Satellite image and glider section of the temperature (top) and the chlorophyll concentration (bottom) in the California Current System. The arrow shows a frontal feature : a rapid change in temperature associated with an increase of the chlorophyll concentration.

Background : Marine biodiversity in a moving environment

Now more than ever, marine biodiversity is a subject of concern for both the general public and the academic world; however most of the processes that generate and maintain diversity still elude us. In the past few decades, satellite observations have revealed the spatial and temporal variability of the oceans at an increasingly small scale. The chlorophyll patches and swirls closely mirror ocean currents, suggesting interactions between biological and physical processes. In particular, **at very small scale the currents form fronts which have emerged as hotspots for phytoplankton diversity** ([Lévy et al., 2015], [Clayton et al., 2013]). At the other end of the marine food web, fishers have long observed the clustering of fish and seabirds along certain oceanic fronts. But it is unclear how these properties are transmitted up the trophic chain. Zooplankton form the intermediate trophic levels, from herbivorous organisms that graze on the phytoplankton (the microscopic algae that are carried by ocean currents), to successively larger predators that are eventually eaten by fish.

This research project proposes to address the impact of ocean fronts on marine ecosystems by focusing on the first two trophic levels : phytoplankton and zooplankton.

Oceanic fronts constitute boundaries between two water masses (for instance one warm and one cold), but because of the specific conditions set by the frontal circulation, they also create a distinct environment ([Lévy et al., 2018]). Horizontal currents can displace phytoplankton populations, sometimes for hundreds of kilometers, and mix them with species that they would not normally be in contact with. Vertical currents bring up nutrients from the deep ocean (where they are abundant) to the sunlit surface waters, where phytoplankton can grow. The population structure of the primary producers (phytoplankton) then influences the zooplankton that feed on them (bottom up control) but the reverse is also true (top down control, similar to how the presence of wolves regulates the populations of deer).

Most of previous hypotheses on the small scale distribution of diversity comes from numerical models because of the limitations of observations : although satellites offer excellent spatial and temporal coverage of the chlorophyll distribution, they are unable to fully resolve the diversity of phytoplankton species or access any information about zooplankton ([Bracher et al., 2017]). On the other hand, in-situ sampling produces detailed data on phytoplankton and zooplankton species composition, but the spatial resolution of such sampling is usually insufficient to analyze small scale structures such as fronts (which are only a few kilometers wide) (for instance,[Bork et al., 2015] for the TARA Oceans project). Apart from the California Current data that we describe below, one such exception is the study by [Clayton et al., 2014] who were able to analyze the phytoplankton communities across a front in the Kuroshio Current, in the Western Pacific ocean. However, frontal studies on zooplankton diversity are even rarer, and to our knowledge have never been published.

Objective of the project : Zooplankton diversity across fronts

The objective of this research project is to use the exceptional dataset of the Scripps Institution to investigate the impact of ocean fronts on zooplankton diversity, while simultaneously evaluating their consequences for other planktonic organisms.

The completed work will provide elements to answer the following questions :

- How does the observed planktonic diversity vary across fronts ? Is it enhanced at the fronts (which would mean that the fronts promote the emergence of a new community) or are the fronts merely a barrier between two provinces with distinct communities ?
- Do ocean fronts have an effect on the interspecific interactions in the ecosystem, especially grazing ? In particular, how does the grazing rate change across frontal features ? Do changes in grazing lead to changes in phytoplankton diversity ?
- If different fronts have different behaviors (which we anticipate), what are the mechanistic explanations for such differences ?

Methodology : Analysis of oceanographic cruise data

During this project, I will attempt to answer the questions raised above using the unique datasets of the California Current Ecosystem Long-Term Ecological Research (CCE-LTER) site based at the Scripps Institution of Oceanography. These data, which were obtained using state-of-the art instrumentation over a series of oceanographic research cruises that targeted ocean frontal systems, provide a dataset that is uniquely suited to addressing my research questions ([Landry et al., 2012], [Morrow et al., 2018]). More specifically, the project is divided into four phases :

- I will **participate in the CCE-LTER Process cruise**, which will take place from 5 August to 6 September 2019. During the four weeks of this cruise, I will collect very detailed data on both phyto- and zooplankton. The methods used include molecular characterizations of prokaryotic and eukaryotic diversity, in-situ optical imaging, High Performance Liquid Chromatography, Advances Laser Fluorometry, zooplankton net samples combined with digital imaging methods, and a novel autonomous zooplankton sampling device called a *Zooglider* ([Ohman et al., 2013b], [Ohman et al., 2018]).
- Using the data collected during this research cruise, as well as from previous cruises in this region, I will **characterize the diversity of the ecosystem**. The high spatial resolution of the data will allow me to evaluate how diversity (i.e. species richness and evenness) changes across the fronts. Previously, these data have been used to study one or two groups of phytoplankton : for instance, [Ohman et al., 2013a] found that there were more diatoms at the front, but that the front also acted as a barrier separating two species of cyanobacteria (*Prochlorococcus* and *Synechococcus*). However, the impact of the fronts on the community as a whole has never been investigated. This analysis should take one month to complete.
- I will also **have access to genetic data**, which has never been used to investigate the impact of fronts on marine ecosystems. I will be able to compare my previous results with the genetic diversity of microbes and unicellular phytoplankton. The inclusion of both approaches in a frontal study would be a novel result. I am planning to work on this task for about a month.
- Finally, I will study the **impact of the fronts on the zooplankton community**. The data will give me access not only to the distribution of many groups of zooplankton, but also to their grazing

activity. [Stukel et al., 2017] found increased grazing in one of the fronts, but the analysis for the rest of the cruises has yet to be done. Furthermore, at a different front and using a different method involving an assimilative model, [Li et al., 2012] found that the grazing rate decreased at the front. I will attempt to understand why diverging results were obtained, and what the implications for the phytoplankton communities are. The zooplankton analysis, which is the centerpiece of the project, will occupy the remaining two months of the stay.

The host : the Scripps Institution of Oceanography

The collaboration between my laboratory, the LOCEAN, and the proposed host, the Scripps Institution of Oceanography, began a few years ago, when my thesis advisor Marina Lévy started to work on a review article on the impact of fronts on marine ecosystems with Peter Franks, a researcher at Scripps. This review turned out to be the basis for my PhD. The collaboration continued when my advisor invited another Scripps professor and researcher, Mark Ohman, to spend a year at LOCEAN. The LOCEAN and the Scripps have very complementary expertise : the former is internationally recognized for its ocean models, while the latter runs a state-of-the-art observation program. The beginning of my PhD is congruent with my advisor's previous work and focused on phytoplankton modelling. However, this project will allow me to extend this research in new directions, notably including a focus on molecular characterizations of microbial diversity and novel studies of how zooplankton impact ecosystem structure.

The Scripps Institution, in La Jolla (California), is ideally located to study the California Current Ecosystem (CCE) and is leading an extensive research program called CCE-LTER (Long Term Ecological Research), which is supported by the U.S. National Science Foundation. This program organizes multi-disciplinary research every second year and has recently started to collect data on the frontal features in the region. Mark Ohman, the researcher who is inviting me, is the Director of this program and Chief Scientist for the research cruise in summer 2019.

