



HAL
open science

Ecophysiologie du zooplancton: de l'étude des processus à petite échelle jusqu'aux implications à grande échelle

Fabien Lombard

► **To cite this version:**

Fabien Lombard. Ecophysiologie du zooplancton: de l'étude des processus à petite échelle jusqu'aux implications à grande échelle. Ecologie, Environnement. Sorbone Université, 2017. <tel-04021176>

HAL Id: tel-04021176

<https://hal.science/tel-04021176v1>

Submitted on 9 Mar 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.



Copyright - All rights reserved

Université Pierre et Marie Curie



Travaux présentés par
Fabien LOMBARD

pour l'obtention de
L'Habilitation à Diriger des Recherches

spécialité :
Océanographie et environnement marin

Ecophysiologie du zooplancton: de l'étude des
processus à petite échelle jusqu'aux implications à grande
échelle



Laboratoire Océanographie Villefranche – UMR 7093

présentée et soutenue publiquement le 11 Mai 2017

Devant le jury composé de :

Président du Jury :	Eric Thiebaut
Rapporteurs :	Grégory Beaugrand François Carlotti Jean-Louis Jamet
Examineurs :	Louis Legendre Maria Grazia Mazzocchi Fabrice Not

Remerciements

Mes premiers remerciements vont tout naturellement vers les membres de mon jury : Grégory Beaugrand, François Carlotti, Jean Louis Jamet, Louis Legendre, Maria Grazia Mazzocchi, Fabrice Not et Eric Thiebaut. Vous m'avez fait l'immense plaisir et l'honneur d'expertiser ce document et de participer à cette soutenance. Recevez ici toute ma reconnaissance et ma gratitude.

Un grand merci également à Louis Legendre et Antoine Sciandra en tant que directeurs de laboratoire successif lors de mes différents séjours à Villefranche et aux différents directeurs de l'Observatoire Océanologique, Michel Glass, Gaby Gorsky et Anne Corval.

J'ai bien sur une pensée particulière pour Gaby Gorsky, à la fois l'un de mes directeurs de thèse, mentor, force d'énergie, d'innovation, d'initiative, de ténacité et... parfois de désorganisation et de découragement. Tu as su tirer le meilleur de moi en me poussant parfois hors de mes zones de confort, même si parfois c'est à mon cœur défendant. Je te remercie pour l'exemple que tu représentes pour moi.

Le HDR est un exercice académique rempli d'ambiguïté. L'une des conditions pour prétendre à ce diplôme est de pouvoir justifier que l'on est capable d'encadrer des étudiants, et à plus forte raison des étudiants en thèse. Or c'est justement ce diplôme qui nous donne officiellement le droit. De cette ambiguïté naît d'innombrables montages administratifs pour prouver les capacités d'encadrement, sans toutefois réellement encadrer officiellement. Qui plus est les conditions et prérequis de passage de l'HDR peuvent être fortement différents d'une université à l'autre. Toutefois, le passage de l'HDR n'est pas un passage obligé dans la carrière d'un chercheur, et beaucoup ont fait l'impasse sur cet exercice, ce qui est dommage.

En effet après m'être porté à l'exercice de rédiger ce manuscrit, j'en aperçois l'utilité et la satisfaction qu'elle renferme. D'une part cette rédaction force à faire un bilan, ce qui permet de se rendre compte des différents tournants que prend parfois le travail scientifique, de repérer également ce qui lie les différentes études, parfois fortement découplées, et en forme la trame générale. Cette trame générale, et les différents changements de direction associés, sont en grande partie le fruit de collaborations, de discussions parfois intenses, d'affichage et de contradiction, et parfois de révision de point de vue. Toutes ces différentes discussions ont permis de concrétiser et cristalliser nos idées respectives et d'en tirer des travaux et des projets communs. Je voudrais donc ici remercier les différents collaborateurs avec lesquels j'ai échangé des idées professionnelles ou personnelles, qu'ils soient chercheurs, ITA ou étudiants. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans vous. Je ne ferais pas ici une liste de toutes ces personnes, de peur d'en oublier, mais l'on pourra aisément retrouver la plupart de leurs noms dans les pages de ce manuscrit.

Enfin je voudrais remercier ma femme et ma fille. Vous qui supportez sans faille mes retours tardifs le soir, mes absences du à mes nombreux déplacements, qu'ils soient le fruit de meetings, campagnes, ou cours donnés à Paris. Le métier d'enseignant chercheur est captivant mais chronophage. Je vous remercie pour votre soutien et votre amour sans faille.

Table des matières

I. Titres et travaux.....	1
1. Renseignements administratifs et situation actuelle	1
2. Formation.....	1
3. Déroulement de carrière et responsabilités importantes	2
4. Séjours à l'étranger	3
5. Implication dans des projets nationaux et internationaux.....	3
6. Liste des publications.....	4
a. Dans des revues à comité de lecture.....	4
b. Autres publications	7
c. Congrès	7
d. Etude bibliométrique	10
7. Expérience d'encadrement	11
a. Stagiaires.....	11
b. Thèses	15
c. Post doctorants.....	17
d. Participation à des comités ou jurys de thèse	17
8. Responsabilités liées à l'enseignement et la recherche	18
a. Activité d'enseignement.....	18
b. Activité de relecteur.....	19
c. Responsabilités au sein du laboratoire.....	20
d. Participation à des campagnes océanographiques	20
9. Vulgarisation scientifique	20
a. Interventions télévisuelles et radiophoniques.....	20
b. Interventions dans la presse écrite.....	21
c. Interventions lors de manifestations.....	22
II. Bilan de mes recherches.....	23
1. Thématique générale	23
2. Etude des appendiculaires : écophysiologie, modélisation et impact sur les flux de matières	23
a. Organisme étudié et problématiques	23
b. Principaux résultats	24
i. Ecophysiologie.....	24
ii. Modèle écophysiologique, niche écologique et flux de particules.....	26
iii. Interactions trophiques entre appendiculaires et leurs proies.....	27
iv. Sédimentation et dégradation des particules produites par les appendiculaires.....	29
v. Conclusions.....	31
3. Ecophysiologie des foraminifères planctoniques	31
a. Organisme étudié et problématiques	31
b. Principaux résultats	32
i. Résultats expérimentaux	32
ii. Modèle écophysiologique.....	33
iii. Utilisation du modèle dans des études climatiques et paléoclimatiques.....	34
iv. Conclusions.....	35
4. Ecologie et écophysiologie des méduses	35
a. Organisme étudié et problématiques	35
b. Principaux résultats	37
i. Ecophysiologie des méduses.....	37
ii. Quantification des populations de méduses	38
iii. Ecologie trophique.....	40
iv. Conclusions et perspectives.....	42
5. Ecologie des communautés planctoniques, une approche globale par imagerie.....	43
a. Organismes étudiés et problématiques.....	43
i. Analyse de données.....	45

b. Séries de plancton du point B de Villefranche sur Mer	47
c. Les Campagnes Tara.....	49
i. Tara Océan	49
ii. Tara Méditerranée.....	53
iii. Tara Pacifique	56
d. Conclusions et perspectives	62

III. Projet de recherche : vers une approche réconciliant écophysiologie, taxonomie, traits du plancton, écologie fonctionnelle et techniques génomiques

1. Préambule.....	63
2. Introduction	65
a. Objet d'étude et problématiques	65
b. Les différentes façons d'appréhender le plancton	66
i. Approche taxonomique	66
ii. Approche écophysiologique	67
iii. Approche biogéochimique.....	67
iv. Approche par chaîne trophique.....	68
v. Approche par spectres de taille	69
vi. Approche par imagerie quantitative	71
vii. Approche par groupes et traits fonctionnels.....	72
viii. Approche(s) End-to-End.....	74
ix. Approche par analyse génétique.....	74
3. Buts recherchés.....	75
4. Projet de recherche :	76
a. Analyser simultanément la taxonomie et la taille : ouvrir le potentiel de richesse des données	76
b. Vers un assemblage méta-planctonique : un premier pas	78
c. Combiner approches par chaîne trophique et par spectres de taille : un lien vers une écologie plus fonctionnelle ?	80
d. Explorer de nouveaux horizons : traits fonctionnels et méta-génomique.....	82
e. Injecter de l'écophysiologie : aller du descriptif vers le fonctionnel et le biogéochimique	83
f. Etude en laboratoire: un outil indispensable pour de meilleures estimations fonctionnelles	84
g. Perspectives : des données à la modélisation.....	84
IV. Références.....	86

I. Titres et travaux

1. Renseignements administratifs et situation actuelle

LOMBARD Fabien
Né le 13/12/1979 à Saint Rémy (71)
Nationalité Française, marié, un enfant

Adresse professionnelle :

Université Pierre et Marie Curie, Sorbonne Université (UPMC, Paris 6)
Observatoire Océanographique de Villefranche sur Mer
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer (UMR 7093)
Equipe « Processus dans les Écosystèmes Pélagiques »
Station zoologique
181 chemin du Lazaret
06230 Villefranche sur Mer
Tel : 33 (0)4 93 76 38 18
Fax : 33 (0)4 93 76 38 34
Courriel : lombard@obs-vlfr.fr

Situation actuelle :

Maître de conférences de l'Université Pierre et Marie Curie (Sorbonne Universités)
depuis Janvier 2012
Section 67 : Biologie des Populations et Ecologie

Enseignement : Océanographie biologique, biodiversité marine, écophysiologie, modélisation, écologie comportementale

Recherche : Ecophysiologie, écologie, et modélisation du zooplancton. Etude expérimentale en laboratoire et *in situ*, observations *in situ*.

2. Formation

2002-2006: **Thèse de doctorat** de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI,
Mention **Très Honorable**

Intitulé : "Etude expérimentale et modélisation de l'écophysiologie
de l'appendiculaire *Oikopleura dioica*"

Laboratoire : Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-mer

Composition du jury (soutenance le 30 Janvier 2006) :

Dr. G. Gorsky	LOV, France	Directeur de thèse
Dr. A. Sciandra	LOV, France	co-Directeur de thèse
Pr. P. Nival	LOV, France	Président du jury
Dr. D. Deibel	USC, Canada	Rapporteur
Dr. F. Carlotti	COM, France	Rapporteur
Dr. J.C. Poggiale	COM, France	Examineur
Dr. J. L. Acuña	UNIOVI, Espagne	Examineur

2001-2002: **DEA Océanologie Biologique et Environnement Marin** (Option
Modélisation et Paramétrisation) à l'Université Pierre et Marie Curie,
Paris VI.
Mention **Bien**

- 2000-2001:** **Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes** (option Océanologie) à l'Université de LILLE (59)
Mention **Assez-Bien**.
- 1999-2000:** **Licence de Biologie des Organismes** (option Océanologie) à l'Université de LILLE (59)
Mention **Assez-Bien**.
- 1997-1999:** **DEUG B** spécialité Biologie à l'Université de Dijon (21).
Mention **Assez-Bien**.

3. Déroulement de carrière et responsabilités importantes

J'ai réalisé ma **thèse** (soutenue en Janvier 2006) à l'Université Pierre et Marie Curie, dans le **Laboratoire d'Océanographie de Villefranche Sur Mer**, CNRS UMR 7093, sous la direction de Gabriel Gorsky et Antoine Sciandra. Durant ma thèse j'ai étudié la physiologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* en relation avec différentes contraintes environnementales (température, concentration alimentaire). La plupart des expériences que j'ai réalisées l'ont été à partir d'une culture d'appendiculaires que j'ai maintenu en laboratoire pendant 22 mois. Les différents résultats ont permis la modélisation du budget énergétique de cet appendiculaire et d'extrapoler ce dernier pour différentes conditions in-situ en vue d'estimer l'impact biogéochimique de cet organisme.

En Avril 2006, j'ai rejoint en tant que **Post Doctorant** le **Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE)** Dans le cadre de l'ANR FORCLIM. Ce travail, réalisé sous la supervision de Laurent Labeyrie et d'Elisabeth Michel visait à modéliser la physiologie de différentes espèces de foraminifères planctoniques en vue de définir leurs optimums de croissance en fonction des conditions environnementales (Température, concentration alimentaire, lumière). Par extension les niches écologiques des différentes espèces ont également été obtenues. Pour réaliser ce travail j'ai dû réaliser l'étude en laboratoire de l'impact de la température sur la photosynthèse et la respiration de 3 espèces de foraminifères (Collaboration avec Jonathan Erez ; Université de Jérusalem). Une autre partie de mon travail a consisté en une étude de bibliographie et une réinterprétation biologique de résultats d'expérience de croissance en laboratoire initialement conçu dans un but de calibrage de proxi (rapports isotopiques et rapports d'éléments traces ; Collaboration avec David Lea et Howard Spero, Université de Santa Barbara). Enfin j'ai également participé à la planification et la réalisation de campagnes d'échantillonnage en mer (Contribution au programme ANR ForCLIM).

Suite à ce post doctorat, j'ai postulé pour obtenir un **post doctorat Européen Marie Curie** à la **Danish Technical University (DTU-Aqua) de Copenhague**, et que j'ai obtenu. Le projet "Houses fate", que j'ai réalisé de Juin 2008 à Juin 2010, avec l'aide et la supervision de Thomas Kiørboe, visait à déterminer le devenir des logettes d'appendiculaires soumises à l'action de différents types d'utilisateurs de ses logettes (communauté microbienne, zooplancton). J'ai ainsi étudié et quantifié les mécanismes (signal visuel, chimique ou mécanique) permettant au zooplancton de détecter les particules grâce à l'utilisation d'observations vidéo 3D et de différentes expériences. Le rôle des logettes d'appendiculaires dans la nutrition du zooplancton détritivore a également été étudié et quantifié ainsi que des mécanismes de sélection des particules alimentaire chez les appendiculaires ont été mis en évidence.

J'ai ensuite postulé pour l'obtention d'un **ANR retour post-doctorant** intitulé « Ecogely » et que j'ai obtenu en **Septembre 2010**. Ce projet a été initialement réalisé au **Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique (LOPB) Marseille**, Centre Océanologique de Marseille, Université de la Méditerranée avec la participation de

François Carlotti, Delphine Botha et Lars Stemmann (LOV). Ce projet de recherche visait à étudier l'écophysiologie et l'écologie de la méduse *Pelagia noctiluca*, que ce soit à l'aide d'expériences en laboratoire ou à l'aide d'observations en mer. Nous avons ainsi pu pour la première fois élever cette méduse en laboratoire, et quantifier ses taux de croissance, reproduction, respiration et excrétion. Par ailleurs une série d'observation a permis de mesurer pour la première fois l'abondance et la biomasse de cette méduse en mer durant quatre ans.

Depuis le **1^{er} Janvier 2012 je suis Maître de conférences au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer** (UPMC, Paris 6) où j'ai rejoints l'équipe « PEPS » (Processus dans les Écosystèmes Pélagiques). Je réalise l'essentiel de mon enseignement dans le cadre du Master OEM (Océanologie et Environnement Marin) et je suis **co-responsable de deux unités d'enseignement** (Modélisation de l'Environnement Marin, Réponse du Plancton aux Changements Environnementaux).

Ayant été impliqué depuis 2012 dans la définition et l'organisation du futur centre EMBRC (European Marine Biological Resource Centre) de l'Observatoire Océanologique, et étant impliqué dans plusieurs accueils de scientifiques au sein du laboratoire, Je suis depuis 2015 **responsable de la plateforme EMBRC-France « zooplancton vivant »**.

Depuis 2016 je suis également devenu **responsable de la plateforme imagerie quantitative du zooplancton** (Zooscan/flowcam/UVP).

Depuis 2016, je suis également impliqué en tant que **coordinateur scientifique dans la campagne Tara-Pacifique**.

4. Séjours à l'étranger

- Oct 2006 The Hebrew University of Jerusalem: expériences réalisées sur la respiration et la photosynthèse des foraminifères planctoniques. Collaboration avec Jonathan Erez.
- 2008-2010 Danish Technical University. Post doctorat
- Juillet 2008 California Institute of Technology / University of California, Santa Barbara. Invitation à réaliser des expériences sur les foraminifères planctoniques sur l'île de Catalina Island. Collaboration avec Howard Spero et Jonathan Erez.

5. Implication dans des projets nationaux et internationaux

-ANR « Forclim », Calibration des proxies foraminifères benthiques et planctoniques dans l'Atlantique Nord et plus particulièrement dans le Golfe de Gascogne. **Participant** (post doctorat). 2006-2008.

-Marie Curie Intra European Fellowship « houses fate », devenir des logettes d'appendiculaires soumises à différents types de détritivores. **Lauréat**. 2008-2010.

-ANR retour-post doctorant « Ecogely » (564k€), Écophysiologie des groupes fonctionnels du zooplancton gélatineux, et impact sur l'écosystème planctonique et les flux de matière. **Coordinateur**. 2010-2014.

-ANR émergences « nanodecongels », Gels d'origines naturelles et artificielles pour la décontamination de nanoparticules. **Participant**. 2013-2014.

-APR Fondation de France « prolitensan », Prolifération d'espèces littorales terrestres et marines à fort enjeux environnementaux et sanitaires : une comparaison métropole (côte méditerranéenne) et Outre-mer (côte guadeloupéennes). **Participant**. 2013-2014.

-Binational Science Foundation, « SMART » Selectivity of MARine Tunicates : Interactions between marine picoplankton and mucous-net filter feeders. **Participant**. 2013-2015.

-Karlsberg foundation, « Sargasso-Eel » Biologie des larves d'anguilles dans la mer des sargasses. **Participant**. 2014-2017.

6. Liste des publications

a. Dans des revues à comité de lecture

(est indiqué entre parenthèses le facteur d'impact à l'année de parution)

1. **Lombard F**, Sciandra A, Gorsky G, 2005. Influence of body mass, food concentration, temperature and filtering activity on the oxygen uptake of the appendicularian *Oikopleura dioica*. **Marine Ecology Progress Series**, 301: 149-158. **(IF : 2.315)**.
2. Stemmann L, Youngbluth M, Robert K, Hosia A, Picheral M, Paterson H, Ibanez F, Guidi L, **Lombard F** and Gorsky G, 2008. Global zoogeography of fragile macrozooplankton in the upper 100-1000 m depth inferred from the Underwater Video Profiler. **ICES J. Mar. Sci.** 65: 433-442. **(IF: 1.661)**.
3. **Lombard F**, Renaud F, Sainsbury C, Sciandra A, Gorsky G, 2009. Appendicularians ecophysiology. I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth, maturation and reproduction of *Oikopleura dioica*, **Journal of Marine Systems**, 78, 606-616. **(IF: 2.238)**.
4. **Lombard F**, Sciandra A, Gorsky G. 2009. Appendicularians ecophysiology, II. Reproducing clearance, growth, respiration and particles production of the appendicularian *Oikopleura dioica* by modeling its ecophysiology, **Journal of Marine Systems**, 78, 617-629. **(IF: 2.238)**.
5. **Lombard F**, Erez J, Michel E, Labeyrie L, 2009. Temperature effect on respiration and photosynthesis rates of the symbiont-bearing foraminifers *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa* and *Globigerinella siphonifera*. **Limnology and Oceanography**, 54: 210-218 **(IF: 3.545)**.
6. **Lombard F**, Labeyrie L, Lea D, Spero H, Michel E, 2009. Modelling the temperature dependent growth rates of planktic foraminifera. **Marine Micropaleontology**, 70:1-8 **(IF: 2.440)**.
7. Schmidt S, Howa H, Mouret A, **Lombard F**, Anschutz P, and Labeyrie L. 2009. Particle fluxes and recent sediment accumulation on the Aquitanian margin of Bay of Biscay. **Continental Shelf Research**, 29: 1044-1052 **(IF: 2.183)**
8. S. Retailleau, H. Howa, R. Schiebel, F. **Lombard**, F. Eynaud, S. Schmidt, F. Jorissen, L. Labeyrie. 2009. Planktic foraminiferal production along an offshore-onshore transect in the south-eastern Bay of Biscay. **Continental Shelf Research**, 29: 1123-1135 **(IF: 2.183)**
9. **Lombard F**, Legendre L, Picheral M, Sciandra A, Gorsky G. 2010 Prediction of ecological niches and carbon export by appendicularians using a new multispecies ecophysiological model. **Marine Ecology Progress Series**, 398: 109–125 **(IF: 2.519)**.
10. **Lombard F**, Eloire D, Gobet A, Stemmann L, Dolan J, Gorsky G, 2010. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions, **Limnology and Oceanography**, 55: 77-90. **(IF: 3.545)**.
11. **Lombard F**, da Rocha R E, Bijma J, Gattuso J-P. 2010. Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in foraminifera. **Biogeosciences**, 7: 247-255 **(IF: 3.246)**.

12. **Lombard F**, Kiørboe T. 2010. Marine snow originating from appendicularian houses: age-changes in settling characteristics. **Deep-Sea Research I**, 57: 1304-1313. **(IF: 2.593)**
13. Geslin E, Risgaard-Petersen N, **Lombard F**, Metzger E, Langlet D, Jorissen F. 2011. Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 396: 108-114. **(IF: 2.116)**
14. Selander E, Jakobsen H H, **Lombard F**, Kiørboe T. (2011) Grazer cues induce stealth behavior in marine dinoflagellates. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 108 : 4030-4034 **(IF : 9.432)**
15. Berline L, Stemmann L, Vichi M, **Lombard F**, Gorsky G. (2011) Impact of appendicularians on detritus and export fluxes: a model approach at DyFAMed site. **Journal of Plankton Research**, 33: 855–872 **(IF: 1.612)**
16. **Lombard F**, Labeyrie L, Michel E, Bopp L, Cortijo E, Retailleau S, Howa H, Jorissen F. (2011) Simulating the growth and distribution of planktic foraminifer using an ecophysiological multi-species model **Biogeosciences**, 8: 853–873 **(IF : 3.246)**
17. **Lombard F**, Selander E, Kiørboe T. (2011) Active prey rejection in the filter-feeding appendicularian *Oikopleura dioica*. **Limnology and Oceanography**, 56: 1504-1512 **(IF : 3.545)**
18. Bassinot F, Marzin C, Braconnot P, Marti O, Mathien-Blard E, **Lombard F**, Michel M Bopp L. (2011) Holocene evolution of summer winds and marine productivity in the tropical Indian Ocean in response to insolation forcing: data-model comparison. **Climate of the Past**, 7, 815–829 **(IF : 3.826)**
19. Ferraris M., Berline L., **Lombard F.**, Guidi L., Elineau A., Mendoza-Vera J. M., Lilley M. K. S., Taillandier V. and Gorsky G. 2012. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). **Journal of Plankton Research** 34 : 874-885 **(IF : 2.079)**
20. Kageyama M, Braconnot P, Bopp L, Guilyardi E, Lloyd J, **Lombard F**, Mariotti V, Roy T, Woillez M-N. (2012) Mid-Holocene and Last Glacial Maximum climate simulations with the IPSL model. Part I: comparing IPSL CM5A to IPSL CM4. **Climate dynamics** DOI 10.1007/s00382-012-1488-8 **(IF : 4.6)**
21. Kageyama M, Braconnot P, Bopp L, Guilyardi E, Lloyd J, **Lombard F**, Mariotti V, Roy T, Woillez M-N. (2012) Mid-Holocene and Last Glacial Maximum climate simulations with the IPSL model. Part II: model-data comparisons. **Climate dynamics** DOI 10.1007/s00382-012-1499-5 **(IF : 4.6)**
22. **Lombard F**, Koski M, Kiørboe T. 2013. Copepods use chemical trails to find sinking marine snow aggregates. **Limnology and Oceanography** 58(1), 185–192 **(IF : 3.416)**
23. Jaspers C, Haraldsson M, **Lombard F**, Bolte S and Kiørboe T. 2013 Seasonal dynamics of invasive and native ctenophore larvae in the Baltic Sea: clues to invasion and bloom potential. **Journal of Plankton Research**, 35: 582-594 **(IF : 2.079)**
24. **Lombard F**, Guidi L, Kiørboe T (2013) Effect of Type and Concentration of Ballasting Particles on Sinking Rate of Marine Snow Produced by the Appendicularian *Oikopleura dioica*. **PLoS ONE** 8(9): e75676. doi:10.1371/journal.pone.0075676 **(IF: 3.73)**
25. Drillet G, **Lombard F**. 2013. A first step towards improving copepod cultivation using modelling: the effects of density, crowding, cannibalism, tank design and strain selection on copepod egg production yields **Aquaculture research** 46, 1638-1647 **(IF: 1.422)**
26. Lilley, M.K.S., Botha, D., **Lombard F**. 2014. Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis*

- leidy. **Journal of Plankton Research** 36: 831-837. doi: 10.1093/plankt/fbu008 (IF : 2.435)
27. Lilley, M.K.S., Ferraris, M., Elineau, A., Berline, L., Cuvillier, P., Gilletta, L., Gorsky, G. **Lombard, F.** 2014. Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. **Marine Ecology Progress Series** 510:265-273 (IF: 2.546)
28. Lilley, M.K.S., Elineau, A., Ferraris, M., Stemmann, L., Gorsky, G. **Lombard, F.** 2014. Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. **Journal of Plankton Research** 36 (6): 1585-1597 doi:10.1093/plankt/fbu079 (IF: 2.435)
29. Roy T, **Lombard F**, Bopp L, Gehlen M. 2015. Potential impacts of climate change and ocean acidification on the global biogeography of planktonic foraminifera" **Biogeoscience** 12, 2873-2889, (IF 3.7)
30. Rebecca R. Helm, Stefano Tiozzo, Martin K. S. Lilley, **Fabien Lombard**, Casey W. Dunn. Comparative muscle development of jellyfish with simple and complex life cycles. **EvoDevo**, 6:11 DOI 10.1186/s13227-015-0005-7 (IF: 3.1)
31. Patwa, A., A. Thiéry, **F. Lombard**, M. K. S. Lilley, C. Boisset, J.-F. Bramard, J.-Y. Bottero, and P. Barthélémy (2015), Accumulation of nanoparticles in "jellyfish" mucus: a bio-inspired route to decontamination of nano-waste. **Scientific Reports**, 5, 11387; doi: 10.1038/srep11387 (IF: 5.07)
32. Lilley M.K.S., **Lombard, F.**, 2015. Respiration of fragile planktonic zooplankton: extending the possibilities with a single method. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 471 : 226-231, (IF 1.86)
33. Simon Ramondenc, Madeleine Goutx, **Fabien Lombard**, Chiara Santinelli, Lars Stemmann, Gabriel Gorsky, Lionel Guidi (2016) An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea based on drifting sediment traps and the Underwater Vision Profiler data sets. **Deep-Sea Research I**, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.015>. (IF :2.68)

En préparation ou à différents stades d'évaluation :

- A. Dadon-Pilosof, K.R. Conley, Y. Jacobi, M. Haber, **F. Lombard**, K. Sutherland, L. Steindler, Y. Tikochinski, M. Richter, F.O. Glöckner, M.T. Suzuki, N.J. West, A. Genin, and G. Yahel. Teflon bacteria: Non-sticky cell surface allows SAR11, the most abundant marine microorganism, to evade predation. **Submitted to PNAS**
- Cornelia Jaspers, Bastian Huwer, Elvire Antajan, Aino Hosia, Hans-Harald Hinrichsen, Arne Biastoch, Dror Angel, Christina Augustin, Siamak Bagheri, Thorsten J. S. Balsby, Ragnihild Asmus, Maarten Boersma, Delphine Bonnet, Jens T. Christense, Andreas Daenhardt, Floriane Delpy, Tone Falkenhaus, Galina Finenko, Nicholas Fleming, Veronica Fuentes, Bella Galil, Holger Haslob, Jamileh Javidpour, Lyudmila Kamburska, Sandra Kube, Victor Langenberg, Maiju Lehtiniemi, **Fabien Lombard**, Arne Malzahn, Macarena Marambio, Veselina Mihneva, Lene Friis Møller, Ulrich Niermann, Melek I. Okyar, Sophie Pitois, Thorsten H.B. Reusch, Johan Robbens, Kremena Stefanova, Delphine Thibault, Henk van der Veer, Lies Vansteenbrugge, Lodewijk van Walraven, Adam Woźniczka. Ocean current connectivity propelling secondary spread of a marine invader across western Eurasia. **Submitted to Nature Ecology & Evolution**
- Caputi, Luigi; Carradec, Quentin; Eveillard, Damien; Pelletier, Eric; Rocha Jimenez Vieira, Fabio; Kirilovsky, Amos; Villar, Emilie; Acinas, Silvia G.; Alberti, Adriana; Aury, Jean-Marc; Bertrand, Alexis; Biard, Tristan; Boccara, Martine; Brum, Jennifer R.; Brunet, Christophe; Carratalà, Anna; Chaffron, Samuel; Claustre, Hervé; Colin,

Sébastien; d'Aniello, Salvatore; Da Silva, Corinne; Dolan, John; Doré, Hugo; Gasparini, Stéphane; Jamet, Jean-Louis; Lejeusne, Christophe; Lepoivre, Cyrille; Lescot, Magali; Lima-Mendez, Gipsi; **Lombard, Fabien**; Lukes, Julius; Maillet, Nicolas; Malviya, Shruti; Martinez, Elodie; Mazzocchi, Maria Grazia; Néou, Mario B.; Paz-Yepes, Javier; Pedro Coelho, Luis; Poulain, Julie; Ramondenc, Simon; Romagnan, Jean-Baptiste; Roux, Simon; Sanges, Remo; Scalco, Eleonora; Sprovieri, Mario; Sunagawa, Shinichi; Taillander, Vincent; Tanaka, Atsuko; Tirichine, Leila; Trottier, Camille; Uitz, Julia; Veluchamy, Alaguraj; Vesela, Jana; Vincent, Flora; Yau, Sheree; Boss, Emmanuel; Grimsley, Nigel; Guidi, Lionel; Hingamp, Pascal; Sordino, Paolo; Stemmann, Lars; Sullivan, Matthew; Zingone, Adriana; Garczarek, Laurence; d'Ortenzio, Fabrizio; Testor, Pierre; Ribera d'Alcalà, Maurizio; Not, Fabrice; Wincker, Patrick; Bowler, Chris; Iudicone, Daniele. Community-level response to natural perturbations in open ocean planktonic ecosystems. **Soumis à Nature.**

Lombard, F., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., Ramondenc S., Elineau, A., Cuvillier, P., Stemmann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. **En préparation**

Shiganova T. A., Sommer U. , Javidpour J., Molinero J.C., , Işinibilir M.O., Malej A., Christou E., Frangou-Siokou I., Marambio M., Fuentes V., Mirsoyan Z.A., Gülsahin N., **Lombard F.**, Lilley M.K.S., Krememetsky V.V., , Angel D. L., Galil B.S., Bonnet D., and Delpy F. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz, 1865) in different environments of the Eurasian Seas. **En préparation pour Progress in Oceanology**

Marc Picheral, Lionel Guidi, Sarah Searson, Claudie Marec, Vincent Taillandier, Emmanuel Boss, Annick Bricaud, Dominique Lefèvre, Lars Stemmann, Gaby Gorsky, Léo Berline, **Fabien Lombard**, François Roullier. An open science resource for the discovery of Tara Oceans data collected using sensors mounted on the Rosette Vertical Sampling System (RVSS). **En préparation**

Peter Munk, Torkel G. Nielsen, Cornelia Jaspers, **Fabien Lombard**, Daniel J. Alaya, Lasse Riemann. Vertical structuring of plankton communities in areas of European eel larvae distribution in the Sargasso Sea. **En préparation**

b. Autres publications

Stemmann L, Picheral M, Guidi L, **Lombard F**, Prejger F, Claustre H, Karl D M, Gorsky G. (2012) Assessing zooplankton and marine particle spatial and temporal distributions using underwater imaging sensors: Case studies using the Underwater Vision Profiler. In "Sensors for Ecology, Towards integrated knowledge of ecosystems", Eds. J.-F. Le Galliard, J.-M. Guarini and F. Gaill. Pp 119-138.

Berline, L., Lilley, M., **Lombard, F.**, Zakardjian, B., Daly Yahia, N. 2013. Jellyfish connections in the western Mediterranean Sea. **Rapp. Comm. int. Mer Médit.**, 40, p534

c. Congrès

1. Lombard F, Lilley MKS, Berline L, Martina F, Ramondenc S, Elineau A, Cuvillier P, Stemmann L, Gorsky G. 2016. Spatial and temporal variations of jellyfish abundance and biomass in the Ligurian Sea (NW-Mediterranean Sea): A quest for an efficient, cost

- effective and quantitative method. 5th International Jellyfish Bloom Symposium, Barcelona, Spain, May 30-June 3 2016 (Oral)
2. Lombard, F.; Patwa, A.; Thiéry, A.; Lilley, M. K.; Boisset, C.; Bramard, J. f.; Bottero, J. Y.; Berthélémy, P.; 2015. Using jellyfish mucus to trap nanoparticles from waste waters works 5th International Jellyfish Bloom Symposium, Barcelona, Spain, May 30-June 3 2016 (Oral)
 3. Lombard, F. 2015. Pest or resource? Questioning the management and use of jellyfish proliferations and example of waste water depollution with jellyfish mucus. Marine Ecosystem Services Workshop, Organisé par MERMEX, 26-27 Nov 2015, Villefranche sur Mer
 4. Dadon-Pilosof, A.; Conley, K.; Lombard, F.; Sutherland, K.; Steindler, L.; Tikochinski, Y.; Richter, M.; Gilboa, M.; Genin, A.; Yahel, G.; 2015. Non-photosynthetic bacteria elude appendicularia filtration in situ (Abstract ID: 25598) ASLO Aquatic Science Meeting, Granada, Spain, 22-27 February 2015 (Poster)
 5. Yahel, G.; Dadon-Pilosof, A.; Richter, M.; Steindler, L.; Sutherland, K. R.; Lombard, F.; Conley, K.; Tikochinski, Y.; Gilboa, M.; Genin, A.; 2015. Teflon bacteria? Can pelagibacter ubique, the most abundant bacterium in the ocean, evade predation by slipping through mucus nets? (Abstract ID: 25657) ASLO Aquatic Science Meeting, Granada, Spain, 22-27 February 2015 (Oral)
 6. Lombard, F.; Patwa, A.; Thiéry, A.; Lilley, M. K.; Boisset, C.; Bramard, J. f.; Bottero, J. Y.; Berthélémy, P.; 2015. Using jellyfish mucus to trap nanoparticles from waste waters works (Abstract ID: 26863) ASLO Aquatic Science Meeting, Granada, Spain, 22-27 February 2015 (Oral)
 7. Cécilia Claeys, Louis Arreghini, Fabien Lombard, Delphine Thibault, Rodolphe Lemee, Sophie Marro (2014) La prolifération d'espèces marines à enjeux environnementaux et sanitaires : Hommes, Microalgues et Méduses. colloque de la société d'écologie humaine colloque "Habiter le littoral. Enjeux écologiques et humains contemporains", Marseille, 16-18 octobre 2014. Poster.
 8. Martin K.S. Lilley, Martina Ferraris, Amanda Elineau, Leo Berline, Perrine Cuvilliers, Laurent Gilletta, Gabriel Gorsky, and Fabien Lombard (2014) Growth and lifecycle of the scyphozoan jellyfish *Pelagia noctiluca* : results from laboratory rearing and in situ observations. ICES Annual Science Conference 15-19 September 2014 A Coruña, Spain. Oral
 9. Martin K.S. Lilley, Leo Berline, Martina Ferraris, Amanda Elineau, Perrine Cuvilliers, Lars Stemmann, Fabien Lombard (2014) Has the biomass of jellyfish already surpassed small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea? Results from an intense spatiotemporal survey during 2011- 2014 and comparison with the long- term trend. ICES Annual Science Conference 15-19 September 2014 A Coruña, Spain. Oral
 10. Delphine Thibault, Aurélie Boisnoir, Cecila Claeys, Louis Arreghini, and Fabien Lombard (2014) First report on the population of gelatinous zooplankton around the French Caribbean islands (Guadeloupe and Martinique). ICES Annual Science Conference 15-19 September 2014 A Coruña, Spain. Poster
 11. Cornelia Jaspers, Elvire Antajan, Ragnihild Asmus, Maarten Boersma, Umberto Binetti, Delphine Bonnet, Delphine Botha, Jens Tang Christensen, Floriane Delpy, Galina Finenko, Veronica Fuentes, Matilda Haraldsson, Holger Haslob, Aino Hosia, Bastian Huwer, Jamileh Javidpour, Lyudmila Kamburska, Florian Kellenreiter, Sandra Kube, Victor Langenberg, Thomas Lesniowski, Fabien Lombard, Martin Lilley, Arne Malzahn, Macarena Marambio, Veselina Mihneva, Lene Friis Møller, Ulrich Niermann, Melek

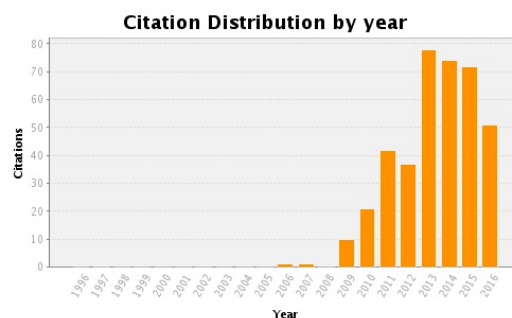
- Isinibilir Okyar, Sophie Pitois, Johan Robbens, Hans Ulrik Riisgaard, Matthias Schaber, Kremena Stefanova, Henk van der Veer, Lies Vansteenbrugge, and Lodewijk van Walraven (2014) A synthesis of the distribution of *Mnemiopsis leidyi* in European waters. ICES Annual Science Conference 15-19 September 2014 A Coruña, Spain. Poster
12. Berline, L., Lilley, M.K.S., Lombard, F. Zakardjian, B. (2013) Jellyfish connection in the Western Mediterranean Sea. Presentation at the CIESM, Marseille, October 2013.
 13. Lilley MKS, Lombard F 2013 Metabolic measurements of gelatinous marine organisms, the effect of size and temperature. Fourth International Jellyfish Bloom Symposium. 5-7 June, 2013, Hiroshima, Japan. Oral.
 14. Lilley MKS, Lombard F 2013 Using oxygen optodes to calculate metabolic demands of gelatinous organisms. Fourth International Jellyfish Bloom Symposium. 5-7 June, 2013, Hiroshima, Japan. Poster
 15. Lombard F, Lilley MKS, Elineau A, Martina F, Stemmann L, Gorsky G. 2013. *Pelagia noctiluca* carbon budgets: the effect of long-term starvation on egg production and growth under laboratory conditions. Fourth International Jellyfish Bloom Symposium. 5-7 June, 2013, Hiroshima, Japan. Poster
 16. Berline L, Lilley MKS, Lombard F, Zakardjian B, Molcard A, Ourmieres Y, Daly Yahia N. 2013 Exploring jellyfish connections in the Mediterranean Sea. Fourth International Jellyfish Bloom Symposium. 5-7 June, 2013, Hiroshima, Japan. Poster
 17. Lilley MKS, Lombard F (2012) Developing a technique for in-situ monitoring of fragile planktonic organisms. Poster at the 2012 PICES meeting, Hiroshima, Japan, Oct 2012
 18. **Lombard, F.**; Labeyrie, L.; Michel, E.; Gorsky, G.; Using zooplankton ecophysiology to reproduce their biogeography and temporal successions: a multispecies case study on appendicularians and foraminifers ASLO Aquatic Sciences Meeting. Salt Lake City, USA, February, 20-24 2012.
 19. **Lombard F**, Selander E, Kiørboe T. Active food selection in appendicularians. 5th International zooplankton production symposium, Pucon (Chili), 14-18 Mars 2011. (Poster)
 20. **Lombard F**, Labeyrie L, Michel E, Bopp L, Cortijo E, Retailleau S, Howa H, Jorissen F. Reproducing planktic foraminiferan growth, habitat and abundance using an ecophysiological multispecific approach. 5th International zooplankton production symposium, Pucon (Chili), 14-18 Mars 2011. (Poster)
 21. **Lombard F**, Kiørboe K. Marine snow originating from appendicularia: Age-changes in houses settling characteristics and the effect of ballast material. . 5th International zooplankton production symposium, Pucon (Chili), 14-18 Mars 2011. (Communication orale)
 22. **Lombard F**, Eloire D, Gobet A, Stemmann L, Dolan J, Gorsky G. Experimental and modeling evidence of appendicularian-ciliate interactions. Ocean Sciences Meeting, 22-26 Février 2010, Portland, Oregon (Communication orale)
 23. **Lombard F**, Kiørboe T. Marine snow originating from appendicularian houses: age-changes in settling characteristics. Ocean Sciences Meeting, 22-26 Février 2010, Portland, Oregon (Poster)
 24. **Lombard F**, Legendre L, Picheral M, Sciandra A, Gorsky G. Appendicularians ecophysiology, seasonal successions, biogeography and effect in water column: a multispecific modelling approach. Aquatic Sciences Meeting, Nice, France, Jan 25-30 2009
 25. Fabry V J., Eggins S, Hönisch B, **Lombard F**, Spero H J. Impacts of Ocean acidification on calcareous zooplankton. 2nd meeting of the Oceans in a High CO₂ World, Monaco, 6-9 Oct 2008.

26. **Lombard F**, Labeyrie L, Michel E, Lea D and member of the Forclim team. The FORCLIM eco-physiological growth model for planktic foraminifera: a new tool to reconstruct ecological niches, abundances and potential depth and season of growth for fossil foraminifera species in ocean sediment records. AGU (American Geophysical Union) Fall Meeting, San Francisco (Etats-Unis) 10-14 Décembre 2007. (Communication orale)
27. **Lombard F**, Erez J, Michel E, Labeyrie L. Multispecies modeling approach to predict foraminifer growth and ecological niches. 4th International zooplankton production symposium, Hiroshima (Japon), 28 Mai-1^{er} Juin 2007. (Communication orale)
28. **Lombard F**, Picheral M, Sciandra A, Legendre L, Gorsky G (2007). Multispecies modeling approach to predict ecological niches and carbon export by appendicularians. 4th International zooplankton production symposium, Hiroshima (Japon), 28 Mai-1^{er} Juin 2007. (Poster)
29. **Lombard F**, Erez J, Michel E, Labeyrie L. Multispecies modeling approach to predict foraminifer growth and ecological niches. Foraminifera and nannofossil groups joint spring meeting, Angers (France), 7-8 Juin 2007. (Poster)
30. **Lombard F**, Eloire D, Gobet A, Stemmann L, Dolan J, Gorsky G. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions. Mathematical Biosciences Institute meeting, Columbus (Etats-Unis), 15-19 Mai 2006. (**Invité pour une communication orale et poster**)
31. **Lombard F**, Renaud F, Sainsbury C, Sciandra A, Gorsky G. Dynamic energy budget in *Oikopleura dioica* (Appendicularia). ASLO Summer meeting, Saint Jacques de Compostelle (Espagne), 19-24 Juin 2005. (Communication orale)
32. **Lombard F**, Sainsbury C, Renaud F, Sciandra A et Gorsky G. Estimation of appendicularians environmental impact by modeling ecophysiology, growth and reproduction. ASLO Summer meeting, Savannah (Etats-Unis), 13-18 Juin 2004. (Poster)

d. Etude bibliométrique

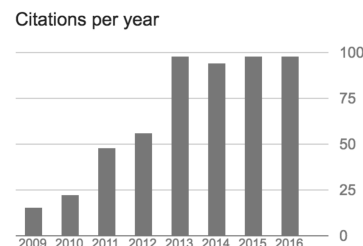
Étude Bibliométrique réalisée à l'aide de ISI Web of Knowledge et de Google scholar
 ISI :

Total Articles in Publication List:	32
Articles With Citation Data:	32
Sum of the Times Cited:	387
Average Citations per Article:	12.09
h-index:	13
Last Updated:	10/21/2016



Google Scholar

<u>Citation indices</u>	All	Since 2011
<u>Citations</u>	540	492
<u>h-index</u>	15	14
<u>i10-index</u>	20	18



7. Expérience d'encadrement

a. Stagiaires

- Florent Renaud

Stagiaire de Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes de Marseille
Sujet : « Etude de la variation de la taille, de la filtration et de l'assimilation de l'espèce *Oikopleura dioica* en fonction de la concentration de nourriture »

Dates : Mai-Juin 2003

Situation actuelle de l'étudiant : Chargé de mission au ministère de l'environnement

Encadrement : 80%

Co-encadrement : Gaby Gorsky (20%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Lombard F, **Renaud F**, Sainsbury C, Sciandra A, Gorsky G, 2009. Appendicularians ecophysiology. I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth, maturation and reproduction of *Oikopleura dioica*, **Journal of Marine Systems**, 78, 606-616.

- Christopher Sainsbury

Stagiaire de Manchester University BSc "Biology with a Modern Language"

Sujet : "Ecophysiology and population dynamics of North Western Mediterranean Appendicularians"

Dates : Septembre 2003- Juin 2004

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Gaby Gorsky (50%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Lombard F, Renaud F, **Sainsbury C**, Sciandra A, Gorsky G, 2009. Appendicularians ecophysiology. I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth, maturation and reproduction of *Oikopleura dioica*, **Journal of Marine Systems**, 78, 606-616.

- Damien Eloire

Stagiaire de MASTER de Sciences et Technologies de l'UPMC première année

Sujet : "Etude des interactions entre appendiculaires et ciliés : croissance et développement d'*Oikopleura dioica* Fol, 1872"

Dates : Mai-Juin 2005

Situation actuelle de l'étudiant : A réalisé une thèse au Plymouth Marine Laboratory

Encadrement : 80%

Co-encadrement : Gaby Gorsky (10%), John Dolan (10%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Lombard F, **Eloire D**, Gobet A, Stemmann L, Dolan J, Gorsky G, 2010. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions, *Limnology and Oceanography*, 55: 77-90.

- Angélique Gobet

Stagiaire de MASTER de Sciences et Technologies de l'UPMC première année

Sujet : "Etude des interactions entre les ciliés et les appendiculaires : influence des appendiculaires sur les ciliés"

Dates : Mai-Juin 2005

Situation actuelle de l'étudiant : Chercheuse à la station biologique de Roscoff (UPMC). A réalisé une thèse à l'Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research (Bremehaven)

Encadrement : 80%

Co-encadrement : Gaby Gorsky (10%), John Dolan (10%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Lombard F, Eloire D, **Gobet A**, Stemann L, Dolan J, Gorsky G, 2010. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions, **Limnology and Oceanography**, 55: 77-90.

-Amanda Elineau

Stagiaire de Master (2^e année) Sciences et technologies Université de Corse Pascale Paoli.

Sujet : « Etudes expérimentales sur la fécondité de *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775) et observations de sa distribution au large de Villefranche sur Mer (Nord-Ouest de la Méditerranée) »

Dates : Mars-Aout 2011

Situation actuelle de l'étudiant : Ingénieur d'études titulaire à l'observatoire Océanologique de Villefranche. Responsable des collections formolées de zooplancton et de la plateforme d'imagerie quantitative.

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Lars Stemann (50%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Ferraris M., Berline L., Lombard F., Guidi L., **Elineau A.**, Mendoza-Vera J. M., Lilley M. K. S., Taillandier V. and Gorsky G. 2012. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34 : 874-885

Lilley, M.K.S., Ferraris, M., **Elineau, A.**, Berline, L., Cuvillier, P., Gilletta, L., Gorsky, G. Lombard, F. 2014. Growth and lifecycle of the Scyphozoan jellyfish *Pelagia noctiluca*: results from laboratory rearing and *in situ* observations. *Marine Ecology Progress Series* 510:265-273

Lilley, M.K.S., **Elineau, A.**, Ferraris, M., Stemann, L., Gorsky, G. Lombard, F. Shrinking to enhance survival: Metabolic adaptations of the holoplanktonic jellyfish *Pelagia noctiluca*. Sous presse, *Journal of Plankton Research* (IF: 2.435) doi:10.1093/plankt/fbu079

Lombard, F, Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., Ramondenc S., **Elineau, A.**, Cuvillier, P., Stemann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. **En préparation**

-Florian Feltrini

Stagiaire de Master (2^e année) UPMC, école doctorale des Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanologie et environnement marin.

Sujet : « Influence des conditions environnementales sur la physiologie du plancton gélatineux, un regard particulier sur *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775) »

Dates : Janvier-Juin 2012

Situation actuelle de l'étudiant : inconnue

Encadrement : 100%

-Maia Durozier

Stagiaire de Master (2^e année) UPMC, école doctorale des Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanologie et environnement marin.

Sujet : « Taux de respiration du zooplancton : Effet de la température, des différents niveaux taxonomiques et des caractéristiques du zooplancton en utilisant une méthode optique non invasive »

Dates : Janvier-Juin 2013

Situation actuelle de l'étudiant : CDD à l'observatoire océanologique de Villefranche, Service d'observation du Point B (jusqu'à 2015)

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Stéphane Gasparini (50%)

-Périne Cuvillier

Stagiaire de Licence de Biologie des Organismes et des Populations (Université de Lille 1)

Sujet : « Etude de la distribution spatiale des méduses *Pelagia noctiluca* en Mer Ligure en relation avec l'environnement »

Dates : Mai-Aout 2013

Situation actuelle de l'étudiant : inconnue

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Léo Berline (50%)

Lilley, M.K.S., Ferraris, M., Elineau, A., Berline, L., **Cuvillier, P.**, Gilletta, L., Gorsky, G., Lombard, F. 2014. Growth and lifecycle of the Scyphozoan jellyfish *Pelagia noctiluca*: results from laboratory rearing and *in situ* observations. Marine Ecology Progress Series 510:265-273

Lombard, F., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., Ramondenc S., Elineau, A., **Cuvillier, P.**, Stemmann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. **En préparation**

-Simon Ramondenc

DU l'université de Nice.

Sujet : Variabilité de l'abondance des particules marines en Méditerranée nord-occidentale

Dates : Janvier-Juin 2014

Situation actuelle de l'étudiant : En thèse

Encadrement : 45%

Co-encadrement : Lars Stemmann (10%) Lionel Guidi (45%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Simon Ramondenc, Madeleine Goutx, Fabien Lombard, Chiara Santinelli, Lars Stemmann, Gabriel Gorsky, Lionel Guidi (2016) An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea based on drifting sediment traps and the Underwater Vision Profiler data sets. Deep-Sea Research I, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.015>.

Lombard, F., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., **Ramondenc S.**, Elineau, A., Cuvillier, P., Stemmann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. **En préparation**

Caputi, Luigi; Carradec, Quentin; Eveillard, Damien; Pelletier, Eric; Rocha Jimenez Vieira, Fabio; Kirilovsky, Amos; Villar, Emilie; Acinas, Silvia G.; Alberti, Adriana; Aury, Jean-Marc; Bertrand, Alexis; Biard, Tristan; Boccara, Martine; Brum, Jennifer R.; Brunet, Christophe; Carratalà, Anna; Chaffron, Samuel; Claustre, Hervé; Colin, Sébastien; d'Aniello, Salvatore; Da Silva, Corinne; Dolan, John; Doré, Hugo; Gasparini,

Stéphane; Jamet, Jean-Louis; Lejeusne, Christophe; Lepoivre, Cyrille; Lescot, Magali; Lima-Mendez, Gipsi; Lombard, Fabien; Lukes, Julius; Maillet, Nicolas; Malviya, Shruti; Martinez, Elodie; Mazzocchi, Maria Grazia; Néou, Mario B.; Paz-Yepes, Javier; Pedro Coelho, Luis; Poulain, Julie; **Ramondenc, Simon**; Romagnan, Jean-Baptiste; Roux, Simon; Sanges, Remo; Scalco, Eleonora; Sprovieri, Mario; Sunagawa, Shinichi; Taillander, Vincent; Tanaka, Atsuko; Tirichine, Leila; Trottier, Camille; Uitz, Julia; Veluchamy, Alaguraj; Vesela, Jana; Vincent, Flora; Yau, Sheree; Boss, Emmanuel; Grimsley, Nigel; Guidi, Lionel; Hingamp, Pascal; Sordino, Paolo; Stemmann, Lars; Sullivan, Matthew; Zingone, Adriana; Garczarek, Laurence; d'Ortenzio, Fabrizio; Testor, Pierre; Ribera d'Alcalà, Maurizio; Not, Fabrice; Wincker, Patrick; Bowler, Chris; Iudicone, Daniele. Community-level response to natural perturbations in open ocean planktonic ecosystems. **En préparation**

-Aurélie Boisnoir

Stagiaire de Master (2^e année) UPMC, école doctorale des Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanologie et environnement marin.

Sujet : Etude des espèces toxiques et urticantes dans les Antilles françaises, avec une mention particulière pour les dinoflagellés benthiques

Dates : Janvier-Juin 2014

Situation actuelle de l'étudiant : en thèse

Encadrement : 20%

Co-encadrement : Rodolphe Lemeé (80%)

- Thelma Panaiotis

Stagiaire de Licence de l'Ecole Normale Supérieure (ENS Cachan), série BCPST

Sujet : « Écologie trophique de la méduse *Pelagia noctiluca* et impact sur les flux de matière »

Dates : Mai-Aout 2015

Situation actuelle de l'étudiant : continue ses études

Encadrement : 80%

Co-encadrement : Simon Ramondenc (20%)

- Serena Busti

Stagiaire de (Erasmus +) Master 2 de l'université de Salento (Italie), Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali, Corso di Laurea Magistrale in Coastal and Marine Biology and Ecology

Sujet : «Trophic role of *pelagia noctiluca* (cnidaria, Scyphozoa) in the western mediterranean sea: Preliminary assessment of stable isotope signatures in jellyfish tissues from the bay of villefranche-sur-mer (france).»

Dates : Mai-Aout 2015

Situation actuelle de l'étudiant : Cherche une thèse

Encadrement : 60%

Co-encadrement : Simon Ramondenc (40%)

- Marion Olivier

Stagiaire de Master 2 Mention Science de l'Univers, Environnement, Ecologie Spécialité Océanographie et Environnements Marins (UPMC)

Sujet : «Distribution des communautés zooplanctoniques à l'échelle globale»

Dates : Janvier-Juin 2016

Situation actuelle de l'étudiant : service civique, cellule communication du laboratoire d'océanographie de Villefranche sur mer

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Lars Stemmann (50%)

- Lea Egea

Stagiaire de Master 1 Mention Science de l'Univers, Environnement, Ecologie Spécialité Océanographie et Environnements Marins (UPMC)

Sujet : «Analyse de la distribution des microplastiques et du zooplancton du bassin Méditerranéen»

Dates : Mai-Juin 2016

Situation actuelle de l'étudiant : En Master 2

Encadrement : 50%

Co-encadrement : Maria Luisa Pedrotti (50%)

- Louis Terrats

Stagiaire de Master 1 Mention Science de l'Univers, Environnement, Ecologie Spécialité Océanographie et Environnements Marins (UPMC)

Sujet : «L'analyse isotopique, une méthode pour retracer les liens trophiques du plancton gélatineux»

Dates : Mai-Juin 2016

Situation actuelle de l'étudiant : En Master 2

Encadrement : 40%

Co-encadrement : Thierry Blasco (40%) Simon Ramondenc (20%)

b. Thèses

-Cornelia Jaspers

Thèse à l'université technique Danoise (DTU-Aqua, Charlottenlund).

Sujet « Ecology of gelatinous plankton ».

Dates : Janvier 2009-Mai 2012

Situation actuelle de l'étudiant : Post-doctorat à l'université de Hambourg (Allemagne) et DTU (Copenhague, Danemark)

Encadrement : 10%

Co-encadrement : Thomas Kiorboe (90%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

Jaspers C, Haraldsson M, Lombard F, Bolte S and Kjørboe T. 2013 Seasonal dynamics of invasive and native ctenophore larvae in the Baltic Sea: clues to invasion and bloom potential. *Journal of Plankton Research*, 35: 582-594

-Martina Ferraris

Thèse à l'université Pierre et Marie Curie (Paris 6) école doctorale des Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanologie et environnement marin.

Sujet : Etude expérimentale de l'écophysiologie et de la dynamique de population de la scyphoméduse *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775) en Mer Ligure Nord Occidentale

Dates : Septembre 2009-novembre 2012

Situation actuelle de l'étudiant : CDD à l'observatoire océanologique de Villefranche (communications et outreach)

Encadrement : 20%

Co-encadrement : Lars Stemann (40%), Gabriel Gorsky (40%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

- Ferraris M.**, Berline L., Lombard F., Guidi L., Elineau A., Mendoza-Vera J. M., Lilley M. K. S., Taillandier V. and Gorsky G. 2012. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34 : 874-885
- Lilley, M.K.S., **Ferraris, M.**, Elineau, A., Berline, L., Cuvillier, P., Gilletta, L., Gorsky, G., Lombard, F. 2014. Growth and lifecycle of the Scyphozoan jellyfish *Pelagia noctiluca*: results from laboratory rearing and *in situ* observations. *Marine Ecology Progress Series* 510:265-273
- Lilley, M.K.S., Elineau, A., **Ferraris, M.**, Stemann, L., Gorsky, G., Lombard, F. Shrinking to enhance survival: Metabolic adaptations of the holoplanktonic jellyfish *Pelagia noctiluca*. Sous presse, *Journal of Plankton Research* doi:10.1093/plankt/fbu079

Simon Ramondenc

Thèse à l'université Pierre et Marie Curie (Paris 6), école doctorale des Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanologie et environnement marin.

Sujet : Analyse des variations spatiotemporelles du zooplancton gélatineux et de son effet sur les flux de matières : Etude à l'aide d'une approche combinant expérimentation et exploitation de données existantes

Dates : Octobre 2014-...

Situation actuelle de l'étudiant : en thèse

Encadrement : 45%

Co-encadrement : Lars Stemann (10%) Lionel Guidi (45%)

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

- Simon Ramondenc**, Madeleine Goutx, Fabien Lombard, Chiara Santinelli, Lars Stemann, Gabriel Gorsky, Lionel Guidi (2016) An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea based on drifting sediment traps and the Underwater Vision Profiler data sets. *Deep-Sea Research I*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.015>.
- Lombard, F., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., **Ramondenc S.**, Elineau, A., Cuvillier, P., Stemann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. **En préparation**
- Caputi, Luigi; Carradec, Quentin; Eveillard, Damien; Pelletier, Eric; Rocha Jimenez Vieira, Fabio; Kirilovsky, Amos; Villar, Emilie; Acinas, Silvia G.; Alberti, Adriana; Aury, Jean-Marc; Bertrand, Alexis; Biard, Tristan; Boccara, Martine; Brum, Jennifer R.; Brunet, Christophe; Carratalà, Anna; Chaffron, Samuel; Claustre, Hervé; Colin, Sébastien; d'Aniello, Salvatore; Da Silva, Corinne; Dolan, John; Doré, Hugo; Gasparini, Stéphane; Jamet, Jean-Louis; Lejeusne, Christophe; Lepoivre, Cyrille; Lescot, Magali; Lima-Mendez, Gipsi; Lombard, Fabien; Lukes, Julius; Maillet, Nicolas; Malviya, Shruti; Martinez, Elodie; Mazzocchi, Maria Grazia; Néou, Mario B.; Paz-Yepes, Javier; Pedro Coelho, Luis; Poulain, Julie; **Ramondenc, Simon**; Romagnan, Jean-Baptiste; Roux, Simon; Sanges, Remo; Scalco, Eleonora; Sprovieri, Mario; Sunagawa, Shinichi; Taillander, Vincent; Tanaka, Atsuko; Tirichine, Leila; Trottier, Camille; Uitz, Julia; Veluchamy, Alaguraj; Vesela, Jana; Vincent, Flora; Yau, Sheree; Boss, Emmanuel; Grimsley, Nigel; Guidi, Lionel; Hingamp, Pascal; Sordino, Paolo; Stemann, Lars; Sullivan, Matthew; Zingone, Adriana; Garczarek, Laurence; d'Ortenzio, Fabrizio; Testor, Pierre; Ribera d'Alcalà, Maurizio; Not, Fabrice; Wincker, Patrick; Bowler, Chris; Iudicone, Daniele. Community-level response to natural perturbations in open ocean planktonic ecosystems. **En préparation**

c. Post doctorants

-Martin Lilley

Liste des publications en liaison avec l'encadrement :

- Ferraris M., Berline L., Lombard F., Guidi L., Elineau A., Mendoza-Vera J. M., **Lilley M. K. S.**, Taillandier V. and Gorsky G. 2012. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34 : 874-885
- Lilley, M.K.S.**, Botha, D., Lombard F. 2014. Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research* 36: 831-837. doi: 10.1093/plankt/fbu008
- Lilley, M.K.S.**, Elineau, A., Ferraris, M., Stemmann, L., Gorsky, G. Lombard, F. 2014. Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. *Journal of Plankton Research* 36 (6): 1585-1597 doi:10.1093/plankt/fbu079
- Lilley, M.K.S.**, Ferraris, M., Elineau, A., Berline, L., Cuvillier, P., Gilletta, L., Gorsky, G. Lombard, F. 2014. Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series* 510:265-273
- Rebecca R. Helm, Stefano Tiozzo, **Martin K. S. Lilley**, Fabien Lombard, Casey W. Dunn. Comparative muscle development of jellyfish with simple and complex life cycles. *EvoDevo*, 6:11 DOI 10.1186/s13227-015-0005-7
- Amit Patwa, Alain Thiéry, Fabien Lombard, **Martin K.S. Lilley**, Claire Boisset, Jean-François Bramard, Jean-Yves Bottero and Philippe Barthélémy (2015). Accumulation of nanoparticles in "jellyfish" mucus: a bio-inspired route to decontamination of nano-waste. *Scientific Reports*, (IF: 5.07) 5, 11387; doi: 10.1038/srep11387
- Lilley M.K.S.**, Lombard, F., 2015. Respiration of fragile planktonic zooplankton: extending the possibilities with a single method. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471 : 226-231, IF 1.86
- Berline, L., **Lilley, M.**, Lombard, F., Zakardjian, B., Daly Yahia, N. 2013. Jellyfish connections in the western Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 40, p534
- Lombard, F, **Lilley, M.K.S.**, Berline, L., Ferraris, M., Ramondenc S., Elineau, A., Cuvillier, P., Stemmann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. En preparation

d. Participation à des comités ou jurys de thèse

- Amandine Collignon, Université de Liège, Thèse intitulée « Importance et variabilité des méduses en Baie de Calvi » (printemps 2014), **Examineur.**
- Ella Howes, Université Pierre et Marie Curie ; Jacobs University of Bremen « The effects of ocean acidification on calcification and incorporation of isotopes and elements in Mediterranean pteropods and foraminifers », **Examineur.**
- Ella Howes, Université Pierre et Marie Curie ; **Comité de thèse**
- Tristan Briard, Université Pierre et Marie Curie ; **Comité de thèse**
- Keats Conley, University of Oregon; **Comité de thèse**

8. Responsabilités liées à l'enseignement et la recherche

a. Activité d'enseignement

-Décompte des heures d'enseignement :

Année universitaire	Heures réalisées
2011-2012	82 (demi service)
2012-2013	204
2013-2014	166
2014-2015	192
2015-2016	214

Participation dans les modules suivants :

- 1er cycle Licence SV3 LV369 INOC « Initiation à l'océanographie »
- Stage IMMERSION philosophie-biologie (Licence)
- Cours de modélisation à l'ENSTA ParisTech « Dynamique des écosystèmes marins »
- Organismes marins et modèles biologiques (OMAMOB)
- 2e cycle M1 SDUEE OEM 4UM10 Structure et fonctionnement des écosystèmes marins
- 2e cycle M1 SDUEE OEM MU 418 DEEM « Diversité et écologie des écosystèmes marins »
- 2e cycle M1 SDUEE OEM MU 353 DIMAPLAN « Diversité et Écologie du plancton en Méditerranée »
- 2e cycle M2 SDUEE OEM NU 193 REPCE « Réponses des écosystèmes pélagiques aux changements environnementaux»
- 2e cycle M2 SDUEE OEM NU 192 MEM « Modélisation en Environnement Marin »
- 2e cycle M2 SDUEE OEM NU 191 CC « contaminants chimiques »
- 2e cycle M2 SDUEE OEM 5UM34 RPCE « Réponses des écosystèmes pélagiques aux changements environnementaux» (co-responsable)
- 2e cycle M2 SDUEE OEM 5UM35 MEM « Modélisation en Environnement Marin »
- 2e cycle M2 Biologie et Santé de l'Environnement de l'université de Nice UE3 Ecophysiologie Marine»

-Membre du jury de Master en 2012 et 2015

-Co-responsable du module RPCE « Réponses des écosystèmes pélagiques aux changements environnementaux»

La finalité du module REPCE est d'enseigner comment l'océan et les organismes qui le peuplent réagissent aux différents changements de l'environnement (physiques, chimiques ou biologiques) et sur les méthodes utilisées pour étudier ces réponses. En plus des cours que je donne dans cette unité, mon arrivée dans ce module a été l'occasion de repenser l'intégralité des séances de TP de celui-ci. Nous proposons maintenant aux étudiants une démarche didactique où, sur la base d'une observation standard (mesure de la respiration du zooplancton), ils peuvent tester l'effet de différentes perturbations environnementales. Ceux-ci sont libres de tester les perturbations qu'ils veulent, pour peu qu'il soit humainement possible de leur installer le dispositif expérimental adéquat avant la séance et les étudiants sont progressivement guidés dans leur démarche. Ainsi les étudiants ont le contrôle total de leur expérience, depuis la conceptualisation, les réalisations, puis l'analyse et l'interprétation. La démarche centrale consiste avant tout de leur permettre de s'approprier l'expérience, de les initier à une démarche scientifique complète et de les

confronter aux problèmes quotidiens rencontrés lors de travaux expérimentaux. Cela permet aux étudiants, entre autre, de se rendre compte de la rigueur et de la quantité de travail nécessaire pour obtenir des résultats fiables, tels que présentés dans les cours.