The relatively short duration of five months was chosen because it will enrich my PhD and give me an alternative view of the problem, while allowing me to stay focused on my original modelling approach. I would seek to begin this fellowship in August in order to participate in the cruise and to continue working with Mark Ohman almost without interruption. In addition, this project would be perfectly integrated within my PhD : it will begin at the onset of the second year (out of 3 years in the French system), which is ideal because I will be familiar with the subject, having worked on it for over a year, but with ample time to exploit the results, complete analyses and carry them forward to publication

Thank you for considering my application.
Sincerely yours,

Inès MANGOLTE

References

- [Bork et al., 2015] Bork, P., Bowler, C., de Vargas, C., Gorsky, G., Karsenti, E., and Wincker, P. (2015). Tara Oceans studies plankton at planetary scale. *Science*, 348(6237):873–873.
- [Bracher et al., 2017] Bracher, A., Bouman, H. A., Brewin, R. J. W., Bricaud, A., Brotas, V., Ciotti, A. M., Clementson, L., Devred, E., Di Cicco, A., Dutkiewicz, S., Hardman-Mountford, N. J., Hickman, A. E., Hieronymi, M., Hirata, T., Losa, S. N., Mouw, C. B., Organelli, E., Raitos, D. E., Uitz, J., Vogt, M., and Wolanin, A. (2017). Obtaining Phytoplankton Diversity from Ocean Color: A Scientific Roadmap for Future Development. *Frontiers in Marine Science*, 4(March):1–15.
- [Clayton et al., 2013] Clayton, S., Dutkiewicz, S., Jahn, O., and Follows, M. J. (2013). Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 3(1):182–197.
- [Clayton et al., 2014] Clayton, S., Nagai, T., and Follows, M. J. (2014). Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front. *Journal of Plankton Research*, 36(4):1017–1030.
- [Landry et al., 2012] Landry, M. R., Ohman, M. D., Goericke, R., Stukel, M. R., Barbeau, K. A., Bundy, R., and Kahru, M. (2012). Pelagic community responses to a deep-water front in the California Current Ecosystem: Overview of the A-Front Study. *Journal of Plankton Research*, 34(9):739–748.
- [Lévy et al., 2018] Lévy, M., Franks, P. J. S., and Smith, K. S. (2018). The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nature Communications*, 9(1):4758.
- [Lévy et al., 2015] Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M. J., and D’Ovidio, F. (2015). The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *Journal of the Royal Society Interface*, 12(111).
- [Li et al., 2012] Li, Q. P., Franks, P. J., Ohman, M. D., and Landry, M. R. (2012). Enhanced nitrate fluxes and biological processes at a frontal zone in the southern California current system. *Journal of Plankton Research*, 34(9):790–801.
- [Morrow et al., 2018] Morrow, R. M., Ohman, M. D., Goericke, R., Kelly, T. B., Stephens, B. M., and Stukel, M. R. (2018). CCE V: Primary production, mesozooplankton grazing, and the biological pump in the California Current Ecosystem: Variability and response to El Niño. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 140(January):52–62.
- [Ohman et al., 2013a] Ohman, M., Barbeau, K., Franks, P., Goericke, R., Landry, M., and Miller, A. (2013a). Ecological Transitions in a Coastal Upwelling Ecosystem. *Oceanography*, 26(3):210–219.
- [Ohman et al., 2013b] Ohman, M., Rudnick, D., Chekalyuk, A., Davis, R., Feely, R., Kahru, M., Kim, H.-J., Landry, M., Martz, T., Sabine, C., and Send, U. (2013b). Autonomous Ocean Measurements in the California Current Ecosystem. *Oceanography*, 26(3):18–25.
- [Ohman et al., 2018] Ohman, M. D., Davis, R. E., Sherman, J. T., Grindley, K. R., Whitmore, B. M., Nickels, C. F., and Ellen, J. S. (2018). Zooglider: An autonomous vehicle for optical and acoustic sensing of zooplankton. *Limnology and Oceanography: Methods*, pages 69–86.
- [Stukel et al., 2017] Stukel, M. R., Aluwihare, L. I., Barbeau, K. A., Chekalyuk, A. M., Goericke, R., Miller, A. J., Ohman, M. D., Ruacho, A., Song, H., Stephens, B. M., and Landry, M. R. (2017). Mesoscale ocean fronts enhance carbon export due to gravitational sinking and subduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(6):1252–1257.

Inès MANGOLTE
LOCEAN-IPSL
ines.mangolte@locean-ipsl.upmc.fr

Personal statement

Fulbright Foreign Student Program 2019 :

Visiting student researcher

Programme Doctorants - FRANCE

Dear Sir or Madam,

A few years ago, I had an opportunity to do a five months research internship in California, but I turned it down and chose a different project in the UK. So you might wonder why I am now applying for a Fulbright scholarship to go to this same institution. I hope that this letter will convince you that this project is not only the completion of a journey that is years in the making, but that it will be the beginning of the next chapter of my scientific career and my life.

The first two years after high school were some of the most intellectually challenging of my life. They consisted of a two year intensive training that concludes with highly selective competitive exams (*classe préparatoire*). This formation gave me a very general scientific training, including all major scientific fields from mathematics to physics and chemistry, geology, biology...

I passed the final exams with a very good ranking and was admitted to the Ecole Normale Supérieure (ENS), one of France's most prestigious academic institutions. I was offered a choice between two departments, biology and geosciences, both of which concerned fields that fascinated me. Within the Biology department, I could have chosen to specialize in neurosciences, zoology (more specifically, studying the behavior of the wild horses of Mongolia, which was my original plan in high school) or marine biology (which, in my mind, meant scuba diving in tropical islands and learning to communicate with dolphins). The Geosciences department would have given me the chance to learn physics and mathematics at a more advanced level (the *classe préparatoire*, while very comprehensive, left me wanting more in that area) and to understand Earth as a global system : I would have classes on plate tectonics, past and future climates, oceanography, meteorology...

I chose the Geosciences department because it is better suited for interdisciplinary approaches. I was instantly drawn to modelling and its ability to integrate everything we know about Earth, and in particular the interactions and feedback loops between its components : the rocky interior, atmospheric and ocean circulation, and the biosphere. I also wanted to contribute to a field that had important implications for our planet and society. The idea of studying climate especially resonated with me because the IPCC's Fifth Assessment Report had just been published, and it made me realize that I wanted to be part of the climate sciences research community.

At the end of my first year at the ENS, I chose an internship on paleoclimatology that focused on how the erection of the Himalayan mountain range caused the onset of the Asian monsoon and induced profound modifications of vegetation cover. Because of the short duration of this project (only 1 month), I only had time to analyze the results of computer simulations that my supervisor had already run. Not being able to control the model was quite frustrating, so I knew that for my next internship, which would last five months, I needed to be a part of the development of a model. Following the advice of Sabrina Speich, the dean of my department, who was also my Oceanography professor, I contacted two researchers in order to find my next internship. The first one was John Marshall, a world renowned oceanographer at MIT, and although he could not supervise me himself, he referred me to one of his collaborators, David Ferreira, who had since moved to the UK. David Ferreira suggested a wide range of possible projects, but one of them immediately appealed to me : it involved adapting a new kind of vegetation model, originally written by a biologist, and integrating it into a climate model. I was interested by the idea of climate/vegetation interactions, as well as the technical aspects of the project (rewriting the model in a new language, creating feedback loops between the vegetation model and the climate model, and of course testing, debugging and running everything myself). The second person I contacted was Marina Lévy, a French oceanographer who specializes in biogeochemical modelling. Biogeochemistry is the study of the cycles of the elements used by living beings, such as carbon, nitrogen, oxygen,... However, my school required that this internship take place abroad, so Marina asked one of her former students, who worked at the Scripps Institution of Oceanography in La Jolla, California, to supervise me instead. She was working on

the desoxygenation of the oceans (a process caused by CO_2 emissions that has grave consequences for marine life), and proposed that I work on quantifying this phenomenon by analysing atmospheric measurements and ocean simulations. There was no wrong choice, and after much hesitation, I decided to base my choice on the project alone. Since developing a model and coupling it to a GCM was a once in a lifetime opportunity, I decided to work with David Ferreira in the UK.

As I suspected, the british weather and countryside weren't the most thrilling environment, especially compared to the sunny beaches of California, not to mention I lived through the chaos of the Brexit campaign and vote with a front row seat, as a french expat ! But I really enjoyed my work, and I never regretted my decision. Beyond the programming skills and scientific knowledge I acquired, I learned that research is a challenging career path where things do not work immediately. But with a little (or a lot of !) patience and persistence, it is usually worthwhile, even, and sometimes especially if the results are not what we originally expected. Most importantly, after two internships working on land vegetation, I realized that I missed the ocean and needed a change : compared to the slow evolution of forests, ocean biogeochemistry, with its ever-moving assemblages of marine organisms, is a lot more dynamic and challenging.

After this experience, I took advantage of the gap year offered by my school to indulge in my other passions (horseback riding, Latin and ancient Greek, Antiquity and medieval history, linguistics, cognitive sciences ...) before fully committing to oceanography for the final year of my master's degree and my PhD. I contacted Marina Lévy again, who agreed to be my thesis advisor without hesitation. We chose a subject perfectly suited to my training and interests : the interactions between plankton ecology and ocean currents. This work calls on much of the expertise and skills I acquired previously, from studying biology as an undergraduate and ocean physics as a masters student, to the programming experience of my internships. Furthermore, the topic has implications for both marine biodiversity and climate change, finally bringing together my childhood love of the sea with my grown up concern for the fate of our planet.

This Fulbright scholarship would allow me to broaden my horizons, both geographically and scientifically.

Firstly, after all this time, I might finally get the chance to work at an advanced research institution in the U.S.! It always seemed so unfair to have to choose between content and location. But now, I have an opportunity to do research that I am truly enthusiastic about and explore an area that has been sparking my imagination for years. As a young researcher in France, I have looked up to the U.S. and its leading position in the scientific community since I chose this career path. It would be impossible to establish myself as a relevant international researcher without building a network of connections with American universities. In addition, the organisation of the education and academic system has always intrigued me because of its fundamental differences with the French system, and I am looking forward to understanding it better. This is an increasingly important matter as French universities are slowly starting to emulate the american model (clustering of small centers into huge institutions, structuring the master and PhD as a "graduate program"...).

More generally, while travelling is always an opportunity to discover a new culture, only longer stays allow one to truly immerse oneself in a new environment and understand it from the inside. While I grew up in New Caledonia and I have lived in Paris for the past six years, both international places

that have taught me the importance of being open to the world, I have not had many opportunities to live abroad for prolonged periods of time. Apart from my five month internship in England, my longest trips abroad were four and three weeks English training courses in New Zealand (I was 14) and Boston (17), respectively. I usually return from vacation as stimulated as frustrated because of the limited understanding that short visits make possible. A five month stay in San Diego would not only give me the chance to explore its surroundings, but hopefully to become better acquainted with other parts of the U.S. West Coast. After my PhD, my ideal scenario would be to be recruited into one of France's national research institutions (such as the CNRS or the IRD), which could take years... However I see that time period as an opportunity, as it would make it possible for me to benefit from post-doctoral research in different scientific environments.

For now, the Scripps Institution in California seems like a good fit for me : in addition to the fact that it is a center of advanced scientific research, it is situated in a very open cultural melting pot. The prevailing positions on the fight against climate change help mitigate some of my current reservations toward the US in these areas.

Most important of all, the scientific content of this project gives me the chance to understand my research topic in a whole new light : the integration of numerical modeling with empirical field studies in the ocean. While I know modeling is the perfect field for me, I always hoped that the door was not completely closed on oceanographical field research and that I could open it under the right circumstances. Last year, as part of one of the classes of my master's degree, I went on a two week cruise in the Mediterranean sea, and although it had nothing to do with my research topic, it was a very memorable and valuable experience. A Fulbright fellowship would permit me to participate first hand in the data acquisition process at sea and help me to become a better modeler in the process.

The project I am proposing is really interesting, and will enable me to develop the capacity to make explicit comparisons between models and empirical data. I will be able to adress questions that would be difficult to approach with modeling alone. While the representation of phytoplankton in models has seen a lot of improvement recently, the equations and parameters used for zooplankton are still somewhat arbitrary, and the predictions can be very different from one model to the next. Observational data, while imperfect in their own way, are at least much more reliable. The comparison of model output with real data is an indispensable step to improving our understanding of the world. The scientific motivation of this project is closely aligned with my PhD, and working on different source material will give me a new perspective on the topic. It will also place me in a unique position in the scientific community to help bridge the gap between modellers and observers, similar to my interests at the interface between biology and physics. I look forward to bringing this skill set back to France in my future scientific career.

Thank you for considering my application.

Sincerely yours,

Inès MANGOLTE

ANNEXE

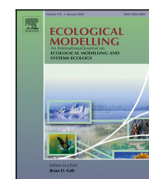
B

Variabilité intrinsèque



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Modelling

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolmodel

Intrinsic timescales of variability in a marine plankton model

Benjamin Mayersohn^{a,b}, K. Shafer Smith^{a,b,*}, Inès Mangolte^c, Marina Lévy^c^a Courant Institute of Mathematical Sciences, New York University, New York, NY 10012, USA^b Center for Prototype Climate Modeling, New York University, Abu Dhabi, United Arab Emirates^c Sorbonne Université (CNRS/IRD/MNH), Laboratoire d'Océanographie et du Climat (LOCEAN), Institut Pierre-Simon Laplace (IPSL), Paris Cedex 05 75252, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Intrinsic variability
Phytoplankton
Predator–prey dynamics

ABSTRACT

Phytoplankton are known to exhibit temporal variability in biomass and community composition. While physically driven sources of variability have been studied extensively, ecosystems often exhibit complicated intrinsic dynamics that are not as well understood. As a first step towards assessing the contribution of this intrinsic variability to the total variability in the ocean, we examine the temporal scales of intrinsic variability in a marine plankton model suitable for use in climate model projections. Our rationale is that a better understanding of the time scales over which intrinsic variability manifests could help in the attribution of observed variability. Our model includes multiple phytoplankton, dissolved inorganic nutrients, and zooplankton and supports two oscillatory mechanisms: “R-oscillations”, corresponding to patterns of species succession and associated with changes in resources, and “Z-oscillations”, corresponding to changes in total phytoplankton biomass due to predator–prey interactions.

Over a wide range of model parameters, we found that while Z-oscillations typically occurred on time scales not exceeding 60 days, R-oscillations ranged from roughly 100 to 900 days under predation-free conditions, and R-oscillations occurred on longer time scales when interacting with Z-oscillations. Thus the two kinds of oscillations can be easily distinguished. At high grazing rates, we identified aperiodic cases where the dominant period never resolved, with distinct regimes emerging over decadal (or longer) time scales. These chaotic regime shifts are likely highly dependent on the model parameters and structure. More work must be done to understand how these oscillations interact with physical forcings.

1. Introduction

Phytoplankton communities exhibit different temporal modes of variability both in total biomass and community structure. Understanding the drivers of this natural variability is a prerequisite for confidently identifying changes in the ecosystem attributable to anthropogenic forcing. Ocean color observations of chlorophyll-a (a proxy for phytoplankton biomass), for example, have revealed variability at intraseasonal (weeks to months), seasonal, and interannual (> 1 year) time scales over most open ocean regions (Behrenfeld et al., 2006; Martinez et al., 2009; Resplandy et al., 2009; Vantrepotte and Mélin, 2011; Thomalla et al., 2011; Demarcq et al., 2012; Mayot et al., 2017; Salgado-Hernanz et al., 2019; Keerthi et al., 2020; Huisman et al., 2006). In-situ measurements of phytoplankton species abundances, as well as observations from ocean color remote sensing (which has been used to infer phytoplankton functional types and sizes), reveal that community structure varies over a similar range of time scales to

chlorophyll-a (Alvain et al., 2008; d'Ovidio et al., 2010; Demarcq et al., 2012; Rousseaux and Gregg, 2015; Mayot et al., 2017; Dakos et al., 2009). This wide range of time variability in phytoplankton communities is also seen in global biogeochemical models of the ocean (Aumont et al., 2018; Dutkiewicz et al., 2019).