Cours dispensés :

- Long term changes in planktonic populations
- Biological response to temperature changes
- Behavioral and adaptative responses of plankton to environmental biotic factors: A war in the ocean
- Jellyfish proliferations
- Measuring respiration in practice

-Co-responsable du module MEM « Modélisation en Environnement Marin »

La finalité du module MEM est d'apprendre aux étudiants à conceptualiser, concevoir, mettre en œuvre et analyser des modèles mathématiques tels qu'ils sont utilisés en océanologie. A cet effet, les séances de travail se décomposent en journées entières où le matin, les étudiants apprennent des concepts utilisés en modélisation et où l'après-midi, ils mettent directement en œuvre le contenu du cours lors de séances de TD sur ordinateur. Lors des différentes séances de TD, nous travaillons sur la réalisation progressive d'un modèle d'océanologie biologique complet. Ainsi après avoir vu les rudiments de programmation et d'intégration, je leur enseigne comment modéliser la croissance d'organismes de manière simple, puis de plus en plus complexe en demandant aux étudiants d'ajouter progressivement des détails au modèle initial (modèle 2D, modèles d'écosystèmes, modèles écophysiologicals, modèles lagrangiens et de comportement...). En seconde partie de ce module, nous demandons à chacun de construire son propre modèle océanologique en s'intéressant à une question scientifique personnelle, et de tenter d'y répondre en utilisant la modélisation. Ce projet de modélisation est une fois de plus basé sur un processus initiatique où l'étudiant est un acteur central dans les prises de décisions (conceptualisation, réalisation, analyse), et dans lequel je suis continuellement disponible pour des conseils, aiguillage, débogage, et pour l'aider dans son analyse des résultats

Cours dispensés :

- Introduction to modeling
- Programming, numerical methods to solve differential equations
- Ecophysiology and functional responses : basic knowledges used in models and how to identify parameters
- Physical forcing and spatial modeling
- Energetic and Ecophysiological models
- Modelling communities

b. Activité de relecteur

- Limnology and Oceanography (x4)
- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom
- Marine Biology, Bulletin of Marine Science
- Estuarine Coastal and Shelf Science
- Earth and Planetary Science Letters
- Marine Micropaleontology
- Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology
- Biogeosciences
- Journal of Plankton Research

- Marine Ecology Progress Series (x2)
- Editeur invité pour Marine Ecology Progress Series (Issue spéciale sur les bloom de méduses)
- ICES Journal of Marine Science
- Hydrobiologia
- Polar Biology
- NSF (x2)

c. Responsabilités au sein du laboratoire

- Responsable de la plateforme « Zooplancton » (Centre National De Ressources Biologiques Marines, EMBRC-France,). Fourniture et envoi d'organismes zooplanctoniques vivants (issus d'élevage) ou fixés (élevage et issus du milieu naturel), 15 envois depuis 2012. Accueil de chercheurs en séjours scientifiques (20 accueils depuis 2012).
- Participation à la commission de réflexion sur la construction des futurs locaux EMBRC « culture d'organismes »
- 2014-2015 : Responsable scientifique de la bibliothèque de Villefranche sur Mer
- Depuis 2016 : Responsable de la plateforme « Imagerie quantitative du zooplancton» (Zooscan/Flowcam/UVP) et du service d'observation « RadeZoo »
- Depuis 2016 : Coordinateur scientifique de la campagne Tara-Pacifique

d. Participation à des campagnes océanographiques

- 2007 Campagne Forclim, 7 jours à bord du RV Cotes de la Manche (Golfe de Gascogne), Flotte INSU. Responsable scientifique de la campagne : Hélène Howa.
- 2014 Campagne Sargasso-Eel, 27 jours à bord du RV Dana (Mer des Sargasses), Danish Technical Universiteit. Responsable scientifique de la campagne : Peter Munk.
- 2016 Campagne Tara-Pacifique, 26 jours à bord du RV Tara (Océan Pacifique Sud), Fondation Tara. Responsable scientifique de la campagne : Fabien Lombard.

9. Vulgarisation scientifique

a. Interventions télévisuelles et radiophoniques

- 2016 Participation à un reportage grand format pour Arte sur les méduses (pas encore diffusé)
- 2016 Participation à une émission pour Thalassa (France 3, 02/09) : Plastique, la grande invasion - des déchets dans les filets
- 2015 Participation à une émission pour Télématin France 2 (22/10) : Les méduses et les nanoparticules
- 2015 Participation à une émission pour Radio-sud (24/07): requins, méduses et moustiques, les envahisseurs des mers
- 2015 Participation à un reportage E=M6 : Test de combinaison anti méduses (05/07)
- 2015 Participation à un reportage de France 3 aquitaine : Piéger la pollution quotidienne grâce... aux méduses ! (26/06)
- 2015 Interview pour RTL sur la présence de méduses en méditerranée (09/05)
- 2015 Film « medazur : prévoir l'arrivée des méduses » par le crédit agricole (diffusé dans les agences CA- PACA, lors des AG et sur le site internet CA PACA

- 2014 Participation à un reportage Cnano paca « [méduses et nanoparticules](#) »
- 2014 Participation à un reportage radio sur les méduses pour Radio Classique
- 2014 Participation à un reportage sur les méduses pour le journal de 20h de France 2, juin 2014
- 2013 Participation à un reportage radio sur les méduses pour France Bleu Azur, trois diffusions (17/07/2013 ; 17/07/2013 ; 16/07/2013)
- 2013 Participation au reportage « météo baignade soleil, les secrets scientifiques de notre été » pour E=M6 (chaîne M6) du 09/06/2013
- 2013 Participation à un reportage sur les méduses pour la chaîne ARD (chaîne publique allemande)
- 2013 Participation à un reportage sur les méduses pour le journal de 13h de France 2 du 12/07/2013
- 2013 Participation au film documentaire « le règne des méduses » diffusé sur France 3 et Ushuaia TV
- 2012 Participation au Journal télévisé de TF1, de France 2 (télé matin), de M6, de France 3 Côte d'Azur et de BFM TV consacrés aux méduses
- 2009 Participation au documentaire « planète plancton » diffusé sur Arte en 2009 (nombreuses rediffusions dont 14 en 2014 sur TMC et Arte)
- 2007 Participation au documentaire « Fragile Méditerranée : Le temps des réserves » de Christian Petron

b. Interventions dans la presse écrite

- 2017 Participation à des articles sur les méduses pour : Ocean-71 (16/01).
- 2016 Participation à des articles sur les méduses pour : Science et avenir junior (Juin), Sciences et Avenir (09/06), Var-Matin (29/05), Nice-Matin (26/04), Atlantico.fr (02/07), France-Bleu Roussillon (13/06).
- 2015 Trois articles et numéro hors série « été » de Nice matin (28/06)
- 2015 Participation à des articles sur les méduses pour : Nice Matin (14/04), 20 minutes (03/06), Le Figaro (10/07), Le parisien (18/07), Le point (16/07), L'indépendant (16/07), Inserm actualités (15/07), Planet.fr (23/07), La marseillaise.fr (15/07), Ouest France (16/07), TopSanté (01/09)
- 2014 Participation à des articles sur les méduses pour : 20 minutes, Nice Matin (30/06), sciences-avenir (Août), magazine Capital (juin), le Parisien (29/08).
- 2013 Participation à la rédaction de l'ouvrage « Plancton. Aux origines du vivant » de Christian Sardet
- 2013 Participation à des articles sur les méduses pour : 20 minutes, www.francetvinfo.fr (12/07/2013) ; actualite.portail.free.fr (12/07/2013) ; HD L'Humanité Dimanche (du 01 au 07/08/2013), La Provence (07/07/2013), BFMTV.COM (31/05/2013), Grazia (11/10/2013)
- 2013 Rédaction de l'article « prévoir l'arrivée des méduses urticantes *Pelagia noctiluca* » Dans l'ouvrage « Méditerranée, Mer vivante » 18^e Edition Edité par le Lions Clubs de Nice
- 2012 Participation à l'article « Encore un nouvel été avec les méduses dans les A.-M. » du 29/06/2012 de Nice Matin
- 2012 Participation à un article dans Le magazine Terre Sauvage
- 2012 Participation à un article dans le journal du Dimanche
- 2012 Participation à un article dans le journal science et avenir

2012 Participation au site de diffusion du savoir « mon océan et moi » page zooplancton

c. Interventions lors de manifestations

- 2016 Création d'un kit sur les données de pollution microplastique autour de Tara Méditerranée pour utilisation dans collèges et lycées: <http://oceans.taraexpeditions.org/rp/kit-de-donnees-pollution-microplastique/>
- 2016 Conférence grand public à Sospel « Le changement climatique et ses conséquences »
- 2015 Fête de la science à Villefranche stand 'Méduses'
- 2014 Fête de la science à Villefranche stand 'Méduses'
- 2014 Participation à des excursions et démonstrations autour de la méduse pour Etudiants de Harvard (art, architecture, économie, politique) Juin 2014
- 2013 Participation au « printemps des chercheurs » avec un stand méduses
- 2013 Fête de la science à Villefranche « du plancton à l'homme » stand 'Méduses'
- 2012 « Des Virus aux Baleines: Un voyage au pays du plancton », Présentation grand public organisée à la mairie de la Brigue.
- 2011 « Des Virus aux Baleines: Un voyage au pays du plancton », Présentation grand public dans le cadre de l'exposition : « baleines mes sœurs » organisée à la mairie de Villefranche sur mer.
- 2011 Participation à la fête de la science (Villefranche sur mer)
- 2006-2007 Participation à la fête de la science au CNRS de Gif sur Yvette
- 2007 Lombard F. Les organismes planctoniques présents dans le sédiment. Poster photographique réalisé dans le cadre de la fête de la science.
- 2002-2006 Participation aux journées annuelles de portes ouvertes du LOV et à la fête de la science.
- 2005 Participation photographique aux expositions « La mer en question » à la bibliothèque Nucéra de Nice et « Vellele, la science marine à la belle époque » à l'hôtel de ville de Villefranche-sur-Mer (Octobre- Novembre 2005).
- 2006 Création des panneaux « Plancton de la rade de Villefranche sur Mer » : Le zooplancton gélatineux filtreur. Le zooplancton gélatineux prédateur. Le zooplancton protozoaire. Le microphytoplancton Poster photographique permanent du LOV.

II. Bilan de mes recherches

1. Thématique générale

Lors de mes différents travaux de recherche, je me suis intéressé à l'écologie et à l'écophysiole d'organismes tels que les appendiculaires, les foraminifères, et plus récemment les méduses, le zooplancton gélatineux et le zooplancton en général.

Tous ces organismes sont relativement abondants, jouent un rôle clé que ce soit dans le transfert de carbone vers le fond des océans ou dans les chaînes trophiques, mais souffrent d'une méconnaissance importante comparativement à d'autres organismes (e.g. les copépodes) car ils sont généralement fragiles, sont souvent mal échantillonnés, difficiles à quantifier, et délicats à maintenir en laboratoire.

Plus particulièrement, mes travaux de recherche visent à déterminer l'influence des facteurs environnementaux sur la physiologie de ces organismes et, en retour, comment la physiologie de ces organismes contraint leur croissance, leur présence et leur action sur les flux de matière et l'écosystème. Par extension, je cherche également à déterminer le devenir des particules produites par ces organismes et donc à quantifier leur intervention dans les flux de matière dans l'écosystème et la chaîne trophique. Mon travail est caractérisé par une très large pluridisciplinarité, mêlant expérimentation, modélisation et analyse de données *in-situ*, et fait appel à des champs pluridisciplinaires tels que la physiologie, l'écologie comportementale, la biogéochimie, la biogéographie et la micropaléontologie.

2. Etude des appendiculaires : écophysiole, modélisation et impact sur les flux de matières

-Ecophysiole des appendiculaires (Doctorat, Université Pierre et Marie Curie-Paris VI, Villefranche-sur-Mer) : Septembre 2002-Janvier 2006

-Devenir des particules produites par les appendiculaires (Post-Doctorat Européen « Marie Curie », DTU-Aqua, Copenhague) : Juin 2008- Mai 2010

- Binational Science Foundation, « SMART » Selectivity of MARine Tunicates : Interactions between marine picoplankton and mucous-net filter feeders. 2013-2015.

a. Organisme étudié et problématiques



Figure 1 : Femelle *Oikopleura dioica* dans sa lochette (colorée à l'encre de chine rouge)

Les appendiculaires sont des organismes clefs du zooplancton marin non seulement parce qu'ils représentent une abondance importante (souvent second en abondance après les copépodes) et occupent une place particulière dans la chaîne trophique, mais également parce qu'ils produisent de fortes quantités de particules détritiques. Les appendiculaires se nourrissent en filtrant une vaste gamme de tailles de particules contenues dans l'eau de mer. Ceci se fait grâce à une structure muqueuse sécrétée continuellement, appelée "lochette" (Figure 1), qui comporte plusieurs filtres très élaborés. Ce mode d'alimentation permet aux appendiculaires de se nourrir de particules aussi petites que des bactéries et des

colloïdes (Fernández et al. 2004; Flood et al. 1992). Ils assurent donc un transfert efficace de matière et d'énergie depuis les bactéries et les protozoaires hétérotrophes jusqu'aux poissons, et court-circuitent ainsi la boucle microbienne (Gorsky and Fenaux 1998). Ce fait, mis en rapport avec leur cycle de vie court (7 jours à 15 °C, 2 jours à 29°C, Hopcroft and Roff (1995)) et leur capacité de pullulation, confère à ce groupe un rôle particulier dans les écosystèmes pélagiques.

Par ailleurs, les appendiculaires ont un rôle majeur sur cycle du carbone. Leur stratégie de nutrition les mène à produire de grandes quantités de matière particulaire détritique que ce soit sous la forme de pelotes fécales ou de logettes abandonnées, toutes deux contribuant très significativement à la neige marine (Alldredge and Gotschalk 1988) et au flux total de carbone organique particulaire (entre 12 et 83 % du flux ;Alldredge 2004; Bauerfeind et al. 1997; Dagg and Brown 2004).

Malgré l'importance des appendiculaires dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques et dans le cycle du carbone, leurs processus physiologiques et leur impact sur l'écosystème sont relativement mal connus. Ceci peut être expliqué par la fragilité de ces organismes qui rend difficile la récolte et l'étude de spécimens intacts tout comme l'expérimentation en laboratoire. De plus, la majorité des études précédentes sur les appendiculaires étant réalisées de manière fragmentaire et se focalisant sur l'observation d'un nombre réduit de processus ou de forçages environnementaux, il était difficile d'obtenir une vue synthétique de leur physiologie et de leur impact sur les flux de matières.

L'objectif principal de mon travail a donc été d'**approfondir la connaissance du métabolisme, de la nutrition et de la croissance des appendiculaires** afin de réaliser un bilan énergétique en **utilisant de façon complémentaire expérimentation et modélisation**. A cet effet j'ai étudié en laboratoire l'appendiculaire *Oikopleura dioica* qui est l'une des espèces les plus cosmopolites d'appendiculaires et qui peut être cultivé en laboratoire.

A la suite de ce travail, je me suis intéressé à quantifier l'impact des appendiculaires sur les flux de matière dans l'océan. Pour cela, il est nécessaire de déterminer le devenir des particules que les appendiculaires produisent (logettes et pelotes fécales). De nombreuses études ont montré que ces particules, essentiellement composées de logettes abandonnées, disparaissent très rapidement durant leur sédimentation (Vargas and Gonzalez 2004) et seraient une cible préférentielle des copépodes détritivores (Alldredge 1972; Ohtsuka and Kubo 1991; Steinberg et al. 1994). Comme pour toutes les particules de neige marine, les processus de dégradation sont relativement inconnus, notamment l'action des détritivores zooplanctoniques et la manière dont ceux-ci localisent les particules. Les logettes d'appendiculaires constituent un parfait modèle pour l'étude du devenir de la neige marine en laboratoire car elles permettent d'obtenir des particules en tous points semblables à celles observées *in situ* et ce en grand nombre.

Les objectifs de ce travail ont été, dans un premier temps, de déterminer l'évolution « classique » des logettes d'appendiculaires (taux de sédimentation, re-largage de matière, dégradation bactérienne, processus de déflation) en l'absence de consommateurs, et, dans un second temps, d'étudier l'action d'organismes consommateurs de particules (copépodes) sur la dégradation des logettes d'appendiculaires ainsi que les mécanismes permettant aux copépodes de localiser ces particules.

b. Principaux résultats

i. Ecophysiologie

Lombard F, Sciandra A, Gorsky G, 2005. Influence of body mass, food concentration, temperature and filtering activity on the oxygen uptake of the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Marine Ecology Progress Series*, 301: 149-158.

Lombard F, Renaud F, Sainsbury C, Sciandra A, Gorsky G, 2009. Appendicularians ecophysiology. I. Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth, maturation and reproduction of *Oikopleura dioica*, *Journal of Marine Systems*, 78, 606-616.

A partir des différentes connaissances existant sur cet appendiculaire, un modèle écophysologique préliminaire a été construit. Sur la base des déficiences de ce modèle préliminaire, différents processus physiologiques inconnus ou imparfaitement connus des appendiculaires ont été ciblés lors d'expériences en milieu contrôlé. Les différentes hypothèses de départ étaient que (1) au moins un des processus physiologiques auparavant considérés comme indépendants de la concentration alimentaire (respiration, assimilation) était au contraire variable en fonction de l'abondance de nourriture; (2) que la respiration avait été surestimée lors de travaux précédents; (3) que les mécanismes de maturation et de reproduction étaient relativement inconnus et que le processus d'investissement dans la reproduction devait pouvoir être décrit en fonction de variables simples; (4) que le poids des œufs avait certainement été sous-estimé dans de précédentes études; et (5) afin de calibrer et valider un modèle écophysologique de manière optimale, qu'un set de données homogènes concernant la plupart des processus physiologiques selon plusieurs conditions environnementales était nécessaire.

Le taux de respiration d'*O. dioica* a été étudié et quantifié en fonction de différents facteurs (température, taille des appendiculaires, concentration alimentaire, activité de filtration). J'ai mis au point et utilisé différents protocoles innovants tels que l'utilisation d'algues lyophilisées comme source de nourriture, celles-ci n'influençant pas les mesures de respiration, ou encore l'emploi d'anesthésique pour observer la respiration basale des appendiculaires. J'ai ainsi pu démontrer que le taux de respiration d'*O. dioica* ne dépendait que peu ou pas de la concentration alimentaire. Ceci peut s'expliquer en raison d'une respiration basale atteignant 67% de la respiration totale, une valeur forte comparativement aux autres organismes zooplanctoniques (15-30 %; Kiørboe et al. 1985; Svetlichny et al. 2004; Trueman et al. 1984). Ces résultats montrent également que le taux de respiration de cette espèce a probablement été surestimé dans les études précédentes. Ainsi, cette expérience nous a permis de confirmer l'une des hypothèses émises (surestimation du taux de respiration) et d'infirmer une seconde hypothèse (variation de la respiration en fonction de l'activité de filtration).

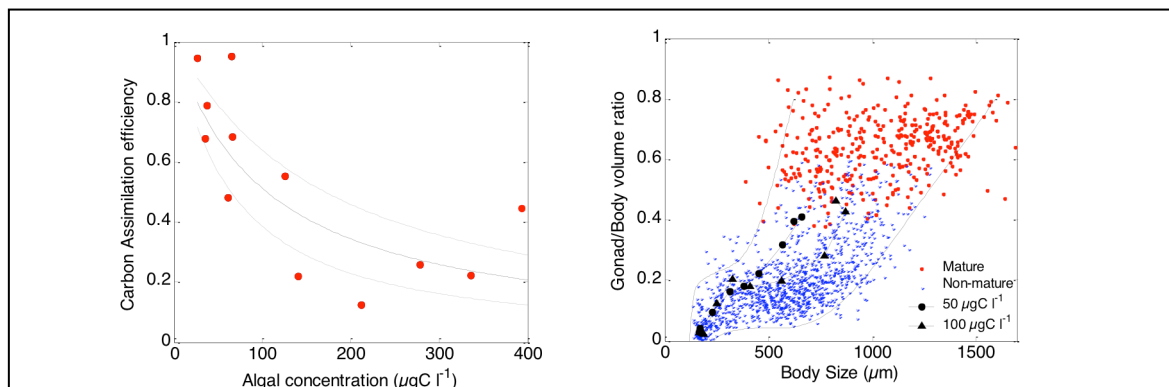


Figure 2 : (Gauche) Efficacité d'assimilation d'*Oikopleura dioica* en fonction de la concentration alimentaire. (Droite) Proportion du volume total du corps occupé par la gonade en fonction de la taille des appendiculaires. Deux populations observées jour après jour dans des conditions limitantes (ronds noirs) et non limitantes en nourriture (triangles noirs) sont ajoutées à titre indicatif. Ces résultats ont permis de déterminer la dynamique de croissance des gonades ainsi que la part de matière assimilée investie dans la reproduction.

Plusieurs expériences ont été réalisées afin de mesurer l'efficacité d'assimilation à différentes concentrations nutritives, déterminer les facteurs contrôlant le processus de croissance et de maturation des gonades, et obtenir ainsi des données permettant de calibrer un modèle de croissance. J'ai ainsi pu démontrer que l'efficacité d'assimilation varie en fonction de la concentration alimentaire (Figure 2). Cette étude a également permis de mieux comprendre la dynamique de la croissance des gonades et de déterminer le poids exact des œufs qui avait été surestimé lors de précédentes études. Ce travail nous a donc permis de confirmer trois des hypothèses établies et d'obtenir des données homogènes et cohérentes concernant divers processus physiologiques selon différentes conditions expérimentales. Ces données ont été ultérieurement utilisées pour calibrer le modèle de croissance de manière optimale.

ii. *Modèle écophysiologique, niche écologique et flux de particules*

- Lombard F, Sciandra A, Gorsky G. Appendicularians ecophysiology, 2009. II. Reproducing clearance, growth, respiration and particles production of the appendicularian *Oikopleura dioica* by modeling its ecophysiology, *Journal of Marine Systems*, 78, 617-629.
- Lombard F, Legendre L, Picheral M, Sciandra A, Gorsky G. 2010 Prediction of ecological niches and carbon export by appendicularians using a new multispecies ecophysiological model. *Marine Ecology Progress Series*, 398: 109–125.
- Berline L, Stemmann L, Vichi M, Lombard F, Gorsky G. (2011) Impact of appendicularians on detritus and export fluxes: a model approach at DyFAMed site. *Journal of Plankton Research*, 33: 855–872

J'ai ensuite développé et calibré un modèle de croissance sur la base des résultats expérimentaux acquis. Ainsi, chaque processus physiologique a pu être calibré indépendamment grâce à des expériences dédiées. Ce modèle reproduit correctement les différents processus physiologiques (filtration, croissance, reproduction, production de logettes et de pelotes fécales) d'*O. dioica* observés à différentes températures et concentrations alimentaires. Grâce à de multiples simulations effectuées pour différentes températures et concentrations en particules, j'ai pu observer que le taux de croissance est optimal pour des concentrations mésotrophes à eutrophes, et pour des températures élevées (Figure 3). Par extension, cette représentation fournit une définition de la niche écologique de cette espèce.

Le même modèle a également été calibré pour trois espèces supplémentaires d'appendiculaires (*O. longicauda*, *O. fusiformis* et *O. rufescens*) grâce à des données de la littérature. Ceci permet de calculer leur taux de croissance respectif en fonction des conditions environnementales. En comparant les différents taux de croissance, les conditions environnementales les plus favorables à la croissance de chaque espèce ont pu être définies (Figure 3). Celles-ci correspondent à une représentation des niches écologiques réalisées où chaque espèce est théoriquement dominante.

Cette approche a été validée par la bonne concordance entre modèle et observations dans une dimension spatiale (biogéographie reproduite avec 67% d'efficacité) ou temporelle (successions saisonnières ; Figure 4). Combiné avec des observations issues des campagnes POMME, le modèle a également pu être utilisé en tant qu'outil analytique afin d'estimer les quantités de particules détritiques produites par les appendiculaires. Ce travail a permis d'estimer que plus de 65% des particules filtrées par les appendiculaires étaient directement relarguées sous forme de neige marine, et que l'impact des appendiculaires sur la production détritique pouvait être considérable.

Ce modèle a ensuite été inclus dans un modèle de groupes fonctionnels planctoniques afin d'estimer l'impact des appendiculaires sur le flux de particules observé au site Dyfamed. Cette étude a montré que, malgré une faible présence dans le compartiment

zooplanctonique comparativement aux copépodes, les appendiculaires participeraient à hauteur de 55% au flux exporté de carbone, montrant l'intérêt d'inclure cet organisme dans des modèles d'écosystèmes. Cette étude a également ouvert la voie pour une inclusion réaliste des appendiculaires dans des modèles d'écosystèmes.

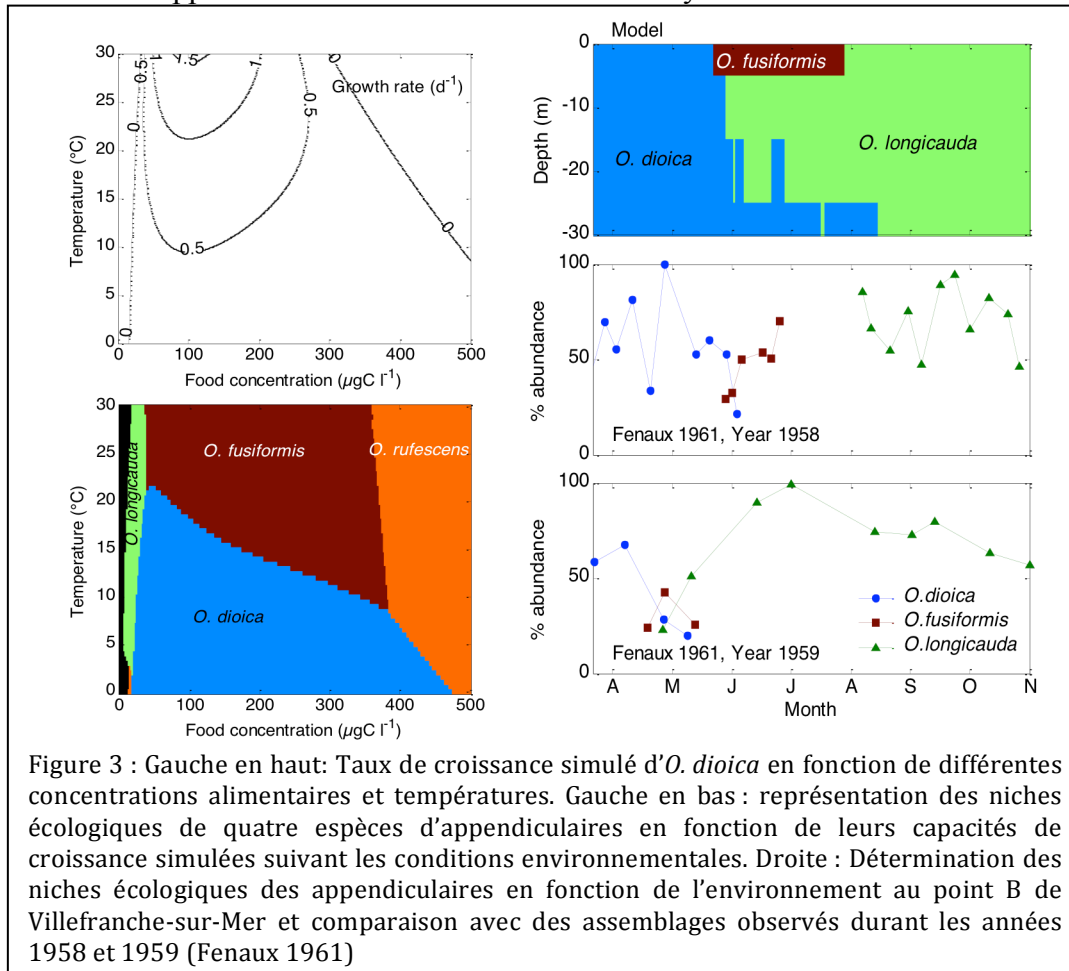


Figure 3 : Gauche en haut: Taux de croissance simulé d'*O. dioica* en fonction de différentes concentrations alimentaires et températures. Gauche en bas : représentation des niches écologiques de quatre espèces d'appendiculaires en fonction de leurs capacités de croissance simulées suivant les conditions environnementales. Droite : Détermination des niches écologiques des appendiculaires en fonction de l'environnement au point B de Villefranche-sur-Mer et comparaison avec des assemblages observés durant les années 1958 et 1959 (Fenaux 1961)

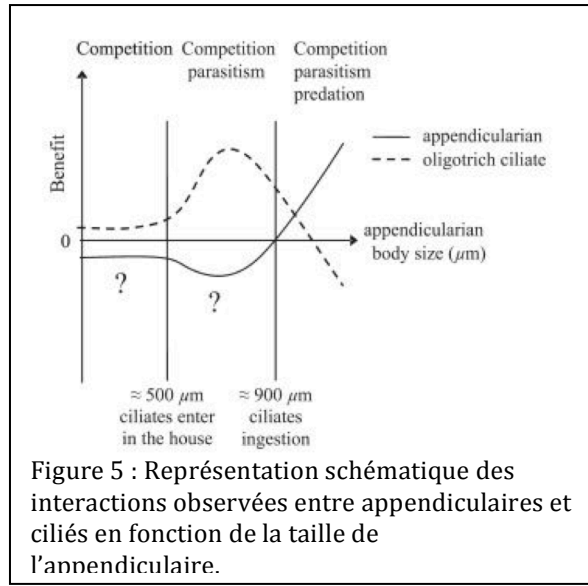
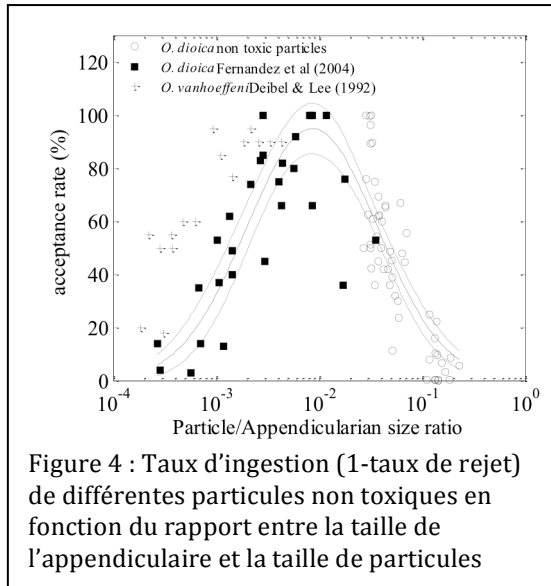
iii. Interactions trophiques entre appendiculaires et leurs proies

Lombard F, Eloire D, Gobet A, Stemmann L, Dolan J, Gorsky G, 2010. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions, *Limnology and Oceanography*, 55: 77-90.

Lombard F, Selander E, Kiørboe T. (2011) Active prey rejection in the filter-feeding appendicularian *Oikopleura dioica*. *Limnology and Oceanography*, 56: 1504-1512

L'analyse de résultats issus de la bibliographie à l'aide du modèle d'appendiculaire m'a permis de mettre en évidence que, en présence de particules-proies de tailles importantes, le modèle ne permettait pas de reproduire les observations.

Les appendiculaires sont généralement considérés comme des organismes filtreurs non sélectifs. Une sélection passive est connue, basée sur la taille des filtres entrants de la logette (éliminant les plus grosses particules) et la taille des filtres collecteurs des particules. Des observations d'appendiculaires nourris avec différents types de particules (ciliés, algues, algues toxiques *Alexandrium minutum* et *tamarense*) m'ont permis de montrer qu'une sélection active est également présente et que les appendiculaires sont capables de rejeter, puis d'évacuer de leur logette les particules indésirables. Cette sélection semble être principalement basée sur la taille des particules, les grosses particules étant préférentiellement rejetées si elles atteignent 12% de la taille de l'appendiculaire



(Figure 4). De plus, les observations que j'ai effectuées en présence d'algues toxiques ont également montré que celles-ci sont plus fréquemment rejetées que des particules de tailles semblables et que le type de particules peut dans une certaine mesure être différencié par les appendiculaires. Ainsi entre 40 et 95% des *Alexandrium* filtrées ont été activement rejetées, ce qui pourrait favoriser les blooms de phytoplancton toxique par rapport à d'autres espèces préférentiellement consommées par des appendiculaires.

La présence récurrente de ciliés (organismes protozoaires) dans mes cultures d'appendiculaires et le fait que des études conduites *in situ* ont rapporté la présence de ciliés dans les logettes d'appendiculaires abandonnées (Davoll and Silver 1986; Hansen et al. 1996; Vargas and Gonzalez 2004) suggèrent que des relations trophiques entre ces deux organismes demeurent inconnues. Pour déterminer la nature de cette interaction et à quel organisme celle-ci profite, j'ai réalisé une expérience en milieu contrôlé inspirée du principe du chemostat. Le modèle que j'ai précédemment développé a été utilisé de manière analytique pour déterminer la nature et quantifier le profit respectif de cette interaction.

Mes résultats montrent que les ciliés et les appendiculaires ont des relations relativement complexes où compétition, parasitisme et prédation opèrent conjointement (Figure 5). J'ai ainsi montré que ces deux organismes sont en compétition pour les mêmes proies. Or lorsque ces deux organismes sont confrontés, ils présentent tous deux des taux de croissance plus élevés que isolément. D'une part, les ciliés trouvent une nourriture abondante dans les logettes et parasitent celles-ci. D'autre part, les appendiculaires de grande taille pourraient ingérer des ciliés. Différentes observations microscopiques ont permis de valider ces hypothèses et d'en définir les limites. En fonction de la taille des appendiculaires, les ciliés sont donc à la fois des compétiteurs, des parasites des logettes et des proies pour les appendiculaires. Ceci résulte en un apparent mutualisme, les ciliés et les appendiculaires ayant tous les deux une croissance plus forte.

Une inconnue dans la manière de se nourrir des appendiculaires (et des organismes filtreurs en général) est leur capacité à filtrer des organismes de petite taille. En effet, quelques rares études basées sur des observations de la maille des filtres (Flood and Deibel 1998) ou encore via des études utilisant des cytomètres en flux (Fernández et al. 2004) ont permis de mieux cerner le seuil minimal de filtration de certain de ces organismes, mais de nombreuses inconnues demeurent telle que l'influence de la nature des particules filtrées (taxonomie, forme) qui pourraient entraîner des phénomènes de sélectivité de filtration. Pour rester au plus proche des conditions naturelles, des expériences de filtrations ont été

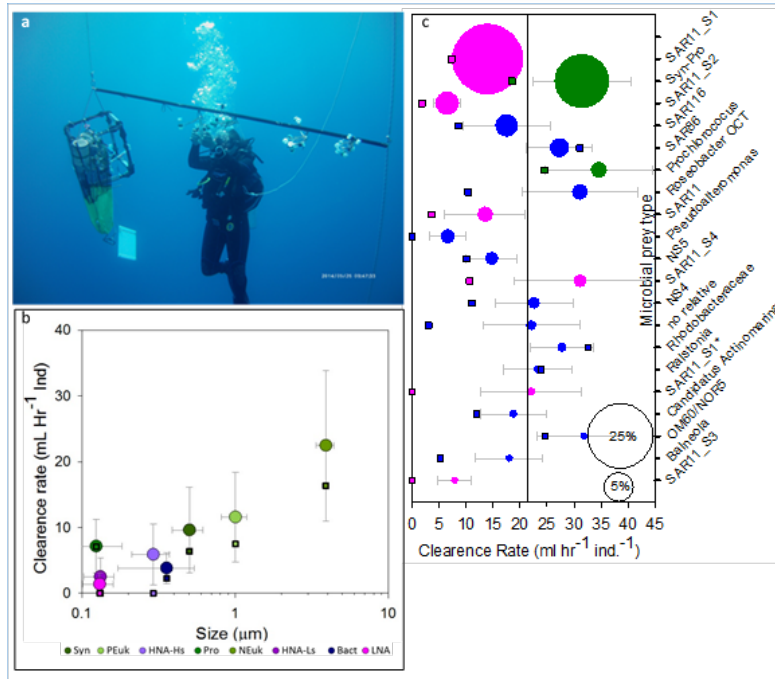


Figure 6: Filtration différentielle observée lors d'incubations in situ d'appendiculaires. (a) Dispositif in situ. (b) Taux de filtration en fonction de la taille des proies. (c) taux de filtration des 20 plus abondants OTU. La ligne verticale représente la rétention moyenne.

Observation également confirmée par des observations similaires concernant les salpes et les ascidies benthiques. L'une des hypothèses de travail étant que ces bactéries puissent échapper à la filtration grâce aux propriétés de surface de leurs cellules qui leur permettraient de glisser au travers des filtres, des expériences sur colonnes d'affinité ont été entreprises et confirment cette hypothèse. Nous avons donc mis en évidence des stratégies de certaines bactéries leur permettant d'échapper à des processus de filtration grâce aux propriétés « teflon » de leur surface cellulaire, ce qui peut leur servir à éviter non seulement les « grands » filtres pélagiques (salpes, appendiculaires), mais également les « petits » (ciliés etc).

Ainsi ces différentes études ont également permis de formaliser les relations trophiques des appendiculaires avec des proies que ce soit de grande ou de petite tailles, formalisation indispensable pour comprendre à la fois l'interrelation entre ces organismes, mais également aboutir à une représentation réaliste de ces processus dans des modèles.

iv. Sédimentation et dégradation des particules produites par les appendiculaires

- Lombard F, Kiørboe T. 2010. Marine snow originating from appendicularian houses: age-changes in settling characteristics. *Deep-Sea Research I*, 57: 1304-1313.
- Lombard F, Guidi L, Kiørboe T (2013) Effect of Type and Concentration of Ballasting Particles on Sinking Rate of Marine Snow Produced by the Appendicularian *Oikopleura dioica*. *PLoS ONE* 8(9): e75676. doi:10.1371/journal.pone.0075676 (IF: 3.73)
- Lombard F, Koski M, Kiørboe T. 2013. Copepods use chemical trails to find sinking marine snow aggregates. *Limnology and Oceanography* 58(1), 185–192

A la suite de mes travaux précédents, il apparaît que, si l'utilisation du modèle d'appendiculaire permet d'estimer la quantité de matière détritique (logettes, pelotes fécales) produite par des populations d'appendiculaires, celui-ci ne permet pas de

déterminer précisément quelle part du flux observé en profondeur provient de ces organismes. En effet, les processus de sédimentation et de dégradation (d'origine bactérienne ou zooplanctonique) que les particules détritiques subissent sont largement méconnus. Ce constat ne s'applique pas uniquement aux appendiculaires, mais également à tous les types de particules de neige marine.

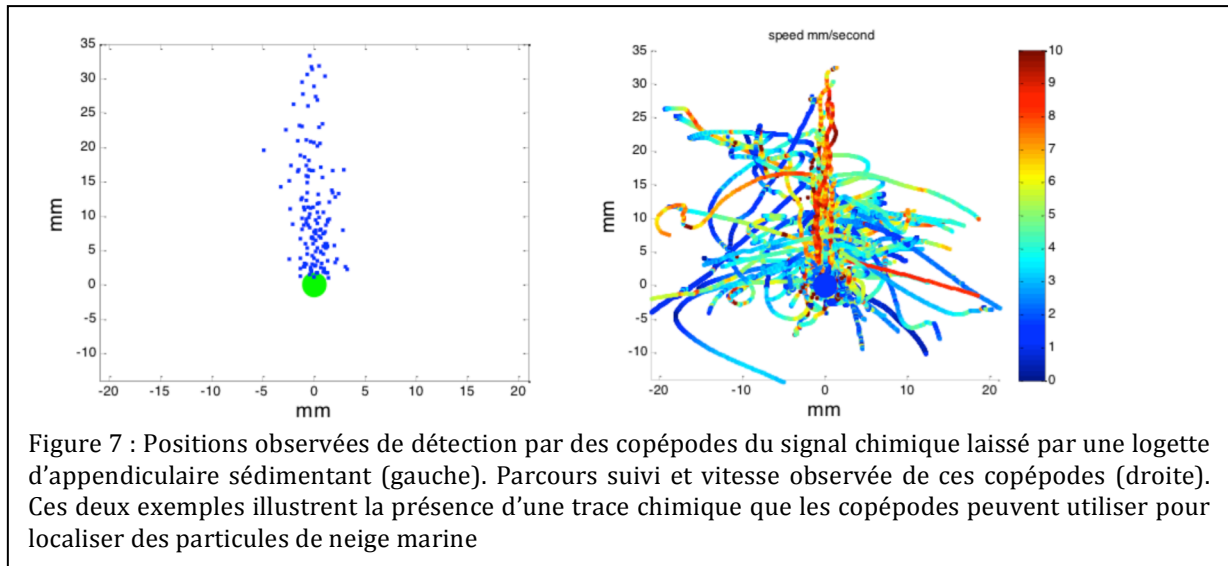
Pour répondre à ces questions, j'ai observé l'évolution de logettes abandonnées d'appendiculaires grâce à des observations vidéo répétées, en portant une attention particulière sur l'évolution de la taille des logettes et de leur taux de sédimentation. Dans une courte période de temps après l'abandon, les logettes se dégonflent très rapidement et perdent entre 50 et 60% de leur taille en une heure. Le processus de «dégonflement» se poursuit plus doucement après cette période pour atteindre 87% de perte de diamètre au bout de 5 jours. Parallèlement à cette perte de volume, la vitesse de sédimentation augmente. Ainsi, alors que des logettes fraîchement abandonnées sédimentent à une vitesse de 10 à 65 m j⁻¹, au bout de 2 à 3 jours cette vitesse est 2 à 4 fois plus importante (19-200 m j⁻¹). J'ai ainsi montré que la phase de dégonflage initiale est accompagnée d'une forte perte de poids de la particule, et les observations vidéo montrent que les logettes relâchent une plume de particules lors de leur sédimentation. Après cette période initiale, la particule continue de perdre lentement du poids à un taux typique d'une dégradation bactérienne, suggérant que seul ce processus est encore actif. La déflation importante observée pendant la première heure pourrait également permettre à d'éventuels détritivores de détecter plus aisément ce type de particules via la création d'une trace composée à la fois de matière dissoute et de particules.

En utilisant une méthodologie similaire, l'effet de l'inclusion de différentes particules «ballast» (coccolithophores, diatomées, poussières sahariennes) dans les particules produites par les appendiculaires, et selon différentes concentrations, a également été étudié. Ainsi, à concentration équivalente, alors que l'inclusion de diatomée n'a qu'une influence minimale sur la vitesse de sédimentation de logettes d'appendiculaires (8-30% d'augmentation comparativement à un régime composé de prymnésiphytes n'ayant peu ou pas d'effet de ballast), l'inclusion de coccolithophores et de poussières sahariennes l'augmente très significativement (de 110% et 154% respectivement). D'une manière similaire, quelque soient les particules nutritives considérées, une augmentation de la concentration alimentaire par rapport à des conditions oligotrophes (x66% et x150%, correspondant à des conditions mésotrophes et eutrophes) entraîne des augmentations de la vitesse de sédimentation d'environ 25 et 50 % respectivement.

Ces différentes observations permettent donc de décrire et d'inclure de manière réaliste le processus de sédimentation des particules produites par les appendiculaires dans des modèles. Ces observations ont par ailleurs permis de déterminer des processus de perte de matière non négligeable que ce soit dû à une perte liée à un processus mécanique (déflation) ou à la dégradation bactérienne.

Grâce à de nombreuses observations vidéo de copépodes (*Temora longicornis*) en présence de logettes d'appendiculaires, j'ai montré que ces organismes les localisent en détectant la trace chimique relarguée par la logette sur de longues distances (Figure 7). Ainsi, le relargage de composés dissous et particulaires augmente de 166% la détection des logettes par ce copépode (comparativement à une détection par signal mécanique) et ce à une distance pouvant dépasser les 35mm. Le temps de résidence de ces copépodes sur les agrégats est relativement court (~11s). Des expériences en incubation avec différentes concentrations de logettes ont également montré que ce copépode produisait des pelotes fécales. Celle-ci indique que la nutrition sur des particules pourrait participer à environ 40% de la production maximale observée (en présence d'algues) et correspond à 1-5% de consommation des logettes par jour, valeur semblable à l'action bactérienne. Des

expériences semblables ont également montré que des copépodes du genre *Microsetella*, *Oncaea* et *Amonardia* sont capables de se nourrir efficacement sur des logettes d'appendiculaires avec des taux de nutrition semblables.



v. Conclusions

Mes recherches ont permis d'affiner les connaissances sur la physiologie des appendiculaires et de compléter leur bilan énergétique en fonction de différentes conditions environnementales. Le modèle de croissance fournit non seulement un outil analytique qui, utilisé conjointement avec des expériences, permet d'identifier des processus inconnus ou mal définis, mais également d'estimer les niches écologiques potentielles de différentes espèces, et d'estimer l'action de populations d'appendiculaires sur différents écosystèmes. Ce travail a aussi permis de définir l'action de l'environnement sur les appendiculaires et de déterminer en retour quelle est l'influence de ceux-ci sur la consommation des petites particules (bactéries, phytoplancton, ciliés) et la production de particules sédimentaires (logettes abandonnées, pelotes fécales). Enfin mon travail a permis de décrire de façon réaliste les processus de sédimentation et de dégradation des logettes produites, ouvrant ainsi la voie vers une modélisation réaliste de ces processus et fournissant un outil analytique performant permettant d'estimer les flux liés à l'observation de populations d'appendiculaires.

3. Ecophysiologie des foraminifères planctoniques

a. Organisme étudié et problématiques

Les foraminifères planctoniques sont des organismes protozoaires qui sécrètent un test calcaire (Figure 8). Ces organismes se nourrissent en capturant des proies grâce à leurs pseudopodes collants et, selon les espèces, peuvent avoir un régime alimentaire d'herbivore à carnivore (Hemleben et al. 1989). Certaines espèces tropicales possèdent également des symbiontes photosynthétiques. Les foraminifères ont une répartition cosmopolite et se retrouvent depuis les régions oligotrophes aux upwellings et des pôles jusqu'à l'équateur (Bé and Tolderlund 1971). Bien que peu abondants dans la colonne d'eau, les tests de foraminifères représentent une source de matière sédimentaire

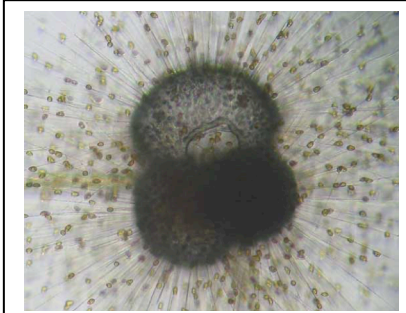


Figure 8: Le foraminifère *Globigerinoides ruber* entouré de ses algues symbiotiques

importante et participent pour 30 à 80% du flux de calcite vers les profondeurs (Schiebel 2002). Ces particules calciques sont séquestrées à des échelles de temps géologiques dans les sédiments et, via l'analyse de leur composition (spécifique, isotopique ou élémentaire), permettent d'estimer les conditions climatiques passées. Néanmoins, la plupart des outils (appelés proxy) sont calibrés en comparant les compositions des tests avec des données (T°C, salinité etc.) moyennes de surface et plus rarement par rapport à des données de laboratoire. De plus, la plupart des reconstructions climatiques reposent sur des hypothèses

concernant la profondeur (généralement en surface) et la saison pendant laquelle une espèce donnée peut se développer. Or, en fonction du climat, ces préférences de croissance peuvent être soumises à des variations. Ceci entraîne une incertitude non négligeable sur les reconstructions climatiques. Pour réduire ces incertitudes, il est donc nécessaire de posséder un outil permettant de mieux appréhender l'influence du climat sur la répartition verticale et saisonnière des différentes espèces de foraminifères.

L'objectif de mon travail a donc été de déterminer dans quelle mesure les conditions environnementales contraignent la physiologie des foraminifères et quelles en sont les répercussions sur la répartition des différentes espèces en profondeur et saisonnièrement. Ce travail s'est articulé en couplant fortement expérimentation et modélisation écophysiologique, ce qui a permis d'identifier et de quantifier les processus physiologiques imparfaitement connus et de calibrer efficacement le modèle.

b. Principaux résultats

i. Résultats expérimentaux

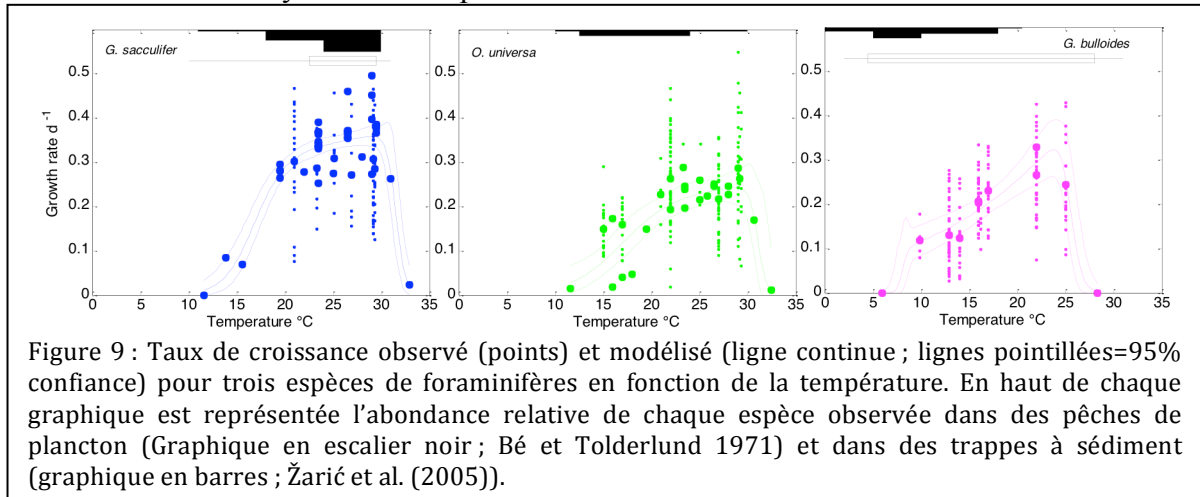
- Lombard F, Labeyrie L, Lea D, Spero H, Michel E, 2009. Modelling the temperature dependent growth rates of planktic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 70:1-8
- Lombard F, Erez J, Michel E, Labeyrie L, 2009. Temperature effect on respiration and photosynthesis rates of the symbiont-bearing foraminifers *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa* and *Globigerinella siphonifera*. *Limnology and Oceanography*, 54: 210-218
- Lombard F, da Rocha R E, Bijma J, Gattuso J-P. 2010. Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in foraminifera. *Biogeosciences*, 7: 247-255

Lors de l'étude préalable à la construction du modèle, il est apparu que plusieurs processus étaient méconnus : (1) l'action de la température sur la respiration et la photosynthèse des symbiontes associés aux foraminifères (2) l'action de la température sur la croissance des foraminifères, et (3) l'influence de l'acidité sur la calcification des foraminifères.

J'ai réalisé des expériences en laboratoire pour étudier l'influence de la température sur la photosynthèse et la respiration de plusieurs espèces de foraminifères. Ces expériences ont été effectuées en collaboration avec Jonathan Erez (Université de Jérusalem). Les gradients d'oxygène entourant les foraminifères ont été mesurés pour trois espèces à différentes températures à l'aide de microélectrodes à oxygène.

Bien que ces organismes soient reconnus comme étant fortement dépendants de la température, aucune étude biologique ne s'est focalisée sur l'influence de la T°C sur la croissance des foraminifères. En effet, si de nombreuses études existent sur des cultures en laboratoire, celles-ci sont essentiellement orientées sur l'étude de la géochimie des tests

produits en fonction de l'environnement et n'ont pas exploité leurs observations d'une manière « physiologique ». Lors de ces études, une grande quantité de mesures ont été effectuées en laboratoire (dont de nombreuses données non publiées qui m'ont été transmises par Howard Spero et David Lea, UCSB) et ont permis de calculer les taux de croissance de huit espèces de foraminifères en fonction de la température (Figure 9). Ces données nous ont permis de définir l'action de la température sur la croissance des foraminifères. Celle-ci peut être reproduite d'après une formulation mécaniste basée sur l'inactivation des enzymes aux températures extrêmes.



D'une manière similaire, de nombreuses études à vocation géochimique ont étudié l'impact de différentes conditions de pH sur la composition isotopique et élémentaire des tests de foraminifères. Peu d'attention fut portée sur la calcification elle-même. J'ai donc pu obtenir les données concernant ces expériences et interpréter les mesures de poids afin d'estimer les taux de calcification. J'ai ainsi pu montrer que les deux espèces étudiées réduisent significativement leur taux de calcification en condition plus acide, ce qui conduit (à tailles égales) à des individus ayant des coquilles plus légères. Par conséquent, selon les scénarios climatiques les plus vraisemblables, les taux de calcification de ces deux espèces pourraient être réduits de 6 à 13% à la fin du siècle, ce qui peut avoir un impact certain sur les flux de sédimentation.

ii. *Modèle écophysiologique*

Lombard F, Labeyrie L, Michel E, Bopp L, Cortijo E, Retailliau S, Howa H, Jorissen F. (2011) Simulating the growth and distribution of planktic foraminifer using an ecophysiological multi-species model **Biogeosciences**, **8**: 853–873

Grâce aux résultats expérimentaux, j'ai pu mettre au point un modèle écophysiologique de croissance des foraminifères qui prend en compte l'influence de trois variables environnementales : la température, la lumière et la concentration alimentaire. Ce modèle a été calibré pour huit des espèces les plus représentatives et reproduit convenablement les croissances observées en laboratoire. Ce modèle permet également d'estimer les abondances des différentes espèces étudiées. En utilisant des images satellites pour forcer le modèle, celui-ci permet de reproduire avec 70% de succès la variabilité observée au niveau des espèces dominantes (Figure 10). Il permet également d'estimer l'abondance totale de foraminifères ainsi que la proportion représentée par chaque espèce (Figure 11). Ce modèle, utilisé en couplage au modèle PISCES (Modèle biogéochimique d'écosystème couplé à un modèle Océanique global), permet aussi d'estimer à quelles saison et profondeur intervient le maximum de potentiel de croissance pour chaque espèce, résultat

qui peut être utilisé pour raffiner les interprétations effectuées lors de reconstructions paléoclimatiques

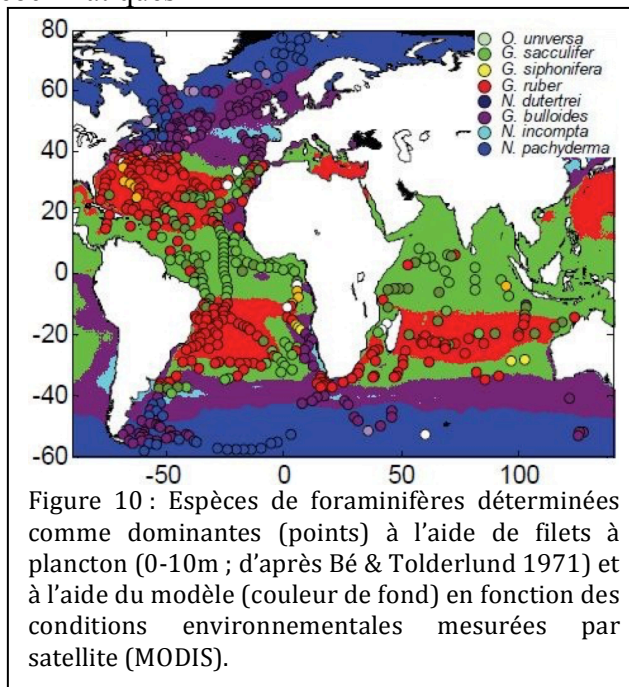


Figure 10 : Espèces de foraminifères déterminées comme dominantes (points) à l'aide de filets à plancton (0-10m ; d'après Bé & Tolderlund 1971) et à l'aide du modèle (couleur de fond) en fonction des conditions environnementales mesurées par satellite (MODIS).

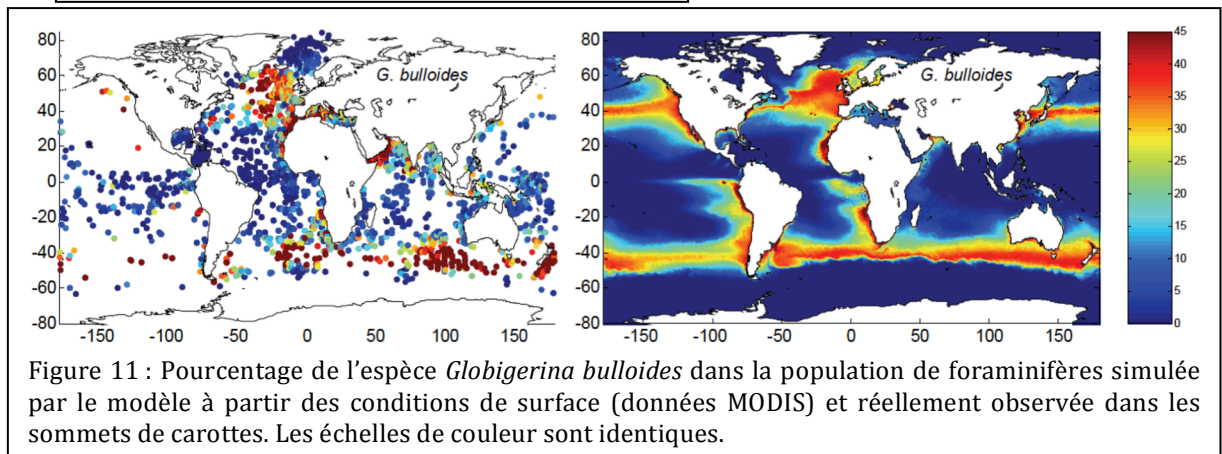


Figure 11 : Pourcentage de l'espèce *Globigerina bulloides* dans la population de foraminifères simulée par le modèle à partir des conditions de surface (données MODIS) et réellement observée dans les sommets de carottes. Les échelles de couleur sont identiques.

iii. Utilisation du modèle dans des études climatiques et paléoclimatiques

- Bassinot F, Marzin C, Braconnot P, Marti O, Mathien-Blard E, Lombard F, Michel M Bopp L. (2011) Holocene evolution of summer winds and marine productivity in the tropical Indian Ocean in response to insolation forcing: data-model comparison. *Climate of the Past*, 7, 815–829
- Kageyama M, Braconnot P, Bopp L, Guilyardi E, Lloyd J, Lombard F, Mariotti V, Roy T, Woillez M-N. (2012) Mid-Holocene and Last Glacial Maximum climate simulations with the IPSL model. Part I: comparing IPSL CM5A to IPSL CM4. *Climate dynamics* DOI 10.1007/s00382-012-1488-8
- Kageyama M, Braconnot P, Bopp L, Guilyardi E, Lloyd J, Lombard F, Mariotti V, Roy T, Woillez M-N. (2012) Mid-Holocene and Last Glacial Maximum climate simulations with the IPSL model. Part II: model-data comparisons. *Climate dynamics* DOI 10.1007/s00382-012-1499-5
- Roy T, Lombard F, Bopp L, Gehlen M. 2015. Potential impacts of climate change and ocean acidification on the global biogeography of planktonic foraminifera. *Biogeoscience* 12, 2873-2889

Le modèle écophysologique multi-spécifique de foraminifère obtenu a pu être utilisé comme outil lors de plusieurs études climatiques. En effet l'un des principaux désavantages des différents modèles climatiques est la difficulté d'évaluer leur efficacité et leur robustesse, notamment car ils reproduisent tous de manière relativement satisfaisante les changements climatiques actuels. Une approche puissante consiste à évaluer les

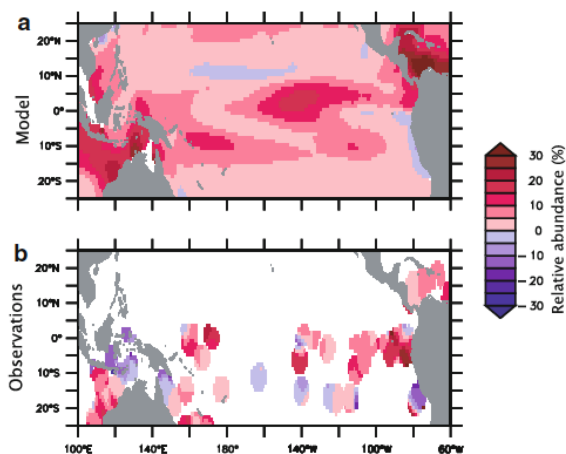


Figure 12 : Pourcentage de présence de l'espèce de foraminifère *Globigerina bulloides* simulée pour le dernier maximum glaciaire (a) et observations (b)

modèles climatiques par rapport à des conditions climatiques clairement différentes des conditions actuelles, telles que celles qui prévalaient lors du dernier optimum climatique de l'Holocène ou encore le dernier maximum glaciaire, et d'évaluer leurs pertinences par rapport aux observations. L'une des difficultés de cet exercice est de pouvoir comparer les résultats des modèles aux signaux fossiles observés tels que les communautés des foraminifères planctoniques. Le modèle de foraminifère a ainsi pu être couplé au modèle PISCES et utilisé dans plusieurs cadres afin de traduire les résultats des modèles en des termes comparables aux observations fossiles. Cette approche est très prometteuse car elle permet de

directement comparer modèles et observations fossiles et de directement juger de la pertinence du modèle (Figure 12). Enfin la même approche a été utilisée sur des simulations « futures » afin d'estimer les changements de populations et d'abondance des foraminifères planctoniques face aux scénarios climatiques futurs ainsi que les flux de calcite associés.

iv. Conclusions

Cette étude offre de larges perspectives. Tout d'abord, dans un cadre paléo-océanographique en permettant d'affiner les reconstructions climatiques, particulièrement dans l'étude des périodes interglaciaires pour lesquelles la réduction des incertitudes est une première priorité. Ensuite, en océanographie biologique, en permettant l'inclusion de ces organismes dans des modèles plus généraux et fournissant ainsi un cadre permettant d'estimer l'impact de ces organismes sur le cycle du carbone.

4. Ecologie et écophysologie des méduses

a. Organisme étudié et problématiques

Le plancton gélatineux constitue un groupe très peu étudié, non seulement à cause de problèmes pratiques (i.e. techniques d'échantillonnage couramment utilisées en océanographie peu ou pas adaptées; élevage délicat), mais aussi en raison du nombre réduit de spécialistes dans ce domaine. Ces organismes sont cependant présents dans l'ensemble des océans, de l'équateur aux pôles, depuis plusieurs millions d'années, et sont reconnus comme étant des éléments essentiels dans les flux de matière (Billett et al. 2006) et dans la structuration du réseau trophique (West et al. 2009).