Much of the variability found in marine phytoplankton communities can be attributed to variability in the physical environment in which they evolve. A typical example is the spring phytoplankton bloom, which is driven by seasonal changes in light and vertical mixing (Platt et al., 2009; Sathyendranath et al., 2015, and references therein), and which explains the largest part of the time variability (Demarcq et al., 2012). At the intraseasonal timescale, variability can be driven by intraseasonal basin-scale climate modes such as the Madden–Julian oscillation (Resplandy et al., 2009), synoptic atmospheric forcing due to storms (Fauchereau et al., 2011; Carranza and Gille, 2014) and tropical cyclones (Menkes et al., 2016), or by oceanic mesoscale and

* Corresponding author at: Courant Institute of Mathematical Sciences, New York University, New York, NY 10012, USA.

E-mail addresses: mayers@cims.nyu.edu (B. Mayersohn), ks3@nyu.edu (K.S. Smith), ines.mangolte@locean-ipsl.upmc.fr (I. Mangolte), marina.levy@upmc.fr (M. Lévy).

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109446>

Received 18 July 2020; Received in revised form 4 December 2020; Accepted 10 January 2021

Available online 27 January 2021

0304-3800/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

1 **Emergence of broadband variability in a marine**
2 **plankton model under external forcing**

3 **Benjamin Meyersohn¹, Marina Lévy^{2,3}, Inès Mangolte³, K. Shafer Smith^{1,2}**

4 ¹Courant Institute of Mathematical Sciences, New York University, New York, New York 10012, USA

5 ²Center for Prototype Climate Modeling, New York University, Abu Dhabi, UAE

6 ³Sorbonne Université (CNRS/IRD/MNH), Laboratoire d’Océanographie et du Climat (LOCEAN),

7 Institut Pierre, Simon Laplace (IPSL), Paris Cedex 05 75252, France

8 **Key Points:**

- 9 • Phytoplankton respond to nutrient fluctuations with a wider frequency range than
10 the forcing contains
11 • This is due to interactions between ecological and physical sources of variability
12 • The results are robust to a wide range of external nutrient fluctuations

Corresponding author: K. Shafer Smith, kss3@nyu.edu

Abstract

Temporal variability in plankton community structure and biomass is often driven by environmental fluctuations: nutrient supplies, light, stratification and temperature. But plankton time series also exhibit variability on timescales with no clear environmental driver, and there is evidence, from both laboratory and modeling studies, that these oscillations can arise from ecological interactions alone. In the open ocean, it is challenging to establish the roles and relative importance of environmental versus intrinsic processes in generating the observed ecological variability. To explore this competition, we employ a marine plankton model that supports two mechanisms of intrinsic ecological variability operating at distinct frequencies: predator-prey interactions between zooplankton and phytoplankton, with timescales of weeks, and resource competition that occurs with multiple nutrients phytoplankton species, with timescales of years. The model is forced by imposing variable nutrient input rates, representing typical open ocean situations, with periods ranging from subseasonal to multi-annual. We find that intrinsically-driven variability generally persists in the presence of extrinsic forcing, and that the interaction between the two can produce variability at frequencies that are not characteristic of either source. The intrinsic frequencies are found to be even more energetic when the extrinsic variability is augmented with stochastic noise. We conclude that interactions between intrinsic and extrinsic sources of variability may contribute to the wide range of observed frequencies in phytoplankton time series, and may explain why it is often difficult to relate planktonic variation to environmental variation alone.

Plain Language Summary

Phytoplankton play an important role in the oceanic carbon cycle, and providing nutrition to larger species in the oceanic food chain. For these reasons, it is important to understand the factors that drive variability in their abundance. There is often an (understandable) focus on physical drivers of variability, as phytoplankton are often subject to drastic changes in their environment. But phytoplankton communities also grow and shrink in size depending on the abundance of predators and the local abundance of particular nutrients. We are interested in understanding how environmental and ecological processes interact to shape time fluctuations in phytoplankton communities. By constructing an ecological model and subjecting it to nutrient fluctuations, we find that each kind of process leaves a distinct imprint on the emerging ecosystem dynamics. We conclude that one particular factor that influences a phytoplanktonic community will not necessarily overwhelm the others, and that there should be an emphasis on tailoring both physical and ecosystem models to accurately project changes in the face of climate change.

1 Introduction

At any given place in the ocean, phytoplankton exhibit complex changes in biomass and community composition over a variety of timescales. It is important to understand exactly what drives this natural variability in order to identify any ecological changes that may be attributed to anthropogenic factors. Ocean color observations of chlorophyll-*a* — a proxy for phytoplankton biomass — in the epipelagic zone indicate the presence of intraseasonal (weeks to months), seasonal, and interannual variability (Behrenfeld et al., 2006; Martinez et al., 2009; Resplandy et al., 2009; Vantrepotte & Mélin, 2011; Thomas et al., 2011; Demarcq et al., 2012; Mayot et al., 2017; Salgado-Hernanz et al., 2019; Keerthi et al., 2020; Huisman et al., 2006). Abundances of phytoplankton functional types derived from ocean color remote sensing data suggest that community structure varies over a similar range of time scales (Alvain et al., 2008; D’Ovidio et al., 2010; Demarcq et al., 2012; Rousseaux & Gregg, 2015; Mayot et al., 2017; Dakos et al., 2009). This broad range of observed frequencies in phytoplankton communities is also seen in global biogeochemical models of the ocean (Aumont et al., 2018; Dutkiewicz et al., 2019).



Bibliographie

- Alemaný, D., Acha, E. M., and Iribarne, O. O. (2014). Marine fronts are important fishing areas for demersal species at the Argentine Sea (Southwest Atlantic Ocean). *J. Sea Res.*, 87 :56–67.
- Allen, J. T., Brown, L., Sanders, R., Moore, C. M., Mustard, A., Fielding, S., Lucas, M., Rixen, M., Savidge, G., Henson, S., and Mayor, D. (2005). Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic. *Nature*, 437(7059) :728–732.
- Ashjian, C. J., Davis, C. S., Gallagher, S. M., and Alatalo, P. (2001). Distribution of plankton, particles, and hydrographic features across Georges Bank described using the Video Plankton Recorder. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 48(1-3) :245–282.
- Bakun, A. (2007). Frentes y remolinos como estructuras clave en el habitat de las larvas de peces marinos : oportunidad, respuesta adaptativa y ventaja competitiva. *Sci. Mar.*, 70(S2) :105–122.
- Beaugrand, G., Edwards, M., and Helaouet, P. (2019). An ecological partition of the Atlantic Ocean and its adjacent seas. *Prog. Oceanogr.*, 173(July 2018) :86–102.
- Bednarek, N. and Ohman, M. D. (2015). Changes in pteropod distributions and shell dissolution across a frontal system in the California Current System. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 523 :93–103.
- Belkin, I. M. (2021). Review remote sensing of ocean fronts in marine ecology and fisheries. *Remote Sens.*, 13(5) :1–22.
- Benavides, M., Conratt, L., Bonnet, S., Berman-Frank, I., Barrillon, S., Petrenko, A., and Doglioli, A. (2021). Fine-scale sampling unveils diazotroph patchiness in the South Pacific Ocean. *ISME Commun.*, 1(1) :3.
- Biard, M. T. (2015). *Diversite, biogographie et cologie des Collodaires (Radiolaires) dans l'ocean mondial*. PhD thesis.
- Bon, C., Penna, A. D., D'Ovidio, F., Arnould, J. Y., Poupart, T., and Bost, C. A. (2015). Influence of oceanographic structures on foraging strategies : Macaroni penguins at Crozet Islands. *Mov. Ecol.*, 3(1) :1–11.
- Bost, C. A., Cotte, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., and Weimerskirch, H. (2009). The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.*, 78(3) :363–376.
- Boucher, J. (1984). Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front : role of ontogenic migration. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 31(5) :469–484.
- Bower, A. S., Rossby, H. T., and Lillibridge, J. L. (1985). The Gulf Stream—Barrier or Blender ?

- Brzezinski, M. A., Krause, J. W., Bundy, R. M., Barbeau, K. A., Franks, P., Goericke, R., Landry, M. R., and Stukel, M. R. (2015). Enhanced silica ballasting from iron stress sustains carbon export in a frontal zone within the California Current. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120(7) :4654–4669.
- Busseni, G., Caputi, L., Piredda, R., Fremont, P., Hay Mele, B., Campese, L., Scalco, E., de Vargas, C., Bowler, C., D’Ovidio, F., Zingone, A., Ribera d’Alcalà, M., and Iudicone, D. (2020). Large scale patterns of marine diatom richness : Drivers and trends in a changing ocean. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 29(11) :1915–1928.
- Capitanio, F. L. and Esnal, G. B. (1998). Vertical distribution of maturity stages of *Oikopleura dioica* (tunicata, appendicularia) in the frontal system off Valdes Peninsula, Argentina. *Bull. Mar. Sci.*, 63(3) :531–539.
- Carreto, J. I., Montoya, N. G., Carignan, M. O., Akselman, R., Acha, E. M., and Derisio, C. (2016). Environmental and biological factors controlling the spring phytoplankton bloom at the Patagonian shelf-break front - Degraded fucoxanthin pigments and the importance of microzooplankton grazing. *Prog. Oceanogr.*, 146 :1–21.
- Chabert, P., D’Ovidio, F., Echevin, V., Stukel, M. R., and Ohman, M. D. (2021). Cross-Shore Flow and Implications for Carbon Export in the California Current Ecosystem : A Lagrangian Analysis. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126(2) :1–14.
- Chekalyuk, A. M., Landry, M. R., Goericke, R., Taylor, A. G., and Hafez, M. A. (2012). Laser fluorescence analysis of phytoplankton across a frontal zone in the California Current ecosystem. *J. Plankton Res.*, 34(9) :761–777.
- Chelton, D. B., Gaube, P., Schlax, M. G., Early, J. J., and Samelson, R. M. (2011). The influence of nonlinear mesoscale eddies on near-surface oceanic chlorophyll. *Science (80-.)*, 334(6054) :328–332.
- Claustre, H., Kerherve, P., Marty, J. C., Prieur, L., Videau, C., and Hecq, J. H. (1994). Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front : Ecological and biogeochemical implications. *J.Mar.Res.*, 52(4) :711–742.
- Clayton, S., Dutkiewicz, S., Jahn, O., and Follows, M. J. (2013). Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.*, 3(1) :182–197.
- Clayton, S., Lin, Y. C., Follows, M. J., and Worden, A. Z. (2017). Co-existence of distinct *Ostreococcus* ecotypes at an oceanic front. *Limnol. Oceanogr.*, 62(1) :75–88.
- Clayton, S., Nagai, T., and Follows, M. J. (2014). Fine scale phytoplankton community structure across the Kuroshio Front. *J. Plankton Res.*, 36(4) :1017–1030.
- Davis, R. E., Ohman, M. D., Rudnick, D. L., Sherman, J. T., and Hodges, B. (2008). Glider surveillance of physics and biology in the southern California Current System. *Limnol. Oceanogr.*, 53(5 PART 2) :2151–2168.
- De Verneil, A. and Franks, P. J. (2015). A pseudo-Lagrangian method for remapping ocean biogeochemical tracer data : Calculation of net Chl-a growth rates. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120(7) :4962–4979.
- de Verneil, A., Franks, P. J., and Ohman, M. D. (2019). Frontogenesis and the Creation of Fine-Scale Vertical Phytoplankton Structure. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 124(3) :1509–1523.
- Della Penna, A., De Monte, S., Kestenare, E., Guinet, C., and D’Ovidio, F. (2015). Quasi-planktonic behavior of foraging top marine predators. *Sci. Rep.*, 5(May) :1–10.
- Della Penna, A., Koubbi, P., Cotté, C., Bon, C., Bost, C. A., and D’Ovidio, F. (2017). Lagrangian analysis of multi-satellite data in support of open ocean Marine Protected Area design. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 140(xxxx) :212–221.
- Derisio, C., Alemany, D., Acha, E. M., and Mianzan, H. (2014). Influence of a tidal front on zooplankton abundance, assemblages and life histories in Península Valdés, Argentina. *J. Mar. Syst.*, 139 :475–482.

BIBLIOGRAPHIE

- D'Ovidio, F., De Monte, S., Alvain, S., Dandonneau, Y., and Lévy, M. (2010). Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107(43) :18366–18370.
- Dugenne, M., Henderikx Freitas, F., Wilson, S. T., Karl, D. M., and White, A. E. (2020). Life and death of *Crocospaera* sp. in the Pacific Ocean : Fine scale predator–prey dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 65(11) :2603–2617.
- Dutkiewicz, S., Boyd, P. W., and Riebesell, U. (2021). Exploring biogeochemical and ecological redundancy in phytoplankton communities in the global ocean. *Glob. Chang. Biol.*, 27(6) :1196–1213.
- Dutkiewicz, S., Cermeno, P., Jahn, O., Follows, M. J., Hickman, A. A., Taniguchi, D. A., and Ward, B. A. (2020). Dimensions of marine phytoplankton diversity. *Biogeosciences*, 17(3) :609–634.
- Dutkiewicz, S., Hickman, A. E., Jahn, O., Gregg, W. W., Mouw, C. B., and Follows, M. J. (2015). Capturing optically important constituents and properties in a marine biogeochemical and ecosystem model. *Biogeosciences*, 12(14) :4447–4481.
- El Hourany, R., Abboud-Abi Saab, M., Faour, G., Mejia, C., Crépon, M., and Thiria, S. (2019). Phytoplankton Diversity in the Mediterranean Sea From Satellite Data Using Self-Organizing Maps. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 124(8) :5827–5843.
- Franks, P. J. S. (1992). Phytoplankton blooms at fronts : patterns, scales, and physical forcing mechanisms.
- Freilich, M. and Mahadevan, A. (2021). Coherent Pathways for Subduction From the Surface Mixed Layer at Ocean Fronts. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126(5) :1–18.
- Gallager, S. M., Davis, C. S., Epstein, A. W., Solow, A., and Beardsley, R. C. (1996). High-resolution observations of plankton spatial distributions correlated with hydrography in the Great South Channel, Georges Bank. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 43(7-8) :1627–1663.
- Garrison, D. L., Gowing, M. M., Hughes, M. P., Campbell, L., Caron, D. A., Dennett, M. R., Shalapyonok, A., Olson, R. J., Landry, M. R., Brown, S. L., Liu, H. B., Azam, F., Steward, G. F., Ducklow, H. W., and Smith, D. C. (2000). Microbial food web structure in the Arabian Sea : A US JGOFS study. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 47(7-8) :1387–1422.
- Goericke, R. (2011). The structure of marine phytoplankton communities- patterns, rules and mechanisms. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig. Reports*, 52 :182–197.
- Goericke, R. and Montoya, J. P. (1998). Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll a in the field - Variations of pigment ratios under nutrient- and light-limited growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 169 :97–112.
- Good, S., Fiedler, E., Mao, C., Martin, M. J., Maycock, A., Reid, R., Roberts-Jones, J., Searle, T., Waters, J., While, J., and Worsfold, M. (2020). The current configuration of the OSTIA system for operational production of foundation sea surface temperature and ice concentration analyses. *Remote Sens.*, 12(4) :1–20.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J. B., Cawood, A., Pesant, S., García-Comas, C., and Prejger, F. (2010). Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J. Plankton Res.*, 32(3) :285–303.
- Gower, J. F., Denman, K. L., and Holyer, R. J. (1980). Phytoplankton patchiness indicates the fluctuation spectrum of mesoscale oceanic structure. *Nature*, 288(5787) :157–159.
- Graham, W. M., Pagès, F., and Hamner, W. M. (2001). A physical context for gelatinous zooplankton aggregations : A review. *Hydrobiologia*, 451 :199–212.
- Guo, M., Xiu, P., Chai, F., and Xue, H. (2019). Mesoscale and Submesoscale Contributions to High Sea Surface Chlorophyll in Subtropical Gyres. *Geophys. Res. Lett.*, 46(22) :13217–13226.