Le zooplancton gélatineux prédateur comprend principalement les méduses, les siphonophores et les cténophores. Ces organismes se nourrissent de zooplancton de toutes tailles, et peuvent également capturer des larves et des poissons adultes. Ils occupent une place particulière au sein du réseau car, n'étant eux-mêmes pas la proie spécifique d'autres organismes, ce sont des prédateurs terminaux qui constituent une impasse trophique. Cette position en fait des compétiteurs efficaces des poissons pélagiques. **Ainsi, le développement d'organismes gélatineux prédateurs a généralement un impact négatif**

sur celui des populations de poissons exploités par l'homme (Purcell et al. 2007; Richardson et al. 2009).

Le caractère pullulant du plancton gélatineux, parfois associé à des propriétés urticantes, a des répercussions socio-économiques reconnues pour être néfastes sur le tourisme, la pêche, la pisciculture, les systèmes utilisant l'eau de mer comme refroidissant (i.e. centrales électriques, usines de désalinisation; Purcell 2005). Les origines de ces pullulations sont diverses mais semblent étroitement liées aux activités humaines. La surpêche, l'anthropisation et le réchauffement global sont les facteurs principalement évoqués. Diverses études s'accordent sur le fait que les pullulations du zooplancton gélatineux sont de plus en plus fréquentes (Brotz et al. 2012), ce qui laisse craindre un "futur gélatineux" où les crustacés planctoniques et les poissons seraient remplacés par du zooplancton gélatineux (Boero and Bonsdorff 2007). Cependant, peu d'études ont jusqu'à présent permis d'améliorer nos connaissances sur ces organismes et de mieux comprendre les facteurs déclenchant leur pullulation. De plus, très peu d'études se sont intéressées aux espèces du plancton gélatineux représentatives de la mer Méditerranée. Il est donc nécessaire de déterminer à la fois **quels sont les facteurs biotiques et abiotiques qui régulent les pullulations du zooplancton gélatineux en mer Méditerranée** et quelle est, en retour, l'influence de ces pullulations sur l'écosystème et les flux de matière dans la colonne d'eau.

Les recherches que j'ai conduites se sont concentrées sur la méduse *Pelagia noctiluca*. Cette méduse est en effet l'une des méduses les plus abondantes en méditerranée, mais peut également être observée en océan ouvert (Atlantique, Pacifique et Indien). Cette méduse est à l'origine de larges problèmes sur les plages chaque été, que ce soit dans la région Provence Alpes Cote d'Azur (Bernard et al. 2011), mais également sur les côtes espagnoles (Elkin 2007; Nunes et al. 2015) ou italiennes (De Donno et al. 2014; Palmieri et al. 2014), et représente un aspect crucial dans les activités touristiques. Néanmoins, la biologie et l'écologie de cette méduse sont relativement peu connues. A la fois l'écophysiologie de cette méduse comporte de larges zones d'ombre (croissance, reproduction et nutrition inconnues, respiration et excrétion connue de manière fragmentaire et parcellaires), mais également son écologie. Ainsi il n'existe pas de réelles observations d'abondance de cette méduse en méditerranée, mais uniquement des séries de présence/absence (Goy et al. 1989), ou bien des enregistrements de nombres de piqures observées sur les plages (Bernard et al. 2011), qui toutes deux peuvent être biaisés par la nécessité d'observer les méduses en zone côtière. De plus, les rares observations quantitatives existent uniquement sur des sites côtiers soumis à de forts phénomènes d'agrégation (Hecq et al. 2010; Rosa et al. 2013) ou lors de rares campagnes d'observations en mer utilisant des méthodes parfois peu adaptées pour quantifier ces organismes souvent agrégés à la surface (Franqueville 1971).

Les recherches entreprises ont donc eu plusieurs buts : (1) Etudier l'écophysiologie de cet organisme en détail afin d'en comprendre les processus clef. (2) Porter une attention particulière sur la nutrition de cet organisme et aux processus liés à la production de carbone détritique afin de resituer cet organismes dans le contexte des flux de carbone. (3) Etudier les populations in situ afin de quantifier réellement l'abondance de celle-ci. (4) Obtenir un modèle de méduse permettant à la fois de tracer l'historique des méduses (modèle lagrangiens) mais également leur influence sur les flux de matière (modèle écophysiologique-biogéochimique).

b. Principaux résultats

i. Ecophysiologie des méduses

- Lilley, M.K.S., Botha, D., Lombard F. 2014. Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Journal of Plankton Research* 36: 831-837. doi: 10.1093/plankt/fbu008
- Lilley, M.K.S., Ferraris, M., Elineau, A., Berline, L., Cuvillier, P., Gilletta, L., Gorsky, G. Lombard, F. 2014. Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series* 510:265-273
- Lilley, M.K.S., Elineau, A., Ferraris, M., Stemmann, L., Gorsky, G. Lombard, F. 2014. Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*. *Journal of Plankton Research* 36 (6): 1585-1597 doi:10.1093/plankt/fbu079
- Lilley M.K.S., Lombard, F., 2015. Respiration of fragile planktonic zooplankton: extending the possibilities with a single method. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471 : 226-231

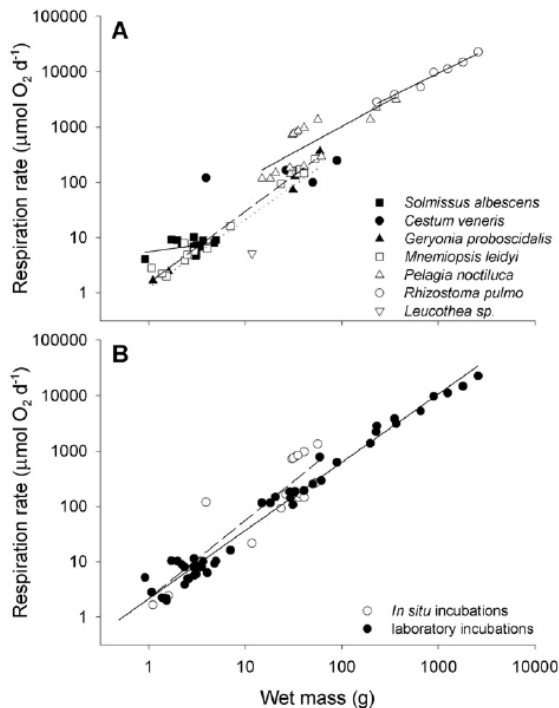


Figure 13 : taux de respiration mesurés, en laboratoire et *in situ*, pour différentes espèces de zooplancton gélatineux prédateurs couvrant quatre ordres de grandeur de masse.

Mnemiopsis leidyi), nous avons pu établir une première estimation des besoins métaboliques de *P. noctiluca* en fonction de sa taille et de la température.

Conjointement, des expériences de croissance sur *P. noctiluca* ont été mises en place en utilisant des œufs fertilisés. Celles-ci ont mis en évidence que ces méduses sont capables de vivre plus de 18 mois et ont permis d'étudier leur taux de croissance. Nous avons pu constater que ce dernier est équivalent au taux de croissance *in situ* que nous avons observé sur les populations naturelles (Figure 14).

Afin de pouvoir à la fois maintenir les méduses en laboratoire, élever et observer la croissance des méduses, mais surtout observer différents taux, notamment de respiration, de ces méduses, de nombreux développements méthodologiques ont été nécessaires. Notamment, un protocole de mesure des taux métaboliques des méduses a été mis en place afin qu'il puisse être utilisé conjointement *in situ* et en laboratoire. Ainsi les conditions d'utilisation d'optodes pour mesurer la respiration et l'excrétion de grandes gammes de taille d'organismes ont été mises en place, testées, puis mises en œuvre pour mesurer la respiration de larges gammes de taille d'organismes que ce soit en laboratoire et *in situ* (Figure 13).

Ce protocole ayant été plus intensivement utilisé pour la méduse *Pelagia noctiluca* (et pour le cténophore

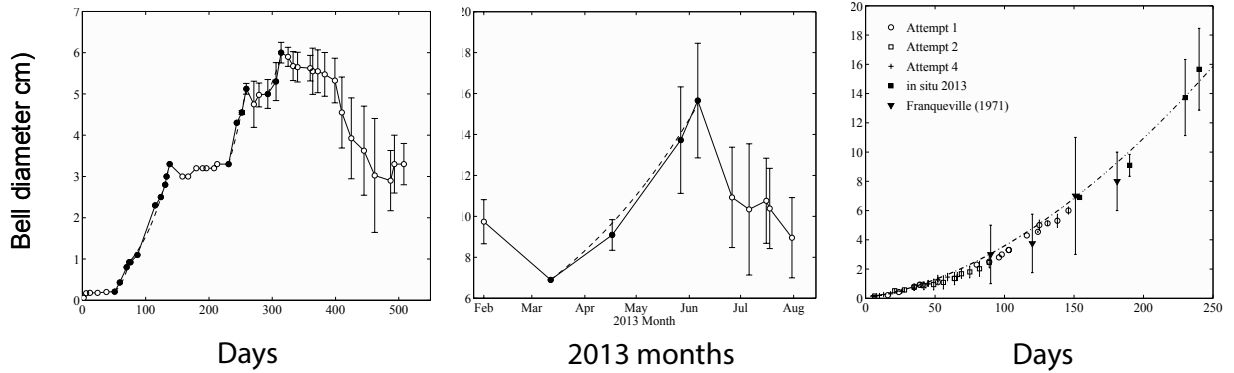


Figure 14 : croissance de *P. noctiluca* en laboratoire (gauche), observée *in situ* (milieu) et reconstruction d'une croissance continue en utilisant les données de laboratoire et *in situ* (droite)

Des mesures de taux de production d'œufs, associées à des expériences de croissance et de décroissance, ont permis de définir les besoins métaboliques minimaux et maximaux de *P. noctiluca*. Ces expériences ont permis de constater que ces méduses ont besoin de consommer quotidiennement (i) au moins 8% de leur propre masse corporelle pour ne pas décroître en taille, et (ii) 15% de leur propre masse pour atteindre leur taux de croissance maximal (Figure 15). Par ailleurs, ces organismes pondent systématiquement chaque jour, qu'elles soient nourries ou non, même si le jeûne dure longtemps (1-2 mois): une méduse ayant perdu plus de 90% de sa masse est encore capable de pondre même quelques jours avant sa mort.

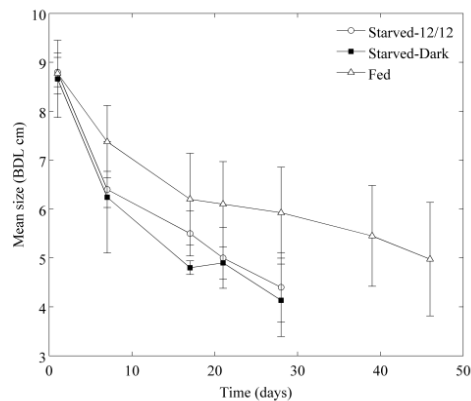


Figure 15 : décroissance de *P. noctiluca* en condition de jeun

ii. Quantification des populations de méduses

Ferraris M., Berline L., Lombard F., Guidi L., Elineau A., Mendoza-Vera J. M., Lilley M. K. S., Taillandier V. and Gorsky G. 2012. Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 34 : 874-885

Berline, L., Lilley, M., Lombard, F., Zakardjian, B., Daly Yahia, N. 2013. Jellyfish connections in the western Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 40, p534

Lombard, F., Lilley, M.K.S., Berline, L., Ferraris, M., Ramondenc S., Elineau, A., Cuvillier, P., Stemmann, L., Gorsky, G. Jellyfish in the NE Mediterranean Sea potentially exceed small pelagic fish biomass. En preparation

Après différents essais utilisant des méthodes d'imageries automatisées et qui se sont révélées infructueuses pour l'observation des méduses, des méthodes de comptage manuelles ont été entreprises et systématisées. En effet, la répartition verticale des méduses (trop profonde le jour et trop proche de la surface la nuit) ne correspond pas aux profondeurs de fonctionnement des gliders. Nous avons donc décidé de mettre en place des campagnes nocturnes d'observation, de comptage et d'échantillonnage. Ces campagnes ont eu lieu quasi-mensuellement sur la période 2011-2015 avec une méthode tout d'abord semi quantitative durant l'année 2011. Un certain nombre d'observations nous ont permis de raffiner les conditions d'observation pour obtenir des observations les plus standardisées possible. Ainsi il a été confirmé que les méduses remontaient en surface uniquement sous certaines conditions : elles commencent à être observées uniquement à

partir du crépuscule astronomique et ce si la houle est faible ($<0.25\text{m}$) et en absence de lune formée. Sous des conditions moins favorables, les méduses sont observées plus profondément (quelques mètres) jusqu'à ce que le comptage devienne impossible. Fort de ces observations, la méthode d'observation a été raffinée afin d'obtenir des observations quantitatives sur la période 2012-2015.

Ces différentes observations ont permis de quantifier les variations spatio-temporelles des populations de méduses. Tout d'abord ces observations ont permis de confirmer une présence continue et systématique des méduses dans la région du courant Ligure, observation à comparer avec les observations épisodiques de méduses observées à la côte (Figure 16). Les observations temporelles nous ont permis d'observer que les populations de méduses suivaient un rythme annuel, avec une période de croissance (aussi bien en nombre qu'en taille) au printemps, suivi d'une décroissance durant l'été et enfin une stagnation durant l'automne et l'hiver. Les méduses sont donc très fortement impactées par les conditions de bloom printanier dans le bassin ouest méditerranéen. L'analyse de cette série temporelle combinée aux observations historiques de personnes soignées sur les plages de la côte méditerranéenne nous a permis d'établir une première approximation des conditions favorables à l'établissement d'une population stable de méduses : des conditions trophiques favorables (proies potentielles présentes) durant une période relativement longue (2-3 mois) sont nécessaires. Par contre, même la succession de plusieurs années de conditions trophiques défavorables (efflorescences planctoniques faibles ou de courte durée) n'arrivent pas à épuiser les populations de méduses au large. Cela peut s'expliquer par leur capacité à survivre à de longues périodes de jeûne, tout en se reproduisant.

Ces observations ont également permis de mettre en évidence la présence d'un stock de méduses très important : sur toute la période d'observation et sur toute la zone considérée, en moyenne 4 tonnes de méduses au kilomètre carré ont été observées. Néanmoins les variations d'abondance sont très importantes aussi bien dans l'espace et le temps. Lorsque l'abondance de méduses est faible, seul 0.1 t km^{-2} sont observées (avec un pic spatial de 1 t km^{-2}) alors que durant le printemps 2013 les biomasses ont été très importantes avec un maximum de 17 t km^{-2} sur toute la zone (pic spatial à 240 t km^{-2}). Ces différentes abondances sont à comparer avec les abondances de petits poissons pélagiques. La dernière (1994-2013) estimation des stocks de poissons dans la zone Ligure « GSA09 » (Sbrana et al. 2010; Scientific Technical and Economic Committee for Fisheries (Stecf) 2014b) a montré que les petits poissons pélagiques (anchois et sardines) dépassent difficilement les 0.25 t km^{-2} tandis que les poissons benthiques excèdent parfois les 0.5 t km^{-2} (Scientific Technical and Economic Committee for Fisheries (Stecf) 2014a). Les méduses représentent donc une biomasse excédant largement à la fois les stocks de poissons pélagiques et benthiques.

L'action de cette présence importante sur à la fois les stocks de zooplanctons, mais également sur les flux de matière reste à déterminer.

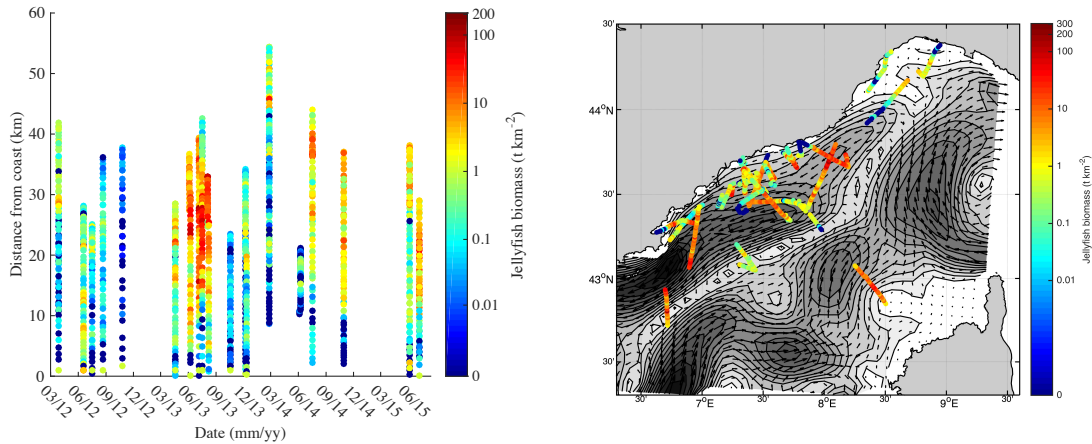


Figure 16 : Biomasse de méduses *Pelagia noctiluca* observée sur le long de la radiale Villefranche-Boussole en fonction du temps et de l'éloignement de la côte. Biomasse de méduses observée lors de l'été 2013 à l'aide de plusieurs campagnes d'opportunité (les couleurs d'arrière-plan représentant l'intensité des courants d'après le modèle MARS3D).

iii. *Ecologie trophique*

Patwa, A., A. Thiéry, F. Lombard, M. K. S. Lilley, C. Boisset, J.-F. Bramard, J.-Y. Bottero, and P. Barthélémy (2015), Accumulation of nanoparticles in "jellyfish" mucus: a bio-inspired route to decontamination of nano-waste, *Scientific reports*, 5.

Parmi les paradigmes actuels acceptés concernant les méduses celles-ci sont des prédatrices du zooplancton, mais également qu'elles ne participent pas aux flux vertical de carbone à cause de leur mode de nutrition (n'ayant pas de tractus digestif entier, elles « régurgitent » leur nourriture sous forme d'amas muqueux). En effet les régurgitations sont considérées comme ne sédimentant pas, mais également comme étant reminéralisées rapidement par la communauté bactérienne (Lebrato and Jones 2011) qui par ailleurs est hautement favorisée par les nombreuses excréments issus des méduses (DOC, mucus ; Condon et al. 2011).

La méduse *Pelagia noctiluca* ne fait pas office d'exception. Elle produit d'importantes quantités de mucus de digestion lorsqu'elle est capturée en pleine mer, produit du mucus « de stress » lorsqu'elle est manipulée trop violemment, et lorsqu'elle se reproduit (tous les jours vers 11 :30 en fonction de la lumière), produit ses œufs dans un emballage de mucus.

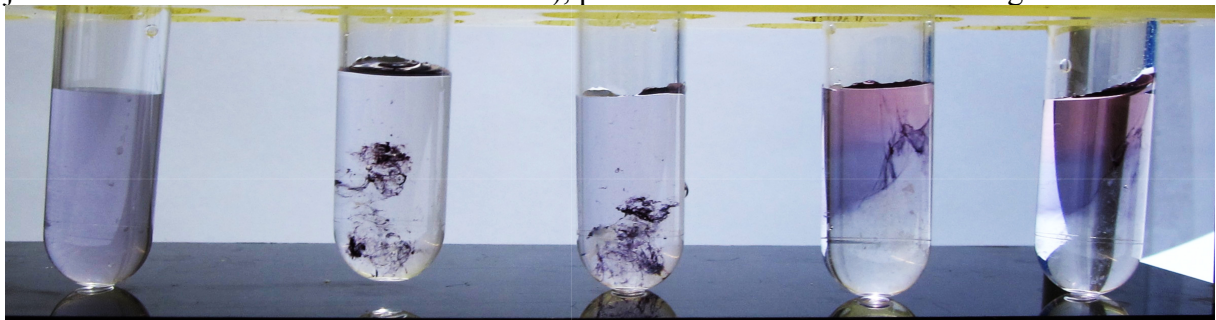


Figure 17 : Effet de l'ajout de mucus de méduse sur des nanoparticules d'or. A gauche : mélange d'eau de mer et de nanoparticules. Les autres tubes ont reçu du mucus de méduses et ont été observés quelques secondes après l'introduction (tubes de droite) et après agitation au « vortex » (tubes du milieu). Les nanoparticules ont toutes été absorbées sur le mucus.

Lors de recherches beaucoup plus appliquées, des propriétés particulières de ces différents mucus sont apparus : ceux-ci permettent de capter différentes nanoparticules et

de les capturer avec une efficacité redoutable (Figure 17). Ces recherches ont également permis de réaliser plusieurs autres types d'observation. D'une part, cette capacité d'agglomérer différentes particules n'est pas un phénomène isolé et est aussi observable avec d'autres particules telles que du phytoplancton, des poussières sahariennes, des particules de plastique, des fibres de machine à laver ou des gouttelettes d'hydrocarbures. Cette observation est finalement compréhensible sachant que le mucus des cnidaires est considéré évolutivement comme étant le précurseur du système immunitaire et que la grande diversité de forme des mucines serait un précurseur des anticorps (Augustin and Bosch 2010; Dunn 2009). Ici la raison du mucus serait d'encapsuler toute particule potentiellement néfaste à l'organisme. D'autre part les différents agglomérats produits ont tous été observés comme sédimentant rapidement. Ces différentes observations ont servi d'initiateur à différentes observations sur des agrégats issus de la digestion des méduses en conditions naturelles.

Lors des différentes sorties d'observations de méduses, différentes techniques ont été utilisées pour estimer leur contenu stomacal. Les premières manipulations ont permis de déterminer les biais des différentes approches : des méduses collectées au filet ont ainsi des contenus stomacaux plus chargés que toute autre approche, prouvant que celles-ci peuvent se nourrir des organismes concentrés par le filet. En revanche le résultat de méduses capturées à l'épuisette et, soit disséquées pour récupérer leur contenu stomacal, ou bien conservées dans un large béccher en attendant la régurgitation naturelle prouvent que les deux techniques se valent à peu de choses près. Des différences minimales sont néanmoins observées et les méduses disséquées ont des contenus stomacaux moins relativement chargés en petites particules, qui peuvent éventuellement être plus retenues dans les anfractuosités de l'estomac, tandis que les grosses particules sont relativement moins observées pour les régurgitations de méduses, ce qui tendrait à prouver que ces dernières retiennent les plus grosses proies jusqu'à digestion complète.

Une analyse à la loupe binoculaire de ces contenus gastriques nous a permis de démontrer que les méduses consomment une grande variété de proies, avec néanmoins une grande affinité pour les proies de type gélatineux (salpes, siphonophores, ptéropodes). Par ailleurs, une grande quantité de morceaux de plastiques ainsi que de fibres d'origine textile ont été retrouvés dans les contenus gastriques. Cette observation tend à démontrer que ces méduses, capturant leurs proies de manière assez peu discriminantes, sont potentiellement très sensibles à la pollution en plastique des océans. Par ailleurs, ces méduses effectuant des migrations importantes, il n'est pas exclu qu'elles puissent participer au transport vertical des particules de plastique dans la colonne d'eau.

Pour comprendre d'avantage l'implication de ces méduses dans les processus de transport verticaux de matière, nous nous sommes également intéressés aux processus de reminéralisation et de sédimentation des régurgitations des méduses. Pour cela, seulement des régurgitations « naturelles » après capture, de méduses ont été utilisées. A l'aide d'incubations dédiées mesurant la consommation d'oxygène, nous avons pu estimer les taux de reminéralisation de ces agrégats. Ceux-ci (3-6% de reminéralisation par jour) restent dans la moyenne observée pour tout type de neige marine (Ploug and Grossart 2000), ce qui semble bien loin du paradigme admis de dégradation rapide. Par ailleurs, l'observation des taux de sédimentation de régurgitations naturelles montre que ces agrégats, loin d'être amorphe, ont un taux de sédimentation élevé ($200-1000\text{m j}^{-1}$) et conforme à la taille des agrégats considérés quand on les compare à d'autres types de neige marine (Figure 18). Ainsi les populations importantes de méduses observées en mer Méditerranée pourraient avoir un rôle important dans le transfert vertical de matière.

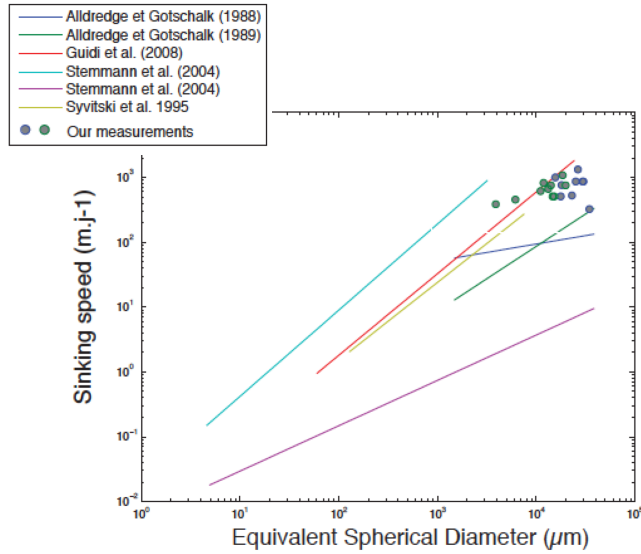


Figure 18 : Vitesse de sédimentation mesurée pour différents régurgitats de méduses comparée avec différents résultats issus de la bibliographie.

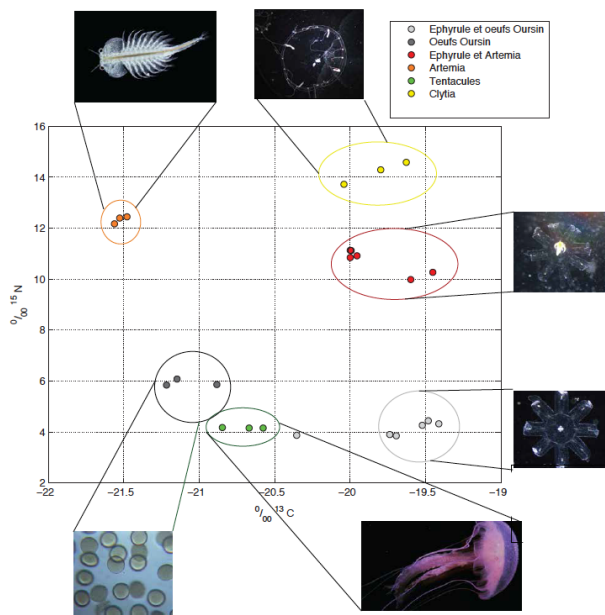


Figure 19. Résultats préliminaires d'analyse isotopique ^{15}N réalisée sur des éphyrales de *P. noctiluca* (nourries avec des œufs d'oursins et des *Artemia*), ainsi que sur des *Clytia* (nourries avec *Artemia*) et des *P. noctiluca* adultes *in situ*

Finalement, pour mieux comprendre la place de la méduse *Pelagia noctiluca* dans la chaîne trophique, nous avons entrepris différentes mesures isotopiques à partir d'individus collectés *in-situ*, mais également à partir de cultures élevées en laboratoire et nourries uniquement de sources de nourriture connues (Figure 19). D'une manière surprenante, et contrairement aux autres méduses, les *Pelagia* observées *in-situ* ont une signature isotopique azotée relativement faible ($\delta^{15}\text{N}$ 4-5‰), correspondant à d'autres observations (Kogovšek et al. 2014; Syväranta et al. 2012), ce qui tend à les situer comme des brouteurs, alors que d'autres méduses ont plutôt une signature isotopique forte ($\delta^{15}\text{N}$ 6-15‰; D'Ambra et al. 2015; Fleming et al. 2015; Kogovšek et al. 2014; Logan and Dodge 2013). Les méduses nourries en laboratoire à partir de sources de nourriture connues ont par ailleurs diminué leur signature isotopique comparativement à celle de leurs proies ($\Delta_n = -1$ to -2 ‰). Au contraire, et telles que normalement espérées, des cultures de *Clytia* nourries avec des *Artemia* ont un rapport $\delta^{15}\text{N}$ de 2‰ au-dessus des *Artemia*. Des expériences sont actuellement en cours pour comprendre ces différentes incohérences et qui pourraient prouver soit que *Pelagia noctiluca* est capable de se nourrir d'organismes bactériens et phytoplanctoniques dans de grandes proportions, soit qu'elle héberge des

symbiontes capables de fixer de l'azote atmosphérique.

iv. Conclusions et perspectives

Les différents résultats obtenus lors des expériences ont permis de mieux décrire et comprendre la biologie et la physiologie de la méduse *Pelagia noctiluca*. Nous avons ainsi pu comprendre que cette méduse à d'une part une longévité importante, potentiellement

supérieure à deux ans, une plasticité importante (capable de perdre 90% de son poids en quelques mois) et une reproduction quasi-constante, ce qui explique sa résilience importante en Méditerranée. Ainsi pour occasionner une décroissance des populations de méduses, il est nécessaire d'avoir des successions de plusieurs années défavorables à leur prolifération. Nos observations montrent également l'aspect crucial des conditions printanières par rapport aux populations de méduses. Connaissant leur répartition quasi-globale à l'échelle du bassin Ouest-Méditerranéen, il n'est pas exclu que les proliférations de méduses soient fortement associées aux épisodes de convections profondes observées dans le Golfe du Lion. Néanmoins les séries d'observations de méduses sont actuellement trop courtes pour établir un lien fiable.

L'ensemble des observations que nous avons obtenues nous a également permis de commencer l'élaboration d'un modèle ecophysiologique de *Pelagia noctiluca*. Ce modèle, couplé avec les observations de populations de méduses pourra nous permettre de mieux estimer la contribution de ces organismes par rapport aux flux de carbone, mais pourra aussi servir d'outil prédictif concernant leur croissance et éventuellement prévenir en avance les proliférations de méduses.

Enfin, il est important de noter que la méduse *Pelagia* est une des rares méduses ayant un cycle purement pélagique. Il semble que ce ne soit pas la seule bizarrerie de cette méduse, car nous avons également observé une très forte susceptibilité par rapport aux pollutions de plastique, mais également que cette méduse a une place relativement atypique dans la chaîne trophique quand cette dernière est estimée à l'aide de méthodes isotopiques. Les raisons exactes de cette bizarrerie restent encore à comprendre.

5. Ecologie des communautés planctoniques, une approche globale par imagerie

a. Organismes étudiés et problématiques

Il existe actuellement un débat concernant la dénomination de l'époque présente. Un consensus apparaît pour l'appeler l'Anthropocène (sous influence humaine). L'homme a, en effet, remodelé la nature terrestre et il est en train de changer l'équilibre océan/atmosphère.

Les océans absorbent une quantité importante de dioxyde de carbone et une très grande quantité de l'excès de chaleur. Il y a 50 ans, les scientifiques étaient d'avis qu'il était absurde de penser que l'homme pouvait changer la composition chimique des océans. Aujourd'hui, ils savent que c'est possible et en train d'être réalisé. L'acidification des océans rend ceux-ci moins habitables et affecte les écosystèmes. Par leurs interactions entre elles et avec l'environnement, les espèces modèlent l'écosystème qui, de ce fait, évolue dans le temps. Il ne s'agit donc pas d'un élément figé, mais d'un système issu de la coévolution entre les différents êtres vivants et leurs habitats.

Le suivi constant des écosystèmes océaniques et de leur environnement physico-chimique est une obligation si l'on veut proposer des stratégies d'adaptation et augmenter la résilience de nos sociétés. Le rôle de la science est de collecter des données objectives et les traduire en langage permettant aux pouvoirs publics de prendre des décisions nécessaires pour préserver la planète pour les générations futures. Il est donc nécessaire de multiplier des systèmes d'observation et la collecte des données à différentes échelles spatiales et temporelles.

Dans ce contexte, le plancton fait Figure de sentinelle extraordinaire.

D'une part, les organismes planctoniques ont une durée de vie courte, mais sont également totalement à la merci de leur environnement, que ce soit d'un point de vue

physiologique et de localisation (le plancton de part sa capacité de nage limitée n'a que très peu de possibilité de contraindre sa localisation). De ce fait la composition du plancton est un objet hautement dynamique et qui varie fortement que ce soit dans la dimension temporelle (successions saisonnières, annuelles, interannuelles...), mais également spatiale.

D'autre part, le plancton a une place privilégiée dans les chaînes trophiques, dans le cycle des éléments océaniques et donc dans la machinerie climatique. En effet, le plancton est majoritairement à la base de la chaîne trophique océanique, mais également responsable de flux clefs tels que la photosynthèse marine et la production de particules servant de véhicule au carbone vers les profondeurs.

Comprendre les évolutions du plancton que ce soit spatialement et temporellement est donc une thématique centrale que ce soit en écologie marine, mais également dans le champ de la climatologie.

L'une des plus grandes difficultés est d'obtenir des données d'observation du plancton. D'une part la collecte nécessite des moyens particuliers qui ne sont disponibles soit que sur de rares localisations, soit sur de faibles amplitudes spatiales. Des expéditions de longue durée dans des grands bassins océaniques sont rares. D'autre part, la complexité de l'écosystème planctonique, dépassant quatre à six ordres de grandeurs en taille (des virus aux méduses) et incluant plusieurs centaines de milliers d'espèces rien que pour les eukaryotes (De Vargas et al. 2015), rend l'analyse du plancton problématique et fastidieuse. De ce fait, la plupart des études se concentrent sur un type particulier de plancton et ignorent le reste de l'écosystème.

Pour répondre à ces problématiques, différents types d'analyses ont vu le jour. D'une part, les analyses « méta »-génétiques qui permettent d'analyser rapidement la composition relative de l'écosystème, mais qui ignorent l'aspect quantitatif. D'autre part différentes méthodes d'imagerie quantitatives qui explorent différents niveaux de taille des organismes.

Le Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer est un précurseur sur ces aspects d'imagerie, que ce soit dans l'utilisation de différents instruments (cytométrie en flux, flowcam), mais également dans la conception d'instruments (Zooscan ; Gorsky et al. 2010), (Underwater Vision Profiler ; Picheral et al. 2010) visant le zooplancton et la neige marine.

Depuis 2016, je suis en charge de la plateforme d'imagerie quantitative pour le zooplancton. J'ai donc du assez rapidement faire le tour des différents aspects des instruments actuellement en utilisation, mais également faire un état des lieux des différentes séries de données en cours d'analyse pour permettre leur utilisation et publication ultérieure.

Cette transition s'est également effectuée pendant une période charnière sur le point technique puisque à la fois tout le protocole de traitement des données du zooplancton a dû être repensé et changé (et est encore en cours de changement) suite à l'arrivée du logiciel Ecotaxa permettant une meilleure analyse taxonomique et un gain sensible d'efficacité et de rapidité dans le traitement des images. Ce changement a également été l'occasion de standardiser des méthodes de contrôle qualité et de méthodes d'analyse statistiques pour effectuer un prétraitement standard des différents résultats, qu'ils soient obtenus dans un cadre spatial ou temporel. Mais aussi par l'arrivée d'une nouvelle génération de caméras pour équiper les UVP et pour lesquelles d'importantes manipulations d'inter-calibration ont dû être effectuées et pour lesquelles j'ai développé une méthode permettant un calibrage plus fin.

Les parties de ce travail qui sont présentées ci-dessous reflètent donc le caractère exploratoire et d'inventaire de cet état des lieux des données présentes, mais préfigurent

les différents ensembles de données sur lesquels je compte articuler mon projet de recherche et mes travaux futurs. Par ailleurs, le but ici, étant plus de présenter l'ensemble des données pouvant servir de base à mon projet de recherche, l'interprétation des résultats ne sera pas développée.

i. Analyse de données

Les différents sets de données qui sont acquis via les différentes méthodes d'imagerie quantitatives sont toutes basés sur le même principe. A partir d'un échantillon donné, un sous échantillon est analysé pour obtenir un comptage suffisamment représentatif. Différentes caractéristiques morphologiques de l'image sont extraites automatiquement pour servir de base à des méthodes de classification automatiques. Puis les différentes images sont ensuite validées pour obtenir une identification de l'organisme. Comme les différentes analyses sont, quelle que soit la machine (Flowcam, Zooscan, UVP), réalisées au sein du même ensemble d'analyse, le type de données « finales » sont relativement identiques et combinent à la fois des informations taxonomiques « grossières » (qui n'arrivent souvent pas à l'espèce, voir même au genre) et morphologiques (taille, forme, etc). Ces données peuvent donc subir le même traitement statistique préliminaire afin d'en obtenir des premières sorties synthétiques.

A cet effet, j'ai développé un ensemble d'analyses quasi-automatiques, permettant une exploration rapide du jeu de données à partir de plusieurs analyses multivariées. La stratégie de choisir plusieurs analyses multivariées permet d'utiliser les forces de chaque analyse pour confirmer ou raffiner les informations obtenues, tout en minimisant les zones d'ombres créées par les faiblesses de chaque analyse.

Par exemple, l'avantage d'un « clustergram » (graphique présentant les données « brutes » réordonnées par une classification hiérarchique ascendante à la fois dans le mode R et Q) est de présenter synthétiquement l'ensemble des données tout en permettant rapidement de l'explorer et d'en dégager les grands patrons. Son désavantage est de ne pas proposer, ni de possibilité de comprendre ce qui rend les groupes d'échantillons similaires, ni de déterminer de gradient de groupes d'échantillons, ni de possibilité de combiner ces résultats avec les forçages environnementaux (quand ceux-ci sont présents).

Au contraire, l'Analyse en Composante Principale (ACP) et la NMDS (Non-metric Multi Dimensional Scaling) vont permettre de mieux représenter les graduations et relations entre groupes d'échantillons de manière synthétique. L'ACP offre en plus la possibilité de représenter l'influence des forçages environnementaux via une corrélation à posteriori de ceux-ci avec les composantes principales. En revanche, le désavantage de ces méthodes vient également de leur avantage : elles sont trop synthétiques. De ce fait quand un axe d'une ACP représente l'abondance de grand nombre d'espèce, il devient impossible d'attribuer, pour un groupe d'échantillon donné, si elles correspondent à une grande abondance d'une seule de ces espèces ou au contraire, à une abondance relativement abondante de l'ensemble des espèces représentées par cet axe. Par ailleurs la connexion entre variables environnementales et biologiques ne peut se faire qu'a posteriori, et souffre du même biais.

Enfin la s-PLS (sparse Partial Least Squares) à l'avantage de directement mettre en relation variables biologiques et environnementales pour mieux comprendre lesquelles sont intimement liées. Cependant, via cette approche, il n'est souvent pas aisé de qualifier des échantillons ou des groupes d'échantillons à rebours.

- Classification hiérarchique ascendante par « clustergram »

Le clustergram est un graphique présentant un double dendrogramme (Legendre and Legendre 2012), à la fois en mode R et Q, soit une méthode de classification ascendante hiérarchique, combinée avec une heatmap (représentation graphique des données brutes) (Figure 3-3). Il cherche à classer les objets (ou descripteurs) en fonction de leur degré de similarité. L'étude en mode R d'une matrice de données écologiques a pour but de déterminer les relations entre les descripteurs (ici les taxa)(Legendre and Legendre 1998). On cherche à mettre en évidence une dépendance entre les descripteurs. L'analyse en mode Q est une étude de la matrice des données écologiques qui est basée sur l'association entre les objets (ici les échantillons). Elle peut être appliquée aux coefficients de distance (métrique ou non selon les coefficients) ou de similarité (non métrique). Pour les différentes analyses, les données quantitatives (log abondance+1) ont été utilisées avec une distance de Bray-Curtis (Clarke and Warwick 2001), combinée à une méthode de regroupement à liens complet (Legendre and Legendre 1998).

Le clustergram permet donc à la fois de réordonner les échantillons en fonction de leur similarité taxonomique, mais également les taxon en fonction de leur similarité de représentativité dans les échantillons, tout en laissant un accès direct aux données « brutes » ainsi réordonnées, ce qui permet de directement avoir un accès visuel aux caractéristiques qui ont contraint l'analyse. Cette analyse permet de faire une typologie, c'est-à-dire dégager les principaux groupes en laissant de côté les cas intermédiaires.

L'inconvénient majeur de ce type d'analyse est la notion de « pivot » dans les dendrogrammes qui par nature sont représentés en 2D. En effet, la « proximité » sur un graphique de deux groupes d'échantillons séparés n'implique pas forcément leur réelle similarité. C'est une des raisons pour laquelle systématiquement une NMDS est réalisée car elle permet de mieux représenter dans un espace en 2D les réelles distances existant entre échantillons.

- La NMDS

La NMDS est une méthode d'ordination permettant de visualiser la similarité entre les échantillons. Cette analyse est construite sur le principe de préserver les rangs de similarité en distance euclidienne dans un graphique en 2D. Le principe de l'algorithme de la NMDS est de choisir une configuration des points qui minimise le degré de stress. Le stress définit la qualité de l'ajustement de la régression (Clarke and Warwick 2001). Dans notre cas, cette méthode permet de mettre en évidence la distance réelle entre les différents groupes d'objets (les échantillons) créés par le clustergram. En effet, le dendrogramme peut avoir tendance à écarter les groupes qui se ressemblent, ils seront alors rassemblés sur la représentation de la NMDS.

- Analyse en Composante Principale

L'Analyse en Composante Principale est une méthode d'ordination qui va chercher à représenter en premier les groupes de variables dont les covariations expliquent la plus grande variance entre descripteurs (échantillons). L'ordination consiste à placer les objets ou descripteurs par rapport aux axes d'un espace à une ou plusieurs dimensions (Legendre and Legendre 1998) reflétant les différentes covariations de variables.

Dans notre cas, l'ACP est réalisée sur des données quantitatives (log abondance+1), les données sont également normalisées (Clarke and Warwick 2001).

Quand les variables environnementales sont disponibles, une corrélation a posteriori de ces dernières avec les composantes principales est également réalisée afin de lier variations biotiques et environnementales.

- s-PLS

La s-PLS (sparse Partial Least Squares) est une méthode de régression linéaire (Chun and Keleş 2010), permettant de modéliser une relation entre les taxa et les données environnementales. La s-PLS va créer une matrice de corrélation entre ces deux jeux de données permettant d'identifier les relations entre taxa et variables environnementales. En revanche, cette analyse ne prend pas en compte la structure globale des communautés planctoniques. Pour mieux représenter les résultats de cette analyse, elle est souvent représentée sous forme d'un clustergramme (lien complet, distance euclidienne).

b. Séries de plancton du point B de Villefranche sur Mer

Les scientifiques de la station marine de Villefranche ont organisé la collecte et l'analyse du zooplancton à Villefranche sur Mer au Point B (entre cap Ferrat et Cap de Nice) depuis 1966. Il s'agit de l'une des plus longues séries de ce type en Europe et elle représente une source inestimable de données permettant d'aborder les questions du changement à long terme des écosystèmes marins.

Cette série de données est composée de plusieurs séries de données collectées avec plusieurs filets, chacune ayant ses particularités et étant parfois interrompue sur certaines périodes à cause de raisons diverses.

-La série Juday-Bogorov, est obtenue à l'aide d'un filet de 330 μm et couvre la période 1966 à 2017 avec des interruptions de 2004 à 2011.

-La série Régent, est obtenue à l'aide d'un filet de 680 μm et couvre la période 1974-1976 puis 1984 à 2017 avec des interruptions l'hiver pour la période 1984-1986.

-La série WP2, est obtenue à l'aide d'un filet de 200 μm et couvre la période 2004 à 2017.

De manière plus récente, d'autres observations sont venues compléter ces différentes séries tels que :

-La série de filets « Phyto », est obtenue à l'aide d'un filet de 50 μm et couvre la période 2011 puis de 2013 à 2017. Elle est analysée à l'aide du Flowcam (l'année 2015 n'a pas été analysée et les échantillons sont fixés au lugol).

-La série de cytométrie en flux est réalisée depuis 2009

Ces séries avaient été partiellement analysées pour certains groupes taxonomiques mais jamais pour l'ensemble de la communauté du plancton (Buecher 1996; Licandro et al. 2006; Menard et al. 1997; Molinero et al. 2008). De plus les études réalisées par des doctorants s'arrêtaient à la fin de la thèse et n'étaient pas reprises. Ainsi, l'étude la plus récente remontait à 1993. L'ampleur du travail d'analyse des échantillons d'une façon traditionnelle sous la loupe binoculaire rebutait le plus motivé des chercheurs. Un protocole d'analyse des échantillons par le Zooscan a été mis en place. Le détail du protocole de validation est hors de propos ici mais peut être obtenu sur le site du service RADEZOO (<http://www.obs-vlfr.fr/Rade/RadeZoo/>). A ce jour, plusieurs séries de zooplancton par des filets différents ont été analysées pour reconstituer des séries de différentes tailles par différents doctorants.

Caroline Warembourg a ainsi commencé l'analyse des filets WP2 de 1995 à 2003 (Grosjean et al. 2004).

Carmen Garcia-Comas a continué le travail sur le filet Juday-Bogorov et a analysé le plancton sur la période 1974-2003 (Garcia-Comas et al. 2011).

Ella Howes a aussi étudié cette série, mais en se concentrant sur les ptéropodes de 1967-2003 (Howes et al. 2015).

Pieter Vandromme a lui analysé le plancton de la série WP2 de 1995 à 2005 (Vandromme et al. 2011).

Jean-Baptiste Romagnan a concentré son analyse sur les échantillons de 2010-2011 mais a analysé conjointement séries « Phyto », WP2 et Régent (Romagnan et al. 2015; Romagnan et al. 2016).

A ce jour, à l'exception du travail de Romagnan, il n'existe donc pas de travail ni couvrant la période plus récente (et incluant les périodes anciennes), ni combinant les différentes séries de filets entre elles. Une de la grande difficulté existante est le manque d'homogénéité de traitement des différentes séries. En effet, la technologie étant relativement neuve, chaque nouvel utilisateur a tendance à raffiner la technique de scan (eg. Utilisation systématique de séparation virtuelle de plancton pour gérer les organismes qui se touchent) et de classification automatique et de validation des images. La plus récente étant l'arrivée du logiciel ECOTAXA (<http://ecotaxa.obs-vlfr.fr> <http://ecotaxa.sb-roscoff.fr>) permettant à la fois de meilleures méthodes de classification automatique, de validation des images et d'assignation taxonomique sur des « identités » qui peuvent être compatibles avec des travaux génétiques.

Le travail en cours est donc un travail d'harmonisation des différentes séries afin d'obtenir une analyse homogène. Dans une première approche, je me suis donc concentré sur la pré-analyse de la série WP2 de 2004 à 2014, pour valider le protocole d'analyse automatique.

L'analyse par clustergram permet effectivement de rapidement explorer le set complet de données et de pouvoir déterminer rapidement les groupes d'échantillons ayant de fortes similarités taxonomiques et de visualiser également ce qui les rassemble (Figure 20). Ainsi par exemple le groupe « bleu foncé », qui est un groupe typique d'automne (Figure 22), est caractérisé par une forte abondance de chaetogathes, de radiolaires, de ptéropodes de dolliolides et d'evadne. La même caractéristique peut être observée sur l'ACP et la NMDS (Figure 21 et 23), qui par ailleurs permettent de mieux comprendre les relations de groupes entre eux

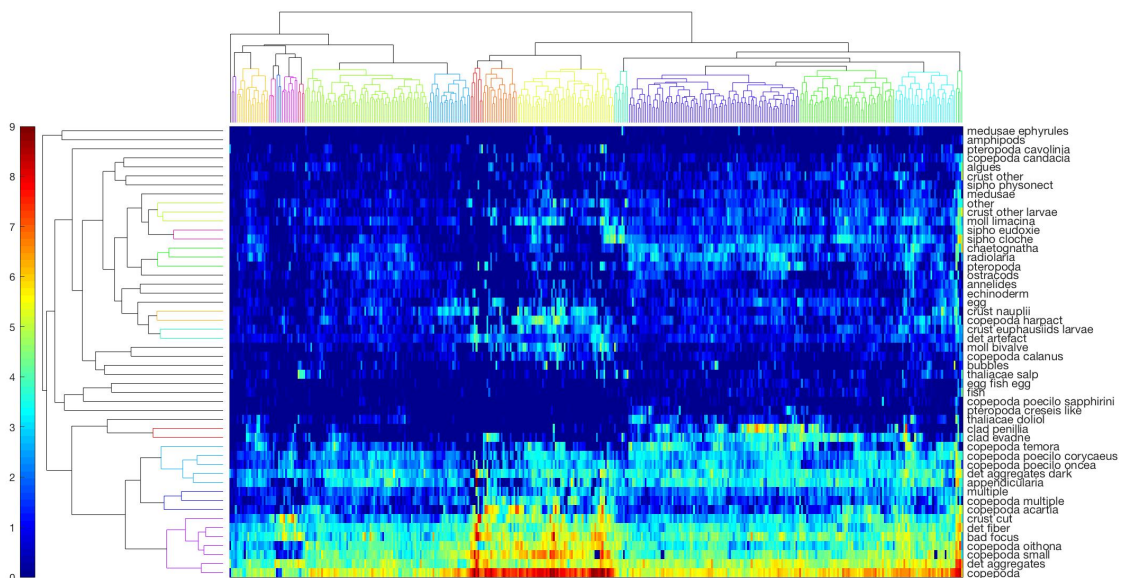


Figure 20 : clustergram entre taxa (lignes) et stations (colonnes). Le niveau de couleur représente l'abondance des organismes ($\log \text{ind m}^{-2} + 1$).

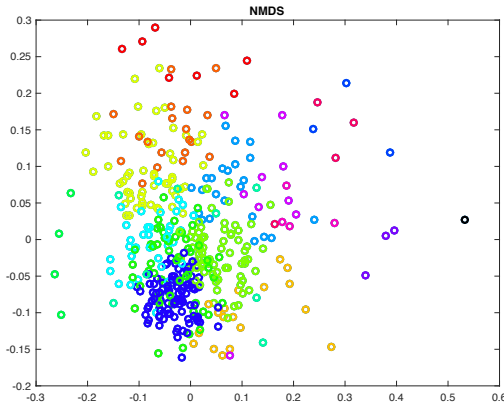


Figure 21 : NMDS des groupes d'échantillons regroupés par l'analyse en clustergram.

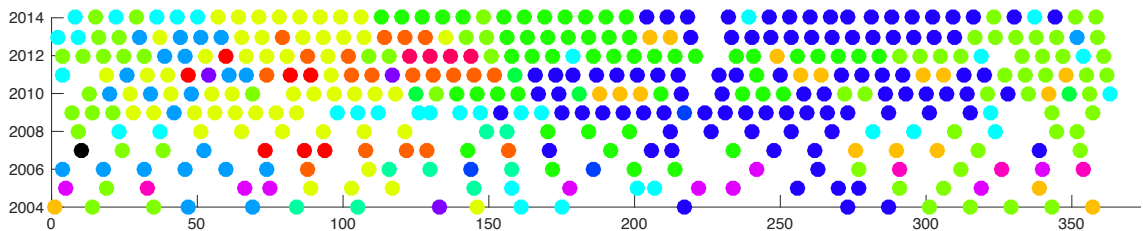


Figure 22 : Représentation graphique de la localisation temporelle des échantillons regroupés par le clustergram.

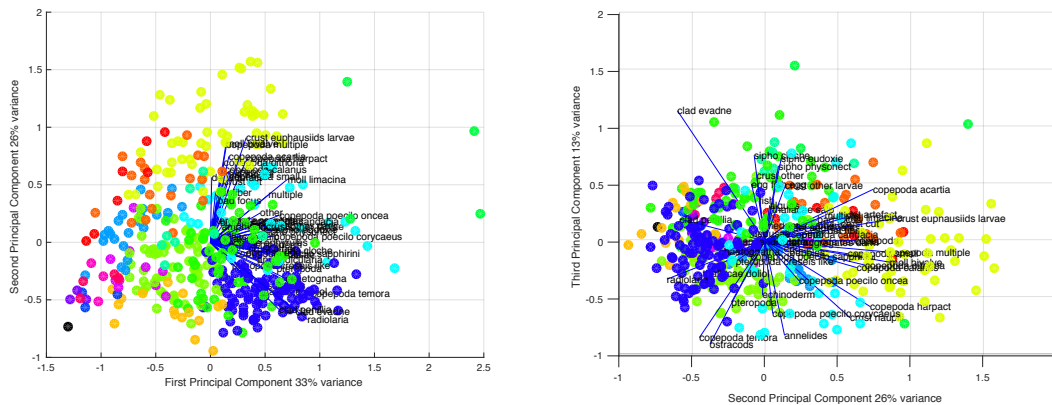


Figure 23 : ACP effectuée en conservant les couleurs attribuées par l'analyse par classification hiérarchique et analysant simultanément la contribution des différentes espèces aux axes dans l'axe 1 et 2 (gauche) et l'axe 2 et 3 (droite).

c. Les Campagnes Tara

i. Tara Océan

Les campagnes Tara Océan (TO) et Tara Océan Polar Circle (TOPC) ont permis l'acquisition d'un jeu de données environnementales et du mésozooplancton global et unique (Karsenti et al. 2011; Pesant et al. 2015).

Un total de 210 stations ont été échantillonnées pendant 4 ans (157 pendant TO et 53 pendant TOPC) entre 80,5°N et 64,3°S de latitude, et entre 168°O et 175°E de longitude (Pesant et al., 2015). Ces deux campagnes ont traversé différents bassins océaniques tels que l'Océan Indien, l'Océan Atlantique, l'Océan Pacifique, l'Antarctique et l'Arctique. Les données zooplanctoniques et environnementales ont été acquises en parallèle et de façon quasi simultanée (dans la même journée). Ces dernières sont mesurées *in situ* ou prélevées à l'aide de différents moyens, tel que la rosette CTD équipée de capteurs optiques et de bouteilles Niskin de 8 et 12L ainsi que d'un Underwater Vision

Profiler (UVP) (Picheral et al., 2010). Cette stratégie sur plusieurs années ne permet donc pas d'avoir une vision synoptique à un instant donné mais plutôt une connaissance détaillée d'une grande variété de systèmes océaniques dont les propriétés trophiques varient depuis l'oligotrophie jusqu'à l'eutrophie dans des régions extrêmes du point de vue des températures. Les données environnementales permettent de replacer chaque échantillonnage biologique dans son contexte océanographique et biogéochimique. Les sets de données sont relativement divers et ont été obtenus à l'aide de différents filets et/ou techniques d'imageries : Filets WP2, Bongo (300 μ m), Régents, UVP, multinet (300 μ m) et même dans le cas de Tara Ocean- Polar Circle des échantillons à l'aide du Flowcam provenant soit directement d'échantillons d'eau de mer ou de filets « phyto » (Figure 24), ainsi que de la cytométrie en flux.

De la même manière que pour le Point-B de Villefranche sur Mer, dû à la grande diversité d'étudiants ayant analysé et classifié ces différentes séries. Le travail qui a été effectué est donc un travail d'harmonisation des différentes séries afin d'obtenir une analyse homogène. Dans une première approche je me suis donc concentré sur la pré-analyse de la série WP2, mais les séries Regent, Multinet et UVP ont également été entièrement été homogénéisées et sont également en cours d'analyse.

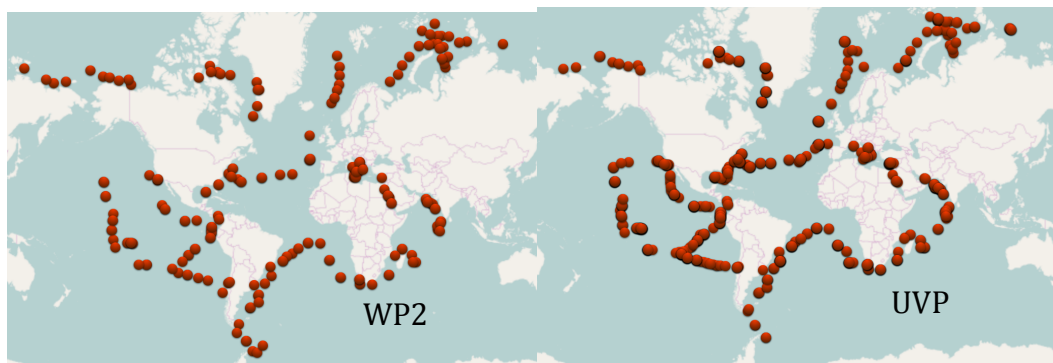


Figure 24 : Localisation des différents échantillons obtenus lors des campagnes Tara Ocean et Tara Ocean-Polar Circle

Les résultats montrent que les échantillons couvrent une grande variété d'abondance de zooplancton, couvrant plusieurs ordres de grandeurs (de 100 à 100 000 ind m⁻³) aussi bien dans les zones tropicales que dans les zones polaires (Figure 25). La méthode par clustergram permet de dégager les grandes tendances dans ce jeu de données et de proposer une première biogéographie des typologies planctoniques (Figure 26). L'analyse en ACP permet de distinguer à la fois une différenciation entre les échantillons obtenus dans les zones polaires, sub-polaires et tropicales, basées sur les compositions planctoniques, mais également des différenciations des échantillons suivant leur niveau d'abondance (Figure 27). De plus l'analyse des variables environnementales permet de montrer que l'abondance du plancton en général semble assez peu contrôlée par la charge de phytoplancton (ici exprimée par la chlorophylle a) mais plutôt par la concentration en nutriments, suggérant que la productivité, plutôt que les stocks de nourriture potentielle, est cruciale dans la structuration des communautés zooplanctoniques (Figure 28). Enfin ces différentes observations sont confirmées par l'analyse s-PLS (Figure 29).

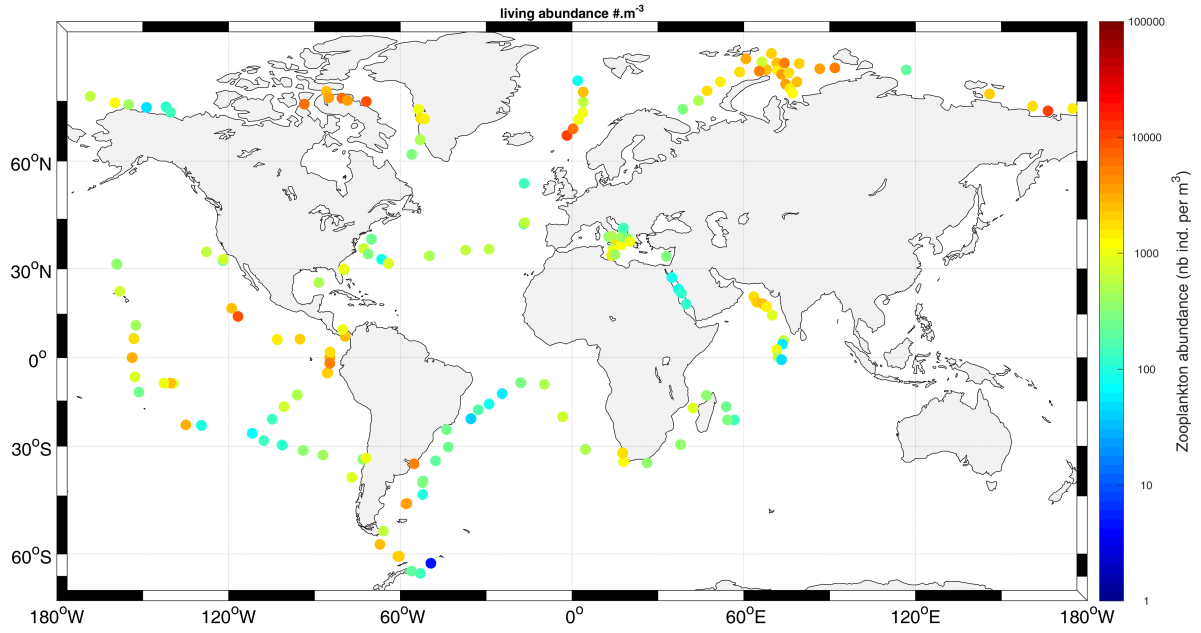


Figure 24 : Abondance du zooplancton observée durant les campagnes Tara Ocean et Tara Ocean Polar Circle.

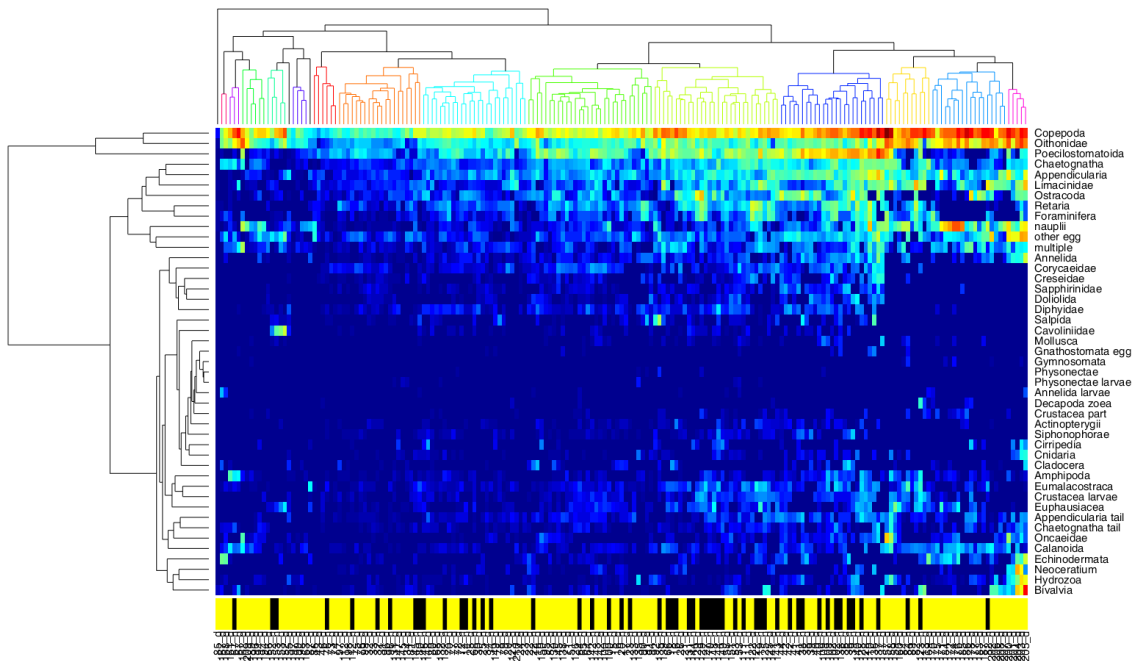


Figure 25 : clustergram entre taxa (lignes) et stations (colonnes). Le niveau de couleur représente l'abondance des organismes ($\log \text{ind m}^{-2} + 1$). La barre colorée en bas représente les échantillons obtenus de jour (jaune) de ceux obtenus de nuit (noir)

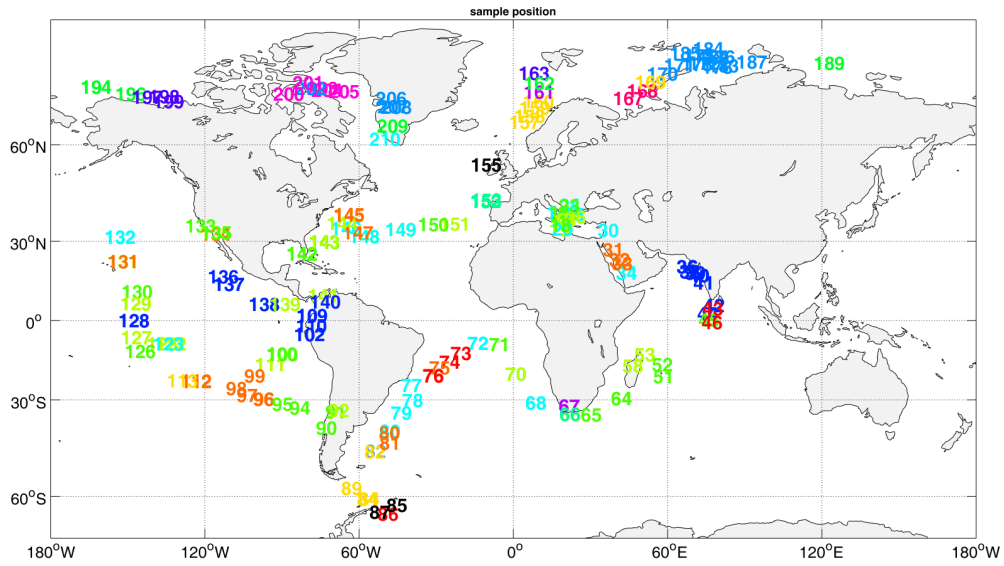


Figure 26 : Représentation graphique de la localisation des stations regroupées par le clustergram.