- Haberlin, D., Raine, R., McAllen, R., and Doyle, T. K. (2019). Distinct gelatinous zooplankton communities across a dynamic shelf sea. *Limnol. Oceanogr.*, 64(4) :1802–1818.
- Hernández-Carrasco, I., Alou-Font, E., Dumont, P.-A., Cabornero, A., Allen, J., and Orfila, A. (2020). Lagrangian flow effects on phytoplankton abundance and composition along filament-like structures. *Prog. Oceanogr.*, 189(November 2019) :102469.
- Hernández-Hernández, N., Santana-Falcón, Y., Estrada-Allis, S., and Arístegui, J. (2021). Short-Term Spatiotemporal Variability in Picoplankton Induced by a Submesoscale Front South of Gran Canaria (Canary Islands). *Front. Mar. Sci.*, 8(March) :1–15.
- Holling, C. S. (1959). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *Can. Entomol.*, 91(7) :385–398.
- Holt, R. D. and Bonsall, M. B. (2017). Apparent Competition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 48 :447–471.
- Huisman, J. and Welssing, F. J. (1999). Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402(6760) :407–410.
- Hutchinson, G. E. (1961). The Paradox of the Plankton. *Am. Nat.*, 95(882) :137–145.
- Kahru, M., Di Lorenzo, E., Manzano-Sarabia, M., and Mitchell, B. G. (2012). Spatial and temporal statistics of sea surface temperature and chlorophyll fronts in the California Current. *J. Plankton Res.*, 34(9) :749–760.
- Kahru, M., Jacox, M. G., and Ohman, M. D. (2018). CCE1 : Decrease in the frequency of oceanic fronts and surface chlorophyll concentration in the California Current System during the 2014–2016 northeast Pacific warm anomalies. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 140 :4–13.
- Kerr, R. A. (1986). The Ocean's Deserts Are Blooming. *Science (80-)*, 232(4756) :1345–1345.
- Kessouri, F., Bianchi, D., Renault, L., McWilliams, J. C., Frenzel, H., and Deutsch, C. A. (2020). Submesoscale Currents Modulate the Seasonal Cycle of Nutrients and Productivity in the California Current System. *Global Biogeochem. Cycles*, 34(10) :1–15.
- Krause, J. W., Brzezinski, M. A., Goericke, R., Landry, M. R., Ohman, M. D., Stukel, M. R., and Taylor, A. G. (2015). Variability in diatom contributions to biomass, organic matter production and export across a frontal gradient in the California Current Ecosystem. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120(2) :1032–1047.
- Kubryakova, E. and Kubryakov, A. (2020). Warmer winter causes deepening and intensification of summer subsurface bloom in the Black Sea : the role of convection and self-shading mechanism. *Biogeosciences Discuss.*, (June) :1–14.
- Labat, J. P., Gasparini, S., Mousseau, L., Prieur, L., Boutoute, M., and Mayzaud, P. (2009). Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an Optical Plankton Counter : Relationships with environmental structures. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 56(10) :1742–1756.
- Lara-Lopez, A. L., Davison, P., and Koslow, J. A. (2012). Abundance and community composition of micronekton across a front off Southern California. *J. Plankton Res.*, 34(9) :828–848.
- Lavaniegos, B. E. and Ohman, M. D. (2007). Coherence of long-term variations of zooplankton in two sectors of the California Current System. *Prog. Oceanogr.*, 75(1) :42–69.
- Lehahn, Y., D'Ovidio, F., and Koren, I. (2018). A satellite-based Lagrangian view on phytoplankton dynamics. *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 10(September) :99–119.
- Lehahn, Y., D'Ovidio, F., Lévy, M., and Heifetz, E. (2007). Stirring of the northeast Atlantic spring bloom : A Lagrangian analysis based on multisatellite data. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 112(8) :1–15.

BIBLIOGRAPHIE

- Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P. J., Martin, A. P., and Rivière, P. (2012a). Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophys. Res. Lett.*, 39(14).
- Lévy, M., Franks, P. J., and Smith, K. S. (2018). The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat. Commun.*, 9(1) :4758.
- Lévy, M., Iovino, D., Resplandy, L., Klein, P., Madec, G., Tréguier, A. M., Masson, S., and Takahashi, K. (2012b). Large-scale impacts of submesoscale dynamics on phytoplankton : Local and remote effects. *Ocean Model.*, 43-44 :77–93.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., and Follows, M. J. (2014). Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.*, 4(1) :67–84.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M. J., and D’Ovidio, F. (2015). The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *J. R. Soc. Interface*, 12(111) :20150481.
- Lévy, M., Klein, P., and Treguier, A. M. (2001). Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *J. Mar. Res.*, 59(4) :535–565.
- Lévy, M., Klein, P., Tréguier, A. M., Iovino, D., Madec, G., Masson, S., and Takahashi, K. (2010). Modifications of gyre circulation by sub-mesoscale physics. *Ocean Model.*, 34(1-2) :1–15.
- Lévy, M., Resplandy, L., Klein, P., Capet, X., Iovino, D., and Ethé, C. (2012c). Grid degradation of submesoscale resolving ocean models : Benefits for offline passive tracer transport. *Ocean Model.*, 48 :1–9.
- Li, Q. P., Franks, P. J., Landry, M. R., Goericke, R., and Taylor, A. G. (2010). Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems. *J. Geophys. Res. Biogeosciences*, 115(4) :1–12.
- Li, Q. P., Franks, P. J., Ohman, M. D., and 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.
- Lima, I. D., Olson, D. B., and Doney, S. C. (2002). Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments : Biological production and community structure. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 107(8) :1–21.
- Liu, X. and Levine, N. M. (2016). Enhancement of phytoplankton chlorophyll by submesoscale frontal dynamics in the North Pacific Subtropical Gyre. *Geophys. Res. Lett.*, 43(4) :1651–1659.
- Lohrenz, S. E., Cullen, J. J., Phinney, D. A., Olson, D. B., and Yentsch, C. S. (1993). Distributions of pigments and primary production in a Gulf Stream meander. *J. Geophys. Res.*, 98(C8) :14545–14560.
- Lombard, F., Renaud, F., Sainsbury, C., Sciandra, A., and Gorsky, G. (2009). Appendicularian ecophysiology I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*. *J. Mar. Syst.*, 78(4) :606–616.
- Longhurst, A. R. (2007). *Ecological Geography of the Sea*. Elsevier.
- Luo, J. Y., Grassian, B., Tang, D., Irisson, J. O., Greer, A. T., Guigand, C. M., McClatchie, S., and Cowen, R. K. (2014). Environmental drivers of the fine-scale distribution of a gelatinous zooplankton community across a mesoscale front. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 510 :129–149.
- Madec, G. (2008). NEMO ocean engine-version 3.0-Laboratoire d’Océanographie et du Climat : Expérimentation et Approches Numériques. *Lab. d’Océanographie du Clim. Expérimentation Approch. Numériques May*, (27).
- Mahadevan, A. (2016). The Impact of Submesoscale Physics on Primary Productivity of Plankton. *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 8(1) :161–184.