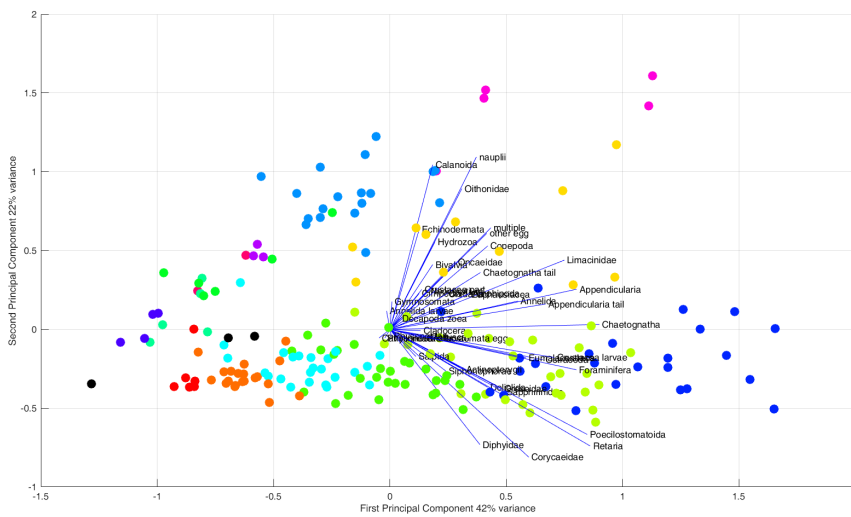


Figure 27 : ACP effectuée en conservant les couleurs attribuées par l'analyse par classification hiérarchique et analysant simultanément la contribution des différentes espèces aux axes (X3 pour plus de clarté).

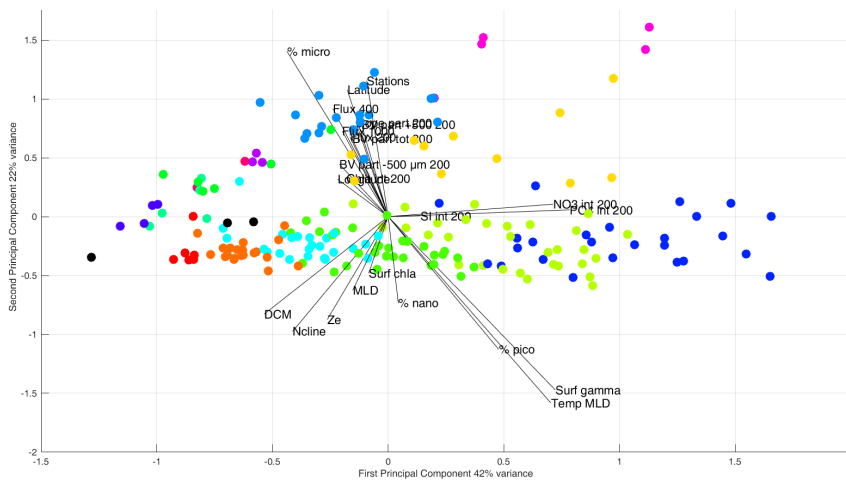


Figure 28 : ACP effectuée en conservant les couleurs attribuées par l'analyse par classification hiérarchique et analysant simultanément les corrélations (X2 pour plus de clarté) avec l'environnement (droite).

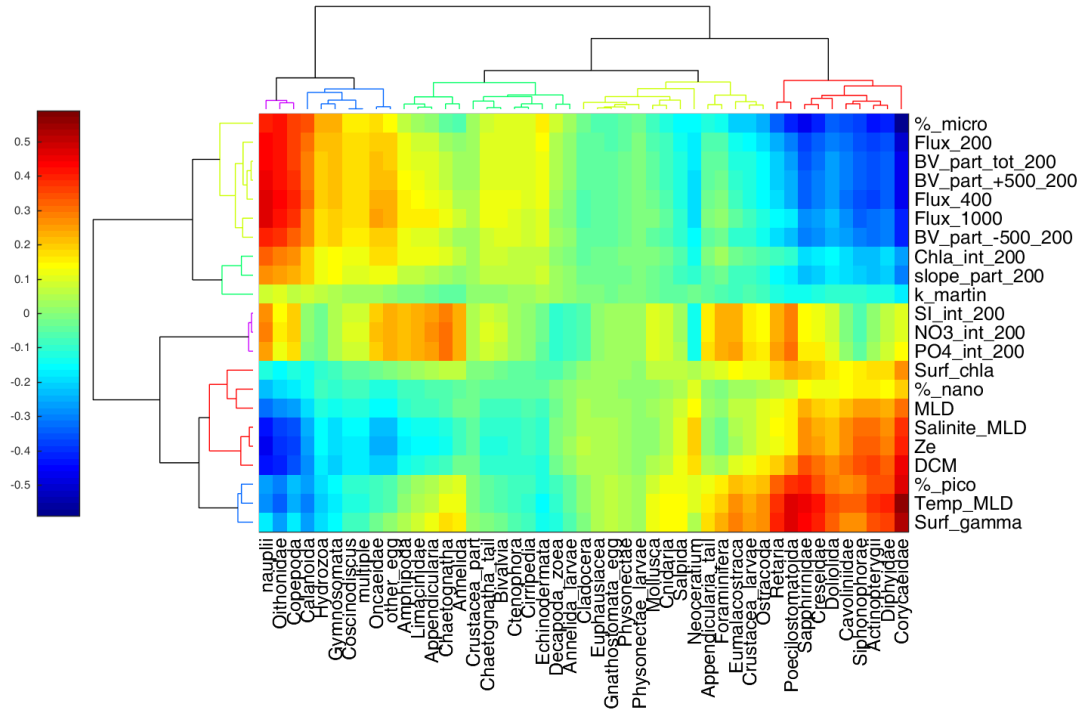


Figure 29 : s-PLS entre taxa et variables environnementales pour Tara-Ocean. L'échelle de couleur représente le niveau de corrélation entre taxa et environnement.

ii. Tara Méditerranée

L'accumulation de débris en plastique sur la surface des océans est largement reconnue comme un problème naissant pour l'environnement marin. La pollution par les microplastiques est maintenant omniprésente à travers le monde de nos villes aux plages désertes, dans l'Arctique et dans l'Antarctique (Barnes et al. 2009; Eriksen et al. 2013; Law et al. 2010; Moore et al. 2001). Plusieurs études ont rapporté des concentrations élevées de microplastiques sur la surface de la plupart des océans du monde avec les dernières estimations mondiales allant de 15 à 51 trillions fragments de plastique flottants pesant entre 93 et 236 mille tonnes métriques (Van Sebille et al. 2015). Pour prédire les impacts inévitables des débris microplastiques sur les océans et sur la vie marine nous avons besoin de plus de connaissances sur les sources, l'abondance, la distribution et le devenir des microplastiques dans l'océan.

Concernant la Méditerranée, peu d'études se sont concentrées sur la répartition spatio-temporelle des plastiques et leur interaction avec la faune aquatique (Collignon et al. 2012; Cózar et al. 2015; Pedrotti et al. 2016). Pour combler cette lacune, TARA Méditerranée a réalisé une expédition en 2014 dans toute la Méditerranée pour mieux comprendre les impacts de matières plastiques au niveau de l'écosystème de surface. TARA Méditerranée vise à étudier particulièrement la relation entre les plastiques et/ou microplastiques et le zooplancton, base de la chaîne trophique. Durant cette campagne, environ 350 coups de filet Manta et Bongo (300µm, Figure 30) ont été réalisés pour plusieurs types d'analyses tels que la quantification de plastique (Figure 31), différentes analyses (chimiques, génétiques etc) ou encore l'analyse du plancton.

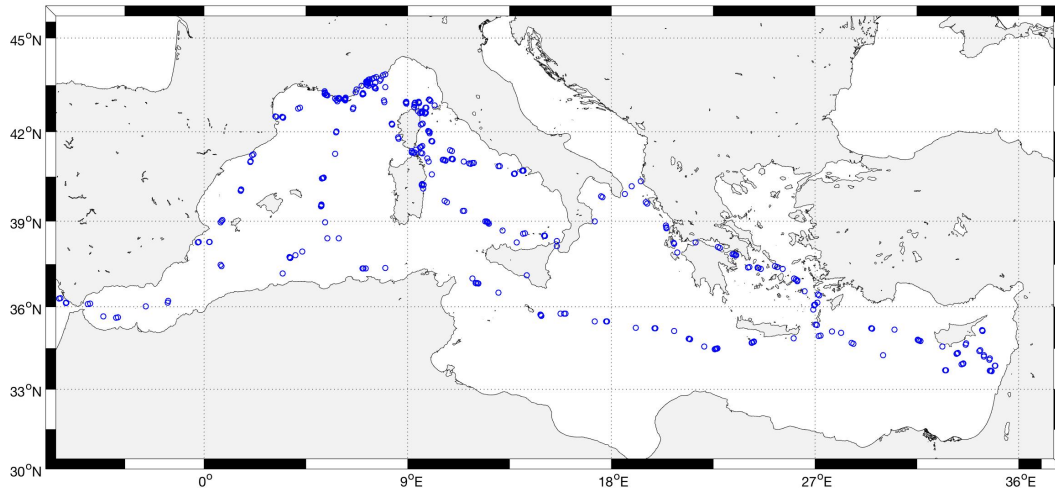


Figure 30 : Localisation de tous les échantillons récoltés par la campagne Tara-Méditerranée.

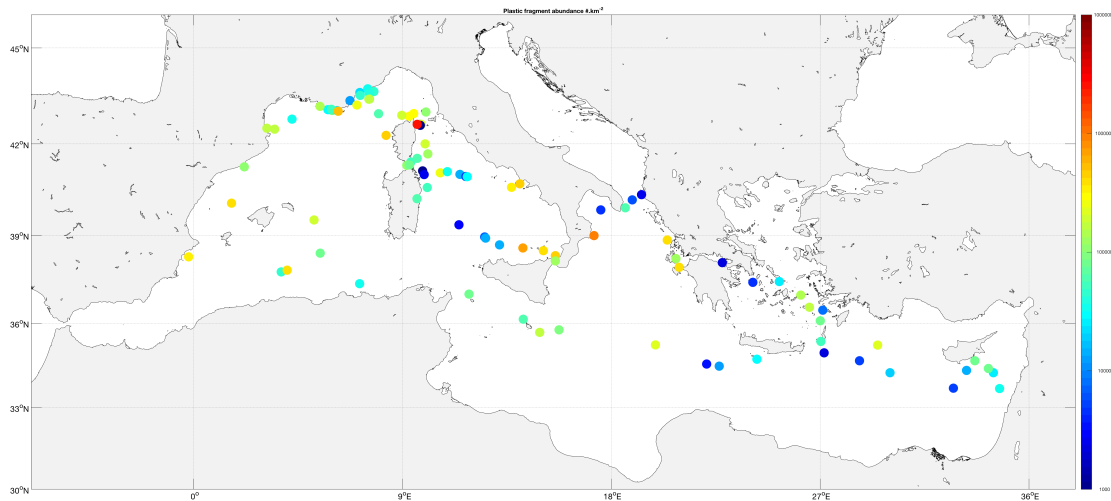


Figure 31 : Abondance des morceaux de plastiques (en nombre par km²) analysés lors de cette campagne.

Les premiers résultats montrent une quantité de plastique importante et équivalente à celles observées dans le centre des gyres océaniques (Figure 31), avec la particularité de présenter des concentrations fortes près des côtes en raison de la circulation cyclonique de la Mer Méditerranée. L'analyse du plancton de surface met aussi en évidence de claires différences est/ouest entre les différents assemblages planctoniques observés (Figure 31 et 32), ce qui est également visible à partir de l'analyse en composante principale et surtout de ses corrélations avec les variables environnementales (Figure 33). Enfin la s-PLS a permis de mettre en évidence des groupes de plancton (tels que les larves zoe, et mégaloque de crabes, les mysidacés et les sapphiridés) qui sont fortement associés aux différents types de plastiques (Figure 34).

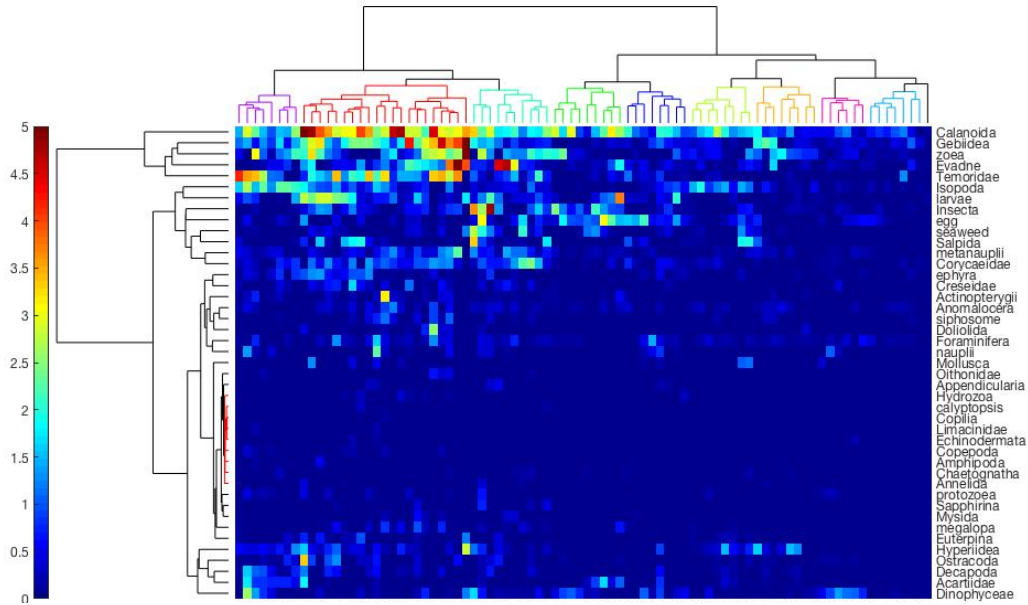


Figure 31 : clustergram entre taxa (lignes) et stations (colonnes). Le niveau de couleur représente l'abondance des organismes ($\log \text{ind m}^{-2} + 1$).

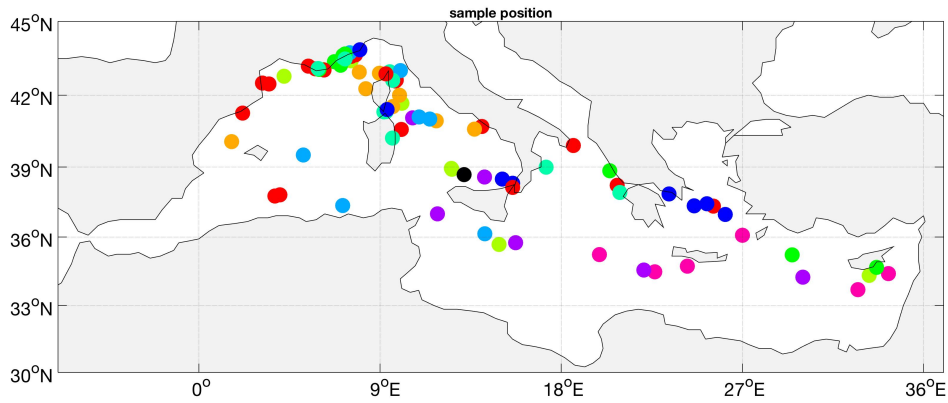


Figure 32 : Représentation graphique de la localisation des stations regroupées par le clustergram.

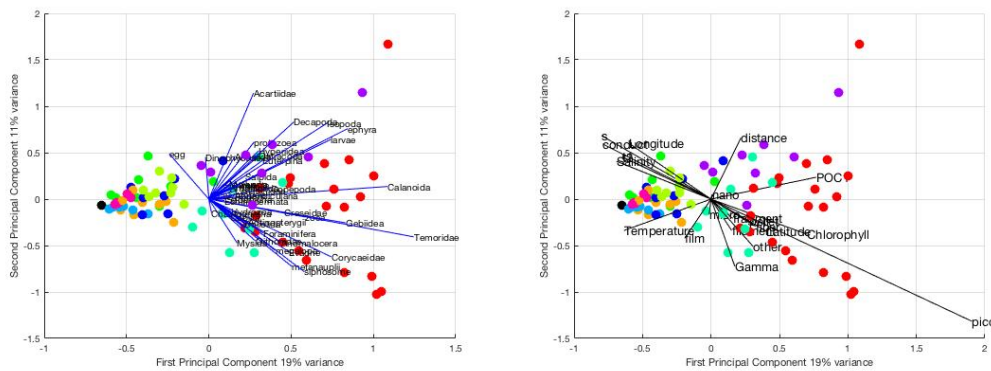


Figure 33 : ACP effectuée en conservant les couleurs attribuées par l'analyse par classification hiérarchique et analysant simultanément la contribution (x3 pour plus de clarté) des différentes espèces aux axes (gauche) et les corrélations (x2 pour plus de clarté) avec l'environnement (droite).

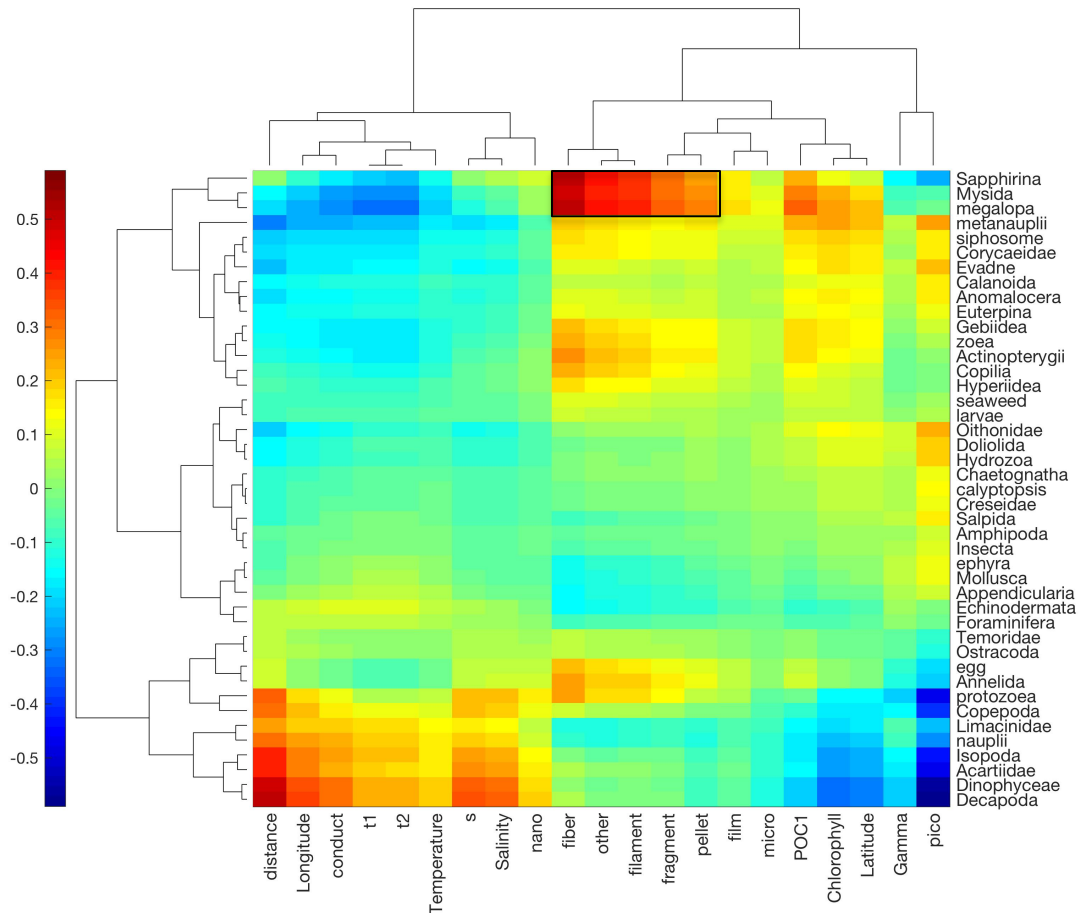


Figure 34 : s-PLS entre taxa et variables environnementales pour Tara-Méditerranée. L'échelle de couleur représente le niveau de corrélation entre taxa et environnement. Le carré met en évidence les groupes taxonomiques fortement corrélés à la présence de plastique.

iii. Tara Pacifique

Début juin 2016, la goélette TARA a entrepris la traversée des Océans Pacifique et Atlantique (Figure 35) avec 3 objectifs :

- 1- étude des écosystèmes coralliens
- 2- étude des liens entre les systèmes coralliens et planctoniques
- 3- étude de la surface des océans Atlantique et Pacifique

Quand l'étude des écosystèmes coralliens s'apparente à un zoom sur une communauté spécifique, les objectifs proposés ici concernent la connectivité entre peuplements des différentes îles dans un contexte océanographique plus large, en prenant en considération les processus qui peuvent influencer cette connectivité : les champs de courants, la physico-chimie de la surface, l'interaction atmosphère-océan, les micro et macro-organismes présents et autres.

La surface des océans tout comme la peau humaine est l'interface d'échange entre l'intérieur du corps océanique et l'atmosphère. Tout comme la peau humaine les échanges se font dans les deux directions. L'atmosphère agit sur les processus océaniques et les océans rétroagissent sur les processus atmosphériques. L'influence terrigène des îles agit à la fois sur l'environnement marin et aérien (dissolution des minéraux, ruissellement de la matière organique, des fertilisants, poussières minérales etc.) et crée des environnements particuliers appelés les « effets de masse des îles » (Figure 36).



Figure 35. La route de TARA entre 2016 et 2018.

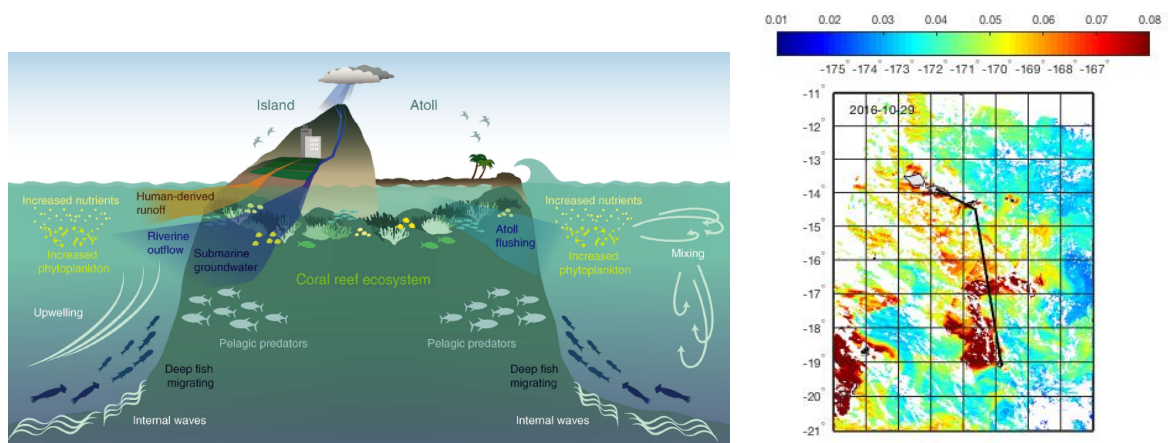


Figure 36 : explication schématique des processus déclenchant un effet d'île (reproduit d'après Gove et al. (2016)) et exemple d'un effet d'île vu par satellite et échantillonné par Tara entre les îles Samoa et Niue (les couleurs représentent la concentration en chlorophylle qui permet d'estimer la quantité de phytoplancton présent ; la flèche représente la direction du courant)

On sait très peu sur la dissémination des communautés composant l'écosystème corallien entre les îles. Une partie importante de notre projet est consacré à l'échantillonnage des propagules et des larves transportées à la surface et au-dessus de la surface par des courants et des aérosols.

L'échantillonnage proposé :

- A) Acquisition des paramètres physiques, chimiques et biologique en continue, ou à haute fréquence de la couche de surface et des aérosols au-dessus de la surface des océans Atlantique et Pacifique.

Le suivi automatique sera effectué en continu par une instrumentation souvent innovante (prototypes). Les paramètres suivants seront suivis dans les couches superficielles : *la température, la salinité, les propriétés optiques, la production*

photosynthétique, la respiration, la pression partielle du CO₂, les aérosols, ainsi que par l'imagerie satellitaire la courantologie et la chlorophylle de surface.

- B) Echantillonnage de l'écosystème planctonique de surface dans son intégralité depuis des virus et jusqu'à des vertébrés pour les études des écosystèmes et de leur expression génétique.

Pour la première fois le pompage de grandes quantités d'eau à pleine vitesse sera effectué sans destruction des organismes. Les organismes planctoniques seront divisés en différentes catégories : *les virus, les microbes, le phytoplancton et le zooplancton. Les échantillons seront préservés et analysés pour en étudier la composition d'espèces, de tailles et de gènes. Des instruments nouveaux adaptés au travail à haute vitesse seront déployés plusieurs fois par jour.*

- C) Etude des Effets d'Iles

Les îles coralligènes sont des écosystèmes spécifiques d'origine le plus souvent volcanique. Les courants remettent en suspension le fer contenu dans les roches. Cet élément est nécessaire pour le développement du phytoplancton qui est à la base de l'alimentation du zooplancton et des vertébrés, mais également des polypes, à l'origine des systèmes calcaires des massifs coralliens. Le fer localement dissous est à l'origine d'une forte production biologique qui supporte une forte biodiversité. Cette production est également stimulée par la dispersion de l'azote terrigène. *Les îles et les atolls influencent la biodiversité du Pacifique subéquatorial et de l'Asie sud-est. Nous allons effectuer un échantillonnage serré en amont et en aval des îles pour quantifier l'effet d'enrichissement chimique et des conséquences sur l'écosystème de ces biotopes.*

- D) Etude de connectivité des populations entre les différentes structures physiques et les écosystèmes coralliens.

En utilisant les données obtenues lors de la navigation dans les différentes structures physiques du large et à proximité des îles nous effectuerons les études de connectivité afin de caractériser la dispersion des espèces depuis des virus jusqu'aux vertébrés à la surface mais également dans l'air (aérosols) entre les îles successives de l'est en ouest du Pacifique et entre les différentes structures physiques (tourbillons, courants). Cela permettra de mieux comprendre comment les organismes (larves de corail, algues symbiotiques du corail, bactéries et virus associés) peuvent être transportés entre les îles.

Résultats attendus

L'étude de la surface des océans et des systèmes coralliens à grande échelle n'a pas encore été effectuée. C'est une opportunité unique de le faire avec une instrumentation innovante et une équipe scientifique internationale de haut niveau et expérimentée. Nous avons effectué une longue collaboration avec l'équipage TARA et la goélette est parfaitement adaptée pour le travail proposé. Les résultats du passé récent ont démontré notre capacité de mener à bien les projets entrepris et la grande valeur des données récoltées.

Plusieurs domaines originaux seront explorés lors de l'expédition.

1) La couche de surface. L'interface air-mer est l'interface des échanges les plus importants pour la vie sur terre. La production de l'oxygène, le captage du CO₂, la production du réseau trophique et les richesses de la biodiversité seront étudiées lors de cette expédition. L'instrumentation appropriée nous permettra de combler les lacunes dans le domaine des activités à la surface des océans à la fois de point de vue génétique, chimique et physique. En reliant ces informations nouvelles avec les informations satellitaires et la modélisation des courants nous espérons d'offrir une vue synoptique sur les processus régissant les surfaces des océans.

2) L'étude de la relation entre la surface des océans et les aérosols au-dessus de la surface est également nouvelle. Les organismes qui composent l'écosystème microbien sont continuellement transportés par l'air sur des grandes distances et peuvent contaminer ou enrichir ou encore coloniser des espaces distants. Nous étudierons ce phénomène en continu et bâtirons des banques de données inédites.

3) L'échantillonnage à haute résolution des immenses espaces océaniques nous permettra de délivrer une cartographie des paramètres essentiels pour la modélisation. Parmi ceux-ci la distribution du microplastique à la surface sera également étudiée. Le plastique flottant est un excellent substrat pour les organismes colonisateurs, microbes, mais également des hydraires, mollusques, algues, crustacés et autres organismes qui sont ainsi rapidement transportés et peuvent envahir des milieux autrement difficilement atteignables.

4) La diversité morphologique et génomique des organismes peuplant l'habitat constitué par la surface des océans enrichira notablement les banques de données. Les gènes nouveaux ainsi que leurs fonctions seront découverts et pourront être testés pour leurs effets thérapeutiques ou industriels.

5) La multidisciplinarité des études ouvrira certainement des avenues nouvelles pour la recherche dans le domaine du plancton de surface comme c'était le cas pour l'intérieur des océans grâce à l'expédition TARA Oceans.

Parmi les différents instruments embarqués, nous avons conçus et construit une nouvelle instrumentation permettant d'échantillonner l'écosystème de surface à grande vitesse (Figure 37). Ce système d'échantillonnage « end to end » à grande vitesse, se compose d'un HSN (High Speed Net) permettant d'échantillonner le plancton à partir de 300µm, d'un « Dolphin » (dispositif d'aspiration de grandes volumes d'eau de surface) munie d'une pompe péristaltique qui permet de collecter de l'eau et d'un « Deck-net » un dispositif de filtration sur le pont permettant de filtrer cette eau et d'en récupérer le plancton de différentes fractions de taille (Figure 38).



Figure 37. De gauche à droite, le HSN et le Dolphin. Prototypes bâtis pour l'échantillonnage à grande vitesse.

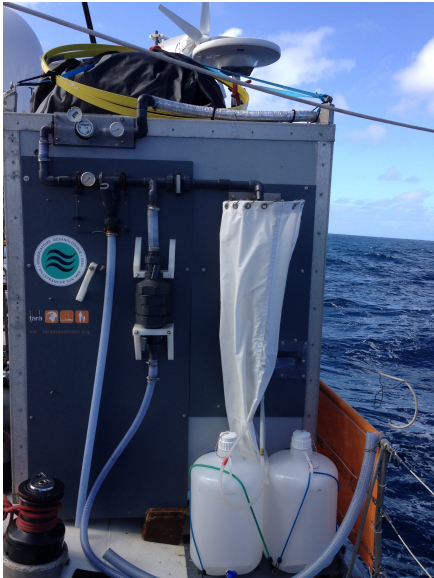


Figure 38 : Filet de maille de 20 μm installé sur le pont (« Deck-net ») et recevant l'eau provenant du « Dolphin »

Cette instrumentation nous permet d'échantillonner sans diminuer la vitesse du navire l'écosystème planctonique dans son intégralité (depuis des virus et jusqu'à des jeunes poissons). Cette instrumentation donne une grande satisfaction et est à l'origine d'un grand nombre d'échantillons (Figure 39).