- Marshall, J., Adcroft, A., Hill, C., Perelman, L., and Heisey, C. (1997). A finite-volume, incompressible navier stokes model for, studies of the ocean on parallel computers. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 102(C3) :5753–5766.
- Martinetto, P., Alemany, D., Botto, F., Mastrángelo, M., Falabella, V., Acha, E. M., Antón, G., Bianchi, A., Campagna, C., Cañete, G., Filippo, P., Iribarne, O., Lateralra, P., Martínez, P., Negri, R., Piola, A. R., Romero, S. I., Santos, D., and Saraceno, M. (2020). Linking the scientific knowledge on marine frontal systems with ecosystem services. *Ambio*, 49(2) :541–556.
- Matear, R. J., Chamberlain, M. A., Sun, C., and Feng, M. (2013). Climate change projection of the Tasman Sea from an Eddy-resolving Ocean Model. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118(6) :2961–2976.
- Mauzole, Y. L., Torres, H. S., and Fu, L. L. (2020). Patterns and Dynamics of SST Fronts in the California Current System. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 125(2).
- Maximenko, N. A., Melnichenko, O. V., Niiler, P. P., and Sasaki, H. (2008). Stationary mesoscale jet-like features in the ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 35(8) :L08603.
- McGinty, N., Johnson, M. P., and Power, A. M. (2014). Spatial mismatch between phytoplankton and zooplankton biomass at the Celtic Boundary Front. *J. Plankton Res.*, 36(6) :1446–1460.
- McManus, M. A. and Woodson, C. B. (2012). Plankton distribution and ocean dispersal. *J. Exp. Biol.*, 215(6) :1008–1016.
- McWilliams, J. C. (2016). Submesoscale currents in the ocean. *Proc. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.*, 472(2189) :20160117.
- Merchant, C. J., Embury, O., Bulgin, C. E., Block, T., Corlett, G. K., Fiedler, E., Good, S. A., Mittaz, J., Rayner, N. A., Berry, D., Eastwood, S., Taylor, M., Tsushima, Y., Waterfall, A., Wilson, R., and Donlon, C. (2019). Satellite-based time-series of sea-surface temperature since 1981 for climate applications. *Sci. Data*, 6(1) :1–18.
- Messié, M. and 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.
- Miller, P. I. and Christodoulou, S. (2014). Frequent locations of oceanic fronts as an indicator of pelagic diversity : Application to marine protected areas and renewables. *Mar. Policy*, 45 :318–329.
- Molinero, J. C., Ibanez, F., Souissi, S., Bosc, E., and Nival, P. (2008). Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. *J. Mar. Syst.*, 69(3-4) :271–282.
- Mousing, E. A., Richardson, K., Bendtsen, J., Cetinić, I., and Perry, M. J. (2016). Evidence of small-scale spatial structuring of phytoplankton alpha- and beta-diversity in the open ocean. *J. Ecol.*, 104(6) :1682–1695.
- Munk, W. (2001). Spirals on the sea. *Sci. Mar.*, 65(SUPPLEMENT 2) :193–198.
- Oguz, T., Macias, D., and Tintore, J. (2015). Ageostrophic frontal processes controlling phytoplankton production in the Catalano-Balearic Sea (Western Mediterranean). *PLoS One*, 10(6) :e0129045.
- Ohman, M. D., Barbeau, K., Franks, P. J., Goericke, R., Landry, M. R., and Miller, A. J. (2013). Ecological transitions in a coastal upwelling ecosystem. *Oceanography*, 26(3) :210–219.
- Ohman, M. D., Powell, J. R., Picheral, M., and Jensen, D. W. (2012). Mesozooplankton and particulate matter responses to a deep-water frontal system in the southern California Current System. *J. Plankton Res.*, 34(9) :815–827.
- Olson, D. (1991). Rings In The Ocean. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 19(1) :283–311.
- Omand, M. M. and Mahadevan, A. (2015). The shape of the oceanic nitracline. *Biogeosciences*, 12(11) :3273–3287.
- Pitcher, G. C., Boyd, A. J., Horstman, D. A., and Mitchell-Innes, B. A. (1998). Subsurface dinoflagellate populations, frontal blooms and the formation of red tide in the southern Benguela upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172 :253–264.

BIBLIOGRAPHIE

- Powell, J. R. and Ohman, M. D. (2015). Changes in zooplankton habitat, behavior, and acoustic scattering characteristics across glider-resolved fronts in the Southern California Current System. *Prog. Oceanogr.*, 134 :77–92.
- Prants, S. V. (2022). Marine life at Lagrangian fronts. *Prog. Oceanogr.*, 204.
- Prants, S. V., Budyansky, M. V., and Uleysky, M. Y. (2014). Identifying Lagrangian fronts with favourable fishery conditions. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 90(1) :27–35.
- Prowe, A. E., Pahlow, M., Dutkiewicz, S., Follows, M., and Oschlies, A. (2012). Top-down control of marine phytoplankton diversity in a global ecosystem model. *Prog. Oceanogr.*, 101(1) :1–13.
- Renault, L., McWilliams, J. C., Kessouri, F., Jousse, A., Frenzel, H., Chen, R., and Deutsch, C. (2021). Evaluation of high-resolution atmospheric and oceanic simulations of the California Current System. *Prog. Oceanogr.*, 195(March) :102564.
- Resplandy, L., Martin, A. P., Le Moigne, F., Martin, P., Aquilina, A., Mémyer, L., Lévy, M., and Sanders, R. (2012). How does dynamical spatial variability impact 234Th-derived estimates of organic export? *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 68 :24–45.
- Ribalet, F., Marchetti, A., Hubbard, K. A., Brown, K., Durkin, C. A., Morales, R., Robert, M., Swallow, J. E., Tortell, P. D., and Armbrust, E. V. (2010). Unveiling a phytoplankton hotspot at a narrow boundary between coastal and offshore waters. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107(38) :16571–16576.
- Richards, K. J., Whitt, D. B., Brett, G., Bryan, F. O., Feloy, K., and Long, M. C. (2021). The Impact of Climate Change on Ocean Submesoscale Activity. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126(5) :1–15.
- Rivière, P. and Pondaven, P. (2006). Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region. *J. Mar. Syst.*, 60(3-4) :345–364.
- Roy, S. and Chattopadhyay, J. (2007). Towards a resolution of 'the paradox of the plankton' : A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecol. Complex.*, 4(1-2) :26–33.
- Ryan, J. P., Yoder, J. A., and Cornillon, P. C. (1999). Enhanced chlorophyll at the shelfbreak of the Mid-Atlantic Bight and Georges Bank during the spring transition. *Limnol. Oceanogr.*, 44(1) :1–11.
- Sabatés, A., Salat, J., Raya, V., and Emelianov, M. (2013). Role of mesoscale eddies in shaping the spatial distribution of the coexisting *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* larvae in the northwestern Mediterranean. *J. Mar. Syst.*, 111-112 :108–119.
- Samo, T. J., Pedler, B. E., Ball, G. I., Pasulka, A. L., Taylor, A. G., Aluwihare, L. I., Azam, F., Goericke, R., and Landry, M. R. (2012). Microbial distribution and activity across a water mass frontal zone in the California Current Ecosystem. *J. Plankton Res.*, 34(9) :802–814.
- Sardet, C. (2015). *Plankton : wonders of the drifting world*. Univ. Chicago Press.
- Sarmiento, J. L. and Gruber, N. (2006). *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press.
- Schultes, S., Sourisseau, M., Le Masson, E., Lunven, M., and Marié, L. (2013). Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front. *J. Mar. Syst.*, 109-110(SUPPL.).
- Shigesada, N. and Okubo, A. (1981). Analysis of the self-shading effect on algal vertical distribution in natural waters. *J. Math. Biol.*, 12(3) :311–326.
- Sokolov, S. and Rintoul, S. R. (2007). On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 112(7) :1–17.

- Sonnenwald, M., Sonnewald, M., Dutkiewicz, S., Hill, C., and Forget, G. (2020). Elucidating ecological complexity : Unsupervised learning determines global marine eco-provinces. *Sci. Adv.*, 6(22) :1–12.
- Stukel, M. R., Aluwihare, L. I., Barbeau, K. A., Chekalyuk, A. M., Goericke, R., Miller, A. J., Ohman, M. D., Ruacho, A., Song, H., Stephens, B. M., and Landry, M. R. (2017). Mesoscale ocean fronts enhance carbon export due to gravitational sinking and subduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 114(6) :1252–1257.
- Swallow, J. C. and Hamon, B. V. (1959). Some measurements of deep currents in the Eastern North Atlantic. *Deep Sea Res.*, 6(C) :155–168.
- Taylor, A. G., Goericke, R., Landry, M. R., Selph, K. E., Wick, D. A., and 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.
- Taylor, A. G. and Landry, M. R. (2018). Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 592 :1–17.
- Thibault, D., Gaudy, R., and Le Fèvre, J. (1994). Zooplankton biomass, feeding and metabolism in a geostrophic frontal area (Almeria-Oran Front, western Mediterranean). Significance to pelagic food webs. *J. Mar. Syst.*, 5(3-5) :297–311.
- Tilman, D., Isbell, F., and Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 45 :471–493.
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., Jahn, O., Guidi, L., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Levy, M., and Pondaven, P. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.*, 11(1) :27–37.
- 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. (2021). Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 18(24) :6455–6477.
- Vallina, S. M., Ward, B. A., Dutkiewicz, S., and Follows, M. J. (2014). Maximal feeding with active prey-switching : A kill-the-winner functional response and its effect on global diversity and biogeography. *Prog. Oceanogr.*, 120 :93–109.
- Villate, F., Uriarte, I., Olivar, M. P., Maynou, F., Emelianov, M., and Ameztoy, I. (2014). Mesoscale structure of microplankton and mesoplankton assemblages under contrasting oceanographic conditions in the Catalan Sea (NW Mediterranean). *J. Mar. Syst.*, 139 :9–26.
- Ward, B. A., Cael, B. B., Collins, S., and Robert Young, C. (2021). Selective constraints on global plankton dispersal. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 118(10) :1–7.
- Williams, R. G. and Follows, M. J. (2011). *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodson, C. B. and Litvin, S. Y. (2015). Ocean fronts drive marine fishery production and biogeochemical cycling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 112(6) :1710–5.
- Woodson, C. B., McManus, M. A., Tyburczy, J. A., Barth, J. A., Washburn, L., Caselle, J. E., Carr, M. H., Malone, D. P., Raimondi, P. T., Menge, B. A., and Palumbi, S. R. (2012). Coastal fronts set recruitment and connectivity patterns across multiple taxa. *Limnol. Oceanogr.*, 57(2) :582–596.
- Yamamoto, T. and Nishizawa, S. (1986). Small-scale zooplankton aggregations at the front of a Kuroshio warm-core ring. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.*, 33(11-12) :1729–1740.
- Yamamoto, T., Nishizawa, S., and Taniguchi, A. (1988). Formation and retention mechanisms of phytoplankton peak abundance in the Kuroshio front. *J. Plankton Res.*, 10(6) :1113–1130.

BIBLIOGRAPHIE

- Yoder, J. A., Ackleson, S. G., Barber, R. T., Flament, P., and Balch, W. M. (1994). A line in the sea. *Nature*, 371(6499) :689–692.
- Zaba, K. D., Franks, P. J., and Ohman, M. D. (2021). The California Undercurrent as a Source of Upwelled Waters in a Coastal Filament. *J. Geophys. Res. Ocean.*, 126(2).
- Zhang, W. G., McGillicuddy, D. J., and Gawarkiewicz, G. G. (2013). Is biological productivity enhanced at the New England shelfbreak front? *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118(1) :517–535.

Effet des fronts océaniques sur les communautés de plancton

Résumé :

Les fronts océaniques sont des zones de transition entre des masses d'eaux aux propriétés physico-chimiques différentes qui sont associés à une circulation horizontale et verticale très dynamique. Des observations empiriques et des études de modélisation ont permis de montrer que l'apport vertical de nutriments par la circulation cross-frontale stimule la production primaire et provoque l'augmentation de la biomasse d'un groupe de phytoplancton opportuniste, les diatomées, au niveau des fronts. Cependant les conséquences de cet apport de nutriments sur le reste de la communauté planctonique sont encore mal connues. Dans cette thèse, j'utilise à la fois des données empiriques et des simulations numériques pour caractériser l'effet des fronts sur l'ensemble de la communauté planctonique, incluant les autres groupes de phytoplancton (comme les cyanobactéries, coccolithophores et les dinoflagellés) et le zooplancton. Je montre que la structure taxonomique et spatiale des communautés planctoniques frontale est extrêmement complexe, et qu'elle ne peut pas être expliquée uniquement par une augmentation de la croissance en réponse à l'apport de nutriments. Les résultats que j'ai obtenus pendant cette thèse viennent ainsi compléter et complexifier le modèle mécanistique établi lors de ces deux dernières décennies : loin d'être limités à la production de bloom de diatomées, les fronts sont le théâtre de couplages biophysiques complexes entre les interactions biotiques top-down et bottom-up et le transport par les courants qui génèrent des communautés planctoniques à la structure taxonomique et spatiale originale. La modification de la structure des communautés planctoniques dans les fronts pourrait avoir des conséquences importantes sur les niveaux trophiques supérieurs et sur les flux biogéochimiques qui restent à déterminer.

Mots clés : Plancton, écologie, fronts, modélisation, données in-situ, données satellites

Effect of ocean fronts on plankton communities

Abstract :

Oceanic fronts are transition zones between water masses with different physico-chemical properties that are associated with a very dynamic horizontal and vertical circulation. Empirical observations and modeling studies have shown that the vertical input of nutrients by the cross-frontal circulation stimulates primary production and causes an increase in the biomass of an opportunistic phytoplankton group, the diatoms, at the fronts. However, the consequences of this nutrient input on the rest of the planktonic community are still poorly understood. In this thesis, I use both empirical data and numerical simulations to characterize the effect of fronts on the entire planktonic community, including other phytoplankton groups (such as cyanobacteria, coccolithophores and dinoflagellates) and zooplankton. I show that the taxonomic and spatial structure of frontal planktonic communities is extremely complex, and cannot be explained solely by increased growth in response to nutrient supply. The results I obtained during this thesis thus complement and complicate the mechanistic model established during the last two decades: far from being limited to the production of diatom bloom, fronts are the scene of complex biophysical couplings between top-down and bottom-up biotic interactions and transport by currents that generate planktonic communities with an original taxonomic and spatial structure. Changes in planktonic community structure at the fronts could have important consequences on upper trophic levels and biogeochemical fluxes that remain to be determined.

Keywords : Plankton, ecology, fronts, modeling, in-situ data, satellite data