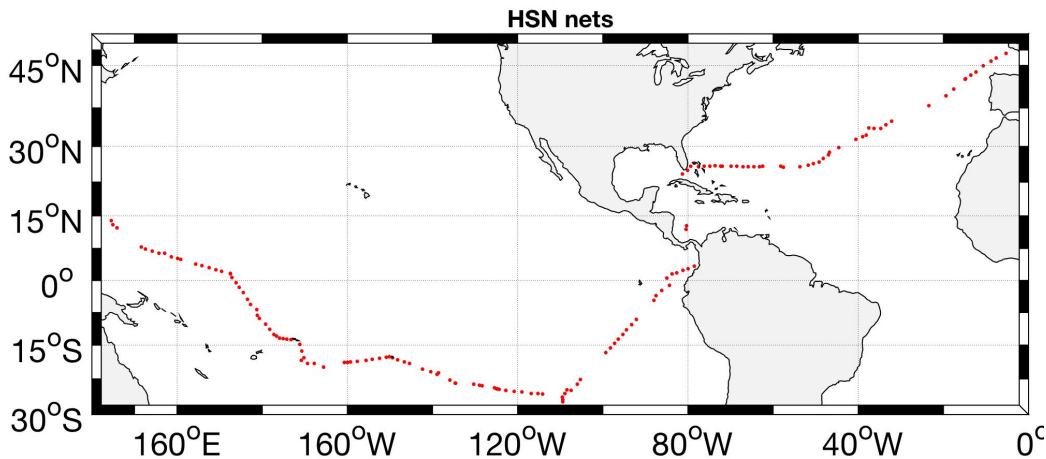


Figure 39 : Localisation des échantillons collectés de Mai à Février 2016 avec le filet à haute vitesse (HSN : High speed net)

Par ailleurs l'analyse préliminaire de quelques échantillons semble confirmer la bonne qualité des données récoltées tant sur le point génétique (ARN et ADN en quantité suffisante et ne montrant pas de trace de dégradation) que sur le point morphologique (Figure 40 et 41).

d. Conclusions et perspectives

De nombreuses séries de données sont donc disponibles ayant comme avantage d'être cohérentes en terme de méthodologie, mais également de données obtenues à la sortie de l'analyse. Ces différentes données couvrent soit de grandes périodes temporelles (Point B) ou de grandes étendues spatiales (expéditions Tara). Durant l'année passée, j'ai pu mettre en place les bases permettant une analyse harmonisée de ces différents jeux de données et permettant d'en explorer rapidement la structure et les grandes tendances.

Toutefois, il reste de nombreuses pistes à améliorer et à approfondir :

-En effet, seule une partie de l'information disponible est ici analysée (informations d'abondance) et une grande partie de la richesse de ces différents jeux de données reste encore inexploitée, notamment les informations morphologiques (taille, transparence, etc.). Les informations de taille peuvent être analysées par les méthodes de pente spectrale, mais ces méthodes ont tendance à ignorer la complexité taxonomique. Une méthode de traitement hybride considérant à la fois les informations morphologiques et taxonomiques reste donc à élaborer.

-Chaque set de données, même s'ils ont été obtenus simultanément à l'aide de différents filets, est pour le moment considéré comme une entité distincte à analyser séparément. Un des seuls essais à ce jour essayant de combiner différentes observations (Romagnan et al. 2015), a malgré tout continué de les considérer comme des entités distinctes pour extraire des pentes spectrales des différentes séries et ainsi les combiner. Il reste donc des efforts à faire pour obtenir une vision unifiée, à partir d'un échantillonnage prismatique.

-Les méthodes d'analyses actuelles, et les buts recherchés sont pour le moment dans le domaine du descriptif. Cependant, les informations récoltées donnent à la fois accès à des informations taxonomiques, morphologiques (taille) et sont souvent obtenues avec des informations contextuelles (température, etc). Les données sont donc disponibles pour, à partir des données acquises, fournir des estimateurs fonctionnels (tels que la respiration, la consommation de phytoplancton, la production de détritus, la production secondaire...) à partir de l'écophysiologie connue du plancton. Cela permettrait d'ouvrir de nouveaux champs thématiques et de pousser les conclusions au-delà du pur champ descriptif, et de mieux comprendre l'effet écologique et fonctionnel de changements observés de la communauté planctonique.

-Parmi les différentes informations morphologiques extraites, seules celles liées à la taille sont pour le moment utilisées pour autre chose que la classification automatique. Cependant de nombreux autres attributs morphologiques sont extraits (élongation, transparence, aspect « ramifiés », etc.) qui peuvent représenter autant de « traits » du plancton à explorer.

-Enfin, en contrepartie de sa facilité à obtenir des informations morphologiques, l'un des principaux désavantages des méthodes liées à l'imagerie est le manque de profondeur dans la détermination taxonomique. L'émergence de méthodes génétiques (eg. meta-barcoding) au contraire, permet d'obtenir des résolutions taxonomiques sans précédent, mais au détriment de l'abandon presque total de tous les aspects quantitatifs. Il existe donc un besoin de combiner les différentes approches pour obtenir un estimateur couplant les avantages des deux méthodes.

III. Projet de recherche : vers une approche réconciliant écophysiologie, taxonomie, traits du plancton, écologie fonctionnelle et techniques génomiques

*Une méthode pour les combiner toutes. Une méthode pour les assembler,
Une méthode pour les unifier toutes et dans les analyses les lier*



Interprétation libre d'après *La Communauté de l'anneau* (Tolkien 1954)

6. Préambule

A ce stade de ce manuscrit, vient aussi la réalisation que cet espace est l'un des derniers dans ma carrière me permettant à la fois une certaine introspection (qui est nécessaire et souhaitable entre les parties de bilans et de projets futurs), mais aussi une certaine forme de liberté rédactionnelle. Je vous prie donc d'excuser la certaine légèreté de ce préambule introspectif.

Ce projet de recherche marque certainement un changement de thématique dans ma recherche. C'est, de l'avis de certains, une étape qui peut être longue et difficile à réaliser dans la vie de chercheur. Il faut en effet repenser une grande partie de sa stratégie scientifique, depuis l'acquisition des échantillons et des données jusqu'à leur exploitation, mais également se refaire un « nom » et réseau de collaborateur. L'attrait est fort de rester dans son univers, que l'on connaît et apprécie comme une vieille paire de chaussons. Rester dans une thématique ciblée est certes bénéfique pour l'efficacité de son travail (en terme de publications, de façon de penser, de connaissances à acquérir, de réseau etc...), mais peut aussi mener à s'enfermer dans un domaine restreint, à s'ankyloser dans de vieux automatismes, à perdre ce regard émerveillé de jeune thésard devant ses premiers résultats, mais au contraire à acquérir le regard du chercheur, plus qu'averti, qui « a déjà vu cela ».

Changer de thématique est souvent à l'origine d'une nouvelle vision. On s'installe avec ses bagages, ses habitudes et son expérience dans un nouvel environnement. On change les meubles de place, on refait le papier peint, et même parfois on change l'agencement des cloisons. On peut, parfois involontairement, bousculer la façon de voir les choses, et par la même amener des changements de perspective. On voit parfois de nouveaux détails qui pourraient être exploités d'une façon transversale, ou avec une méthode importée d'un autre champ disciplinaire.

Ce changement de thématique, même si je ne le fais pas à mon corps défendant (bien au contraire), n'est pas entièrement de mon fait, et est plutôt issu des circonstances qui ont mené au fait que j'ai pris en charge la plateforme d'imagerie quantitative. Je ne vais pas m'en plaindre : je me sentais isolé dans mon laboratoire à torturer de petites créatures microscopiques (ou pas) pour les faire parler, le tout dans l'indifférence presque totale même de mes collaborateurs les plus proches. Au lieu de cela, je me retrouve dans un service qui compte trois des personnes que je connaisse de plus dévouées à leur travail, qu'ils réalisent, de plus, avec une efficacité diabolique, et environné de jeunes chercheurs dont les différentes thématiques s'emmêlent et se croisent. Le challenge n'en est que plus grand. Il est des virages que l'on peut rater, celui-là n'en est pas un.

Certes il ne s'agit pas d'un changement de thématique dans les grandes largeurs. L'objet reste le même : le plancton, mais la méthode en revanche change largement. Ces méthodes je les connais, mais de loin. Je les ai vues émerger alors que j'étais en thèse. J'ai vu mes amis se faire les dents dessus. J'ai assisté à leur maturation pendant mes post-doctorats puis depuis que je suis là, j'assiste à leur perfectionnement constant. Toutefois,

c'est réellement la première fois que je m'immerge dedans. Que je goûte réellement l'ampleur de la tâche (et encore, avec des outils bien plus efficaces qu'autrefois).

Ce changement de thématique m'amène naturellement à changer de « monde » scientifique. Je n'apprendrai rien à personne en disant que malgré d'incessantes discussions et études transversales, il existe toujours des incompréhensions voir même du dédain académique entre thématiques scientifiques, au point que l'on peut même trouver des dessins satiriques sur le sujet (Figure 42).

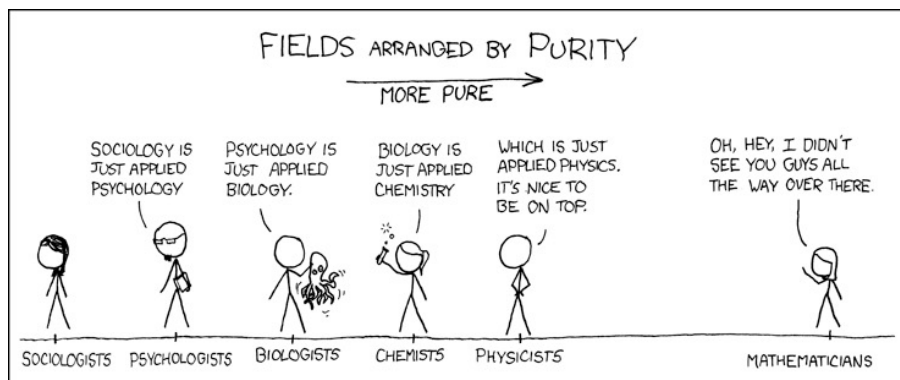


Figure 42 : Dessin satirique illustrant les difficultés de dialogue entre champs thématiques scientifiques (Xkcd 2008).

Le travail que je réalisais jusque-là est un travail d'écophysiologiste. On prend un modèle d'espèce, et on cherche patiemment, minutieusement, scrupuleusement à en comprendre chaque rouage, et comment ceux-ci s'articulent en fonction de l'environnement. En on ne lâche pas sa proie tant qu'elle ne nous a pas tout dit. En soit, ce champ thématique peut aussi mener à une certaine forme d'aveuglement, à ne considérer que « son » modèle (et les modèles voisins), à se focaliser sur des petits détails et processus qui, certes, parfois ont une importance à des échelles plus larges (populations, biogéographie, écosystème, biogéochimie)... Mais souvent n'en ont pas et peuvent donc apparaître comme des débauches de temps et d'énergie inutiles.

En tant que tel, l'écophysiologie est un monde qui est à la fois différent et à cheval entre celui des taxonomistes « classiques », des écologistes « à grande échelle » et des biogéochimistes. Pour les taxonomistes, reconnaître et nommer est primordial, et s'apprend à la dure, construisant patiemment sa connaissance au jeu des sept différences pour un type d'organismes souvent limité, le tout en ignorant les autres groupes d'organismes qui ne sont pas « le sien ». Toutefois ils s'enthousiasment peu du manque de diversité « taxonomique » du travail de laboratoire de l'écophysiologiste, mais ont aussi souvent tendance à s'offusquer du manque de résolution taxonomique des écologistes à grande échelle. Au contraire l'écologiste à grande échelle est plutôt de tendance analytique, il se nourrit de grands jeux de données pour en chercher les structures et tendances à grandes échelles de temps et d'espace, il veut du chiffre et n'hésite pas à combiner de grands jeux de données hétérogènes en les réduisant à leur principaux facteurs communs, même si pour cela il n'hésite pas un instant à réduire l'exubérance de détails taxonomiques (et parfois même de stades) générée par certains à leur plus triste expression commune (eg : « copépodes »), et cela en faisant fi de toutes les différences (écologiques, biologiques, comportementales, morphologiques, trophiques et j'en passe) qu'il piétine allègrement dans sa quête de grandes tendances. Ce faisant, le risque peut aussi être grand de perdre pied avec la réalité de l'objet analysé. Le biogéochimiste n'est au final qu'une forme différente d'écologiste, mais ayant une quête encore plus focalisée pour sa recherche de la

grande tendance. Il veut arriver aux flux de matière, et le reste, détails y compris, n'importe peu s'il n'influence pas ces flux de matières.

Cet état des lieux peut sembler caricatural. Pour cela je plaide coupable et avoue qu'il l'est même volontairement. Mais pour mieux pouvoir travailler avec d'autres champs thématiques, il me semble important, comme dans n'importe quelle relation de couple, d'en comprendre et d'en accepter les différences, pour mieux pouvoir se nourrir des forces de chaque champ, tout en tentant de pallier à leurs faiblesses.

Naturellement mon projet de recherche naît de cette réflexion sur les conjonctions possibles entre plusieurs « mondes » scientifiques, et tente de proposer un pont entre mondes taxonomique, écophysiological, écologique et biogéochimique.

7. Introduction

a. Objet d'étude et problématiques

Le plancton est à la base de la plupart des écosystèmes marins, que ce soit en zone côtière mais encore plus majoritairement pour les écosystèmes pélagiques. Le plancton regroupe un ensemble d'organismes incroyablement divers et, suivant les endroits, on peut retrouver dans un seul échantillon les traces de plusieurs milliers d'espèces de métazoaires, de bactéries et de virus (Brum et al. 2015; De Vargas et al. 2015; Sunagawa et al. 2015). Chacun de ces organismes interagissent à la fois avec les autres, que ce soit par prédation, compétition, symbiose ou parasitisme (Lima-Mendez et al. 2015), mais aussi avec leur environnement qui de fait est structuré non seulement par la dimension verticale mais aussi par des conditions hautement variables (température, salinité, turbulence, lumière, nutriments...). De plus comme le plancton *est* du plancton (et ne peut lutter contre les courants), il n'a pas la possibilité de migrer quand les conditions deviennent défavorables et doit donc s'y adapter ou mourir. Comme chaque espèce peuvent avoir des préférences environnementales relativement spécifiques, le plancton subit donc directement des changements environnementaux et sont donc des organismes qui répondent rapidement à des pollutions, aux saisons, à des changements de température, de climat ou à n'importe quel stress environnemental. Ces particularités font donc du plancton une très bonne sentinelle pour traquer les changements de l'environnement et comprendre leurs effets sur les modifications de l'écosystème.

Le plancton est également un des acteurs principaux des changements climatiques et des flux de carbone à l'échelle planétaire, et en sont à la fois à l'origine, victime, et contrôleur.

L'essentiel du carbone atmosphérique rejeté par l'homme lors de la combustion d'hydrocarbures, n'est autre que du plancton. Entre un quart et un tiers des émissions de carbone attribuable aux émissions humaines est réabsorbé par les océans (Le Quéré et al. 2016). Abstraction faite de la pompe physique de solubilité du carbone, qui est responsable d'environ 10% des flux de carbone vers l'intérieur de l'océan (Sarmiento and Gruber 2006) et au final ne représente pas un stockage pérenne de carbone à l'échelle géologique puisque ce carbone n'est stocké que le temps d'un cycle de circulation thermohaline soit environ 1000 ans, les flux de carbone générés par le plancton sont l'un des principaux puits de carbone à l'échelle globale (Turner 2015).

D'une part le phytoplancton, en absorbant le carbone inorganique et la lumière, produit de la matière organique qui sous certaines conditions peut coaguler et former de larges agrégats qui vont sédimenter dans l'océan. D'autre part, le zooplancton consomme continuellement du phytoplancton et produit différents types de particules détritiques sous forme de pelotes fécales, agrégats ou cadavres qui vont sédimenter vers les profondeurs. Enfin, les micro-organismes planctoniques, en consommant différents types de matière

organique labile et produisant de la matière organique réfractaire, qui peut rester plusieurs centaines d'années sous cette forme, sont également responsables d'une forme de stockage à long terme du carbone via ce qui a été nommé la pompe microbienne à carbone (Jiao et al. 2011).

Grâce au plancton, une large fraction du CO₂ émis est donc réabsorbée pour de longues périodes de temps. Or le plancton est également en première ligne face au changement climatique, de larges changements sont déjà observés dans les écosystèmes planctoniques (Beaugrand and Reid 2003; Beaugrand et al. 2002), ou sont attendus, avec des effets sur les flux de carbone incertains (Turner 2015). Comme l'écosystème planctonique associe des milliers d'espèces et leurs interactions, attribuer les flux de carbone à un faible nombre d'organismes modèles peut être illusoire (Guidi et al. 2016), et il existe un réel besoin de prendre en compte la réelle complexité du plancton en compte.

Ainsi, comprendre et étudier le plancton, tant d'un point de vue temporel, spatial et fonctionnel est donc un enjeu majeur aussi bien pour l'écologie, la climatologie et la biogéochimie. Cependant, bien qu'œuvrant pour des questions similaires et cherchant à définir comment l'écosystème réagit aux changements environnementaux et agit sur les transferts trophiques et de carbone, les différentes approches scientifiques travaillent avec différentes manières d'appréhender le plancton et donc nécessairement sur différents niveaux de complexité.

b. Les différentes façons d'appréhender le plancton

i. Approche taxonomique

L'approche taxonomique « classique » vise à déterminer au mieux l'identité de chaque organisme observé dans un échantillon. En soit, l'investissement et l'apprentissage initial pour obtenir un niveau de connaissance suffisant pour opérer sont longs et minutieux et peuvent s'étaler sur plusieurs années. En effet, les descriptions sur ouvrages de taxonomie (parfois plus que poussiéreux) sont souvent incomplètes, parfois inexacts et demandent bien plus que ce qui est disponible via une simple lecture pour reconnaître des espèces parfois subtilement différentes. En conséquence c'est un travail qui ne peut être confié à des étudiants ou à du personnel embauché sur contrat. Recruter un expert en taxonomie est par ailleurs très difficile... vu que cette activité ne peut s'apprendre sur des contrats de courte durée. Seule une poignée d'acharnés peuvent en pratique, soit se former en autodidacte « sur le tas » (c'est mon cas) ou lors d'une thèse (qui laisse le temps d'apprendre suffisamment pour devenir efficace). Cette situation fait que seuls les chercheurs (ou tout du moins ceux qui ont un diplôme leur permettant de le devenir) ont les connaissances nécessaires... et il est donc difficile de recruter un technicien taxonomiste déjà formé. Qui plus est, quand elle est acquise, cette connaissance est souvent limitée à un groupe d'organismes ciblé et il existe de graves carences pour certains types d'organismes sous étudiés (Boero 2010; Bungartz et al. 2012; Costello et al. 2013).

En pratique c'est aussi un travail laborieux, qui prend du temps et doit être fait dans la durée : il est difficile de compter l'intégralité d'un échantillon si l'on doit répondre à des sollicitations régulières. Pire, les études de descriptions taxonomiques ne sont pas citées dans les études ou elles devraient pourtant l'être (Steiner et al. 2015; Wägele et al. 2011). Dans le monde scientifique dominé par la mouvance du « publie ou péris », ce travail de taxonomiste a donc du mal à survivre et voir même à être suffisamment « rentable » pour motiver de nouvelles vocations (Benítez 2014; Bungartz et al. 2012; Buyck 1999; Kim and Byrne 2006; Pearson et al. 2011).

Pourtant c'est un travail important et nécessaire ! Et qui plus est, est un des seuls à pouvoir observer les changements subtils de populations (Beaugrand et al. 2002; D'alelio et

al. 2015), d'introduction de nouvelles espèces (Galil 2000), ou de disparitions d'espèces « rares » (Gravili et al. 2015). Dans le monde en changement que nous connaissons, la diminution constante d'experts taxonomistes est plus que dommage, c'est une perte, une amputation, une forme d'aveuglement sélectif dictée par le seul profit en terme de publications.

ii. Approche écophysiologique

L'approche écophysiologique est en quelque sorte le pendant « version laboratoire » du taxonomiste. Là où le taxonomiste permet de déterminer l'identité des acteurs de l'écosystème, l'écophysiologiste va permettre de comprendre et quantifier leur action et leur réponse par rapport à l'environnement biotique et abiotique. L'approche est, à partir d'un organisme cible, de comprendre comment l'environnement contraint son métabolisme et son comportement. Ces données sont cruciales car ce sont la base de l'intégration des différents organismes dans des modèles mécanistes (e.g. Le Quéré et al. 2005).

De la même manière que la taxonomie, il s'agit d'un travail fastidieux, réalisé à partir d'expériences dédiées pour répondre à un nombre de questions limitées, et répétées un grand nombre de fois. Toujours dans la dynamique du « publie ou péris », c'est un travail qui ne devient « rentable » que lorsque l'organisme cible est soit d'un enjeu économique important et peut mener à commercialisation, soit à la fois très abondant et jouant un rôle crucial dans les flux de matière dans l'écosystème.

De plus, il est actuellement hors de possibilité de comprendre l'écophysiologie (et donc l'action sur l'écosystème) de toutes les espèces actuellement connues. Une des grandes approches est donc de chercher à généraliser ce qui est connu à de grands ensembles d'organismes partageant différentes caractéristiques pour comprendre l'action et l'influence des différents organismes planctoniques. Les approches suivantes visent donc à la fois à regrouper les différents organismes selon différents critères pour pouvoir mieux estimer leur influence et leur relation avec l'environnement, mais sont aussi guidées par les différents besoins de complexités des grands modèles d'écosystèmes à visée biogéochimique. Naturellement, suivant les besoins exprimés, la méthodologie peut être fondamentalement différente.

iii. Approche biogéochimique

Traditionnellement, le zooplancton et le plancton en général sont représentés par un faible nombre de variables dans les modèles biogéochimiques (e.g. Franks 2002; Riley 1946). Cet état de fait est dicté par la manière de fonctionner de ces modèles : ils ont tous en commun de ne pouvoir fonctionner qu'en masse. Le zooplancton et le phytoplancton sont donc réduits à leur plus faible dénominateur commun : leur biomasse. Or les comptages taxonomiques classiques peuvent parfois se révéler inadéquats pour de tels besoins : ils nécessitent, pour chaque espèce (et parfois chaque stade) d'obtenir des relations de poids pour être traduit en masse. Pour être plus précis, ils nécessitent même d'obtenir la taille de chaque individu, ce qui, bien qu'étant faisable, rajoute à l'aspect fastidieux et long du travail de taxonomiste. Pour les besoins de la biogéochimie on a donc assisté, en parallèle au travail des taxonomistes, à une multiplication des mesures de biomasse zooplanctonique totale, dans des proportions qui dépassent, de loin, les quantités de données obtenues par des aspects taxonomiques (Figure 43). Ces différentes méthodes étant parfois destructives (eg. mesures de poids humide, sec et/ou poids élémentaire), l'information sur l'identité du plancton présent n'est donc disponible que si un sous-échantillon a été obtenu et conservé.

Par ailleurs, ces méthodes étant très réductrices par rapport à des organismes qui représentent un écosystème à part entière, incluant plusieurs magnitudes de taille, plusieurs niveaux trophiques et des façons de vivre (et d'agir) très différentes, il existe une prise de

conscience progressive qu'il est nécessaire de mieux prendre en compte de la diversité du zooplancton.

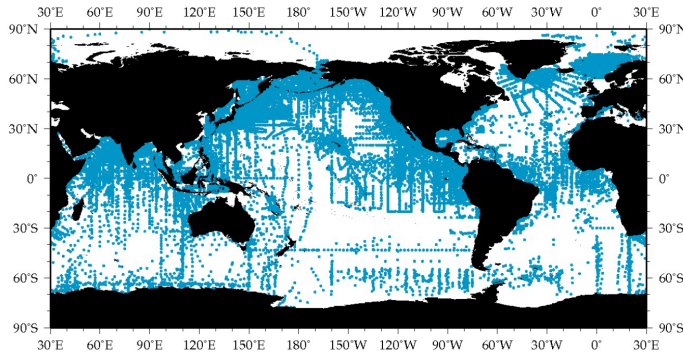


Figure 43 : Distribution globale de la biomasse zooplanctonique. Cette carte regroupe les mesures via des méthodes de volume de sédimentation, volume de déplacement, de masse humide et de masse sèche. Reproduit d'après Moriarty and O'brien (2013)

iv. Approche par chaîne trophique

Le principe de « pyramide des nombres » a été introduit pour la première fois par Elton (1927) pour décrire le fait communément observé qu'il existe une relation inverse entre l'abondance des organismes et leur taille (Figure 44). Il a postulé que cette observation viendrait que d'une part les prédateurs généralement se nourrissent d'une certaine gamme de taille de proies, les plus petites ne pouvant être capturées efficacement, et les plus grosses ne pouvant être avalées. Il a de plus postulé que cette tendance, combinée au fait que les taux de croissance étant plus forts à la base de la chaîne alimentaire, organise naturellement les communautés en différents niveaux d'organismes de plus en plus gros, mais plus en plus rares. Ces observations sont la base de la thématique de l'écologie trophique qui a émergé. Le principe de cette pyramide des nombres a rapidement été ré-exprimée en terme de pyramide des biomasses (Bodenheimer 1938), pyramide de production et pyramide trophique (Hutchinson unpublished in Lindemann 1942), ainsi que la théorie de flux d'énergie au travers les différents niveaux de cette chaîne trophique (Lindeman 1942). Cette vision a rapidement été adoptée et les pyramides écologiques remaniées pour représenter les niveaux trophiques plutôt que les classes de taille d'organismes. Cette représentation en pyramide trophique de l'écosystème est actuellement de loin l'une des représentations les plus communes en écologie. De ce type de représentation émerge également des caractéristiques communes, tels que l'existence d'une relation générale allométrique entre la densité de prédateurs par rapport à leurs proies (Hatton et al. 2015), dont les fondements sont certainement liés aux lois écophysologiques d'utilisation de l'énergie des individus.

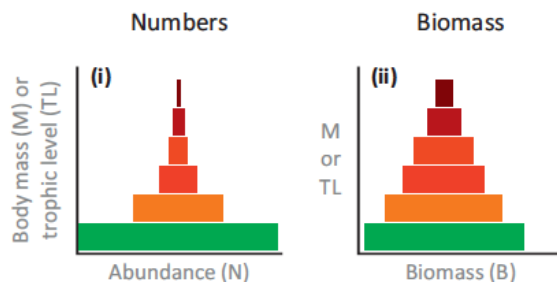


Figure 44 : Représentation idéalisée d'une pyramide écologique (ou trophique) des nombres et des biomasses. Reproduit d'après Trebilco et al. (2013).

Naturellement, cette tendance a aussi mené à de nombreuses études visant à classifier des organismes suivant leur niveau trophique, pour ensuite les réorganiser en tant que

chaîne trophique. Cette tendance s'est tout d'abord concentrée sur les méthodes traditionnelles (études de contenus stomacaux, expériences de nutrition), mais s'est aussi heurtée aux mêmes problématiques (insuffisance de connaissances taxonomiques, amplifiées par l'état de digestion, complexité de réalisation d'expériences, incluant parfois des traceurs isotopiques). D'autres méthodes ont vu le jour à partir de mesure de traceurs naturels, tels que les lipides (Iverson 2009), ou encore l'utilisation des isotopes stables, et notamment des isotopes de l'azote (Michener et al. 2007). L'idée sous-jacente de ces méthodes est que l'on « est ce que l'on mange », ou énoncé différemment, que l'on retrouve la signature de la nourriture ingérée dans la signature du prédateur considéré. Dans le cas de l'isotope ^{15}N , celui-ci est moins facilement mobilisé dans les différentes réactions enzymatiques métaboliques (on parle alors de fractionnement), ce qui fait que l'on assiste à une augmentation de son accumulation dans la chaîne trophique, avec des valeurs plus ou moins en équilibre avec l'atmosphère chez les fixateurs d'azote et de valeurs de plus en plus importantes en allant vers des prédateurs terminaux (Figure 45). Néanmoins, les organismes mangeant tous plus ou moins une grande variété de proie, il reste compliqué d'attribuer clairement un niveau trophique clair aux différents organismes. On observe ainsi différents gradients de signatures isotopiques retraçant un gradient de niveau trophique et que l'on peut parfois associer à la taille des organismes (Figure 46 ; Jennings et al. 2001).

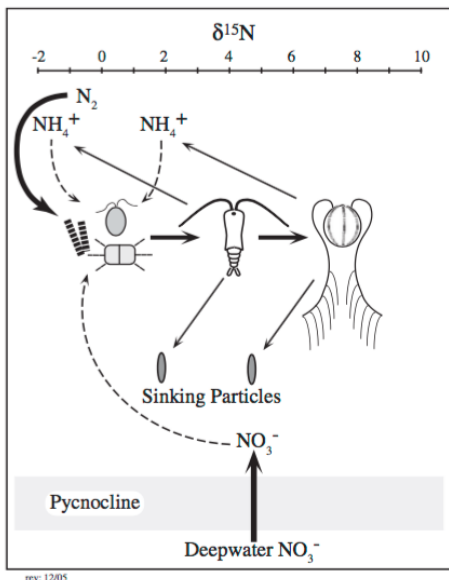


Figure 45 : Représentation des interactions trophiques du plancton et de leur effet sur leur signature isotopique azotée depuis les sources d'azote. Reproduit d'après Montoya (2007)

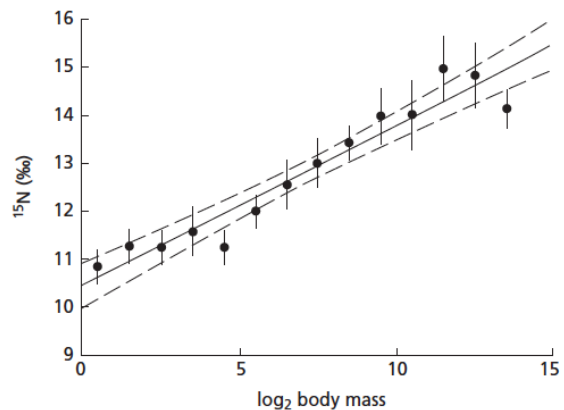


Figure 46 : Relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et taille de poissons provenant de la mer du Nord. Reproduit d'après Jennings et al. (2001).

v. Approche par spectres de taille

Ce n'est qu'à partir des années 60 que les écologistes sont revenus au principe de considérer la taille des organismes comme principe central dans les études portant sur la structure et la fonction des réseaux trophiques, et plus particulièrement pour les écosystèmes aquatiques (Parsons 1969; Platt 1985; Sheldon et al. 1972). Ces dernières études ont formalisé le principe de spectre de taille, qui n'est, dans les faits, pas très éloigné du principe de pyramide des nombres d'Elton, en effet au lieu de considérer les

tailles (ou biomasses) en fonction de leur abondance, ici, c'est l'inverse qui est effectué et les abondances sont considérées en fonction de la taille ou de la biomasse (Figure 47). Dans tous les cas les organismes sont répartis en fonction de leur taille suivant une échelle d'octave (ie. En classes de taille ou biomasse augmentant monotoniquement sur une échelle logarithmique).

Ce spectre d'abondance est aussi très souvent représenté en spectre de biomasse. Dans ce cas, il apparaît généralement un spectre plat (pente d'environ zéro) avec différents pics de biomasse correspondant aux groupes particulièrement présents dans l'écosystème (see Sprules and Barth 2015). Ce type de représentation a certains avantages. En additionnant les différentes biomasses obtenues, il est possible de recomposer la biomasse totale du système considéré. Par contre, comme la dimension des intervalles de biomasse augmente exponentiellement avec la taille, les organismes de petite taille sont artificiellement fragmentés dans une multitude de classes, tandis que les larges individus sont agglomérés dans de très larges classes. Ce dernier désavantage n'en est pas un pour la représentation des biomasses tant que le spectre de taille est observé avec une abscisse logarithmique. Par contre, cette représentation a tendance à masquer la domination importante du nombre d'organismes de petite taille par rapport aux rares (mais imposants) organismes de grande taille.

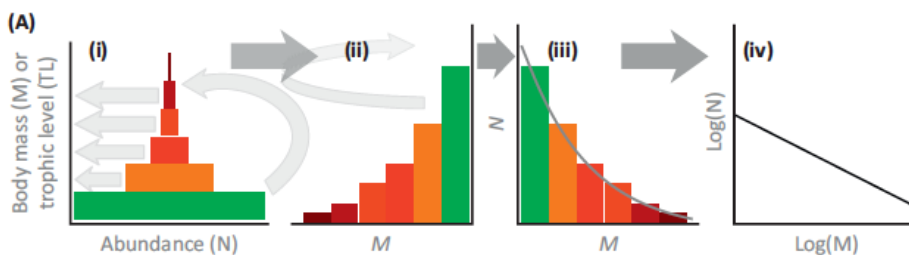


Figure 47 : Comparaison entre principe de pyramide écologique (ou trophique) des nombres et des biomasses et principe du spectre de taille. Reproduit d'après Trebilco et al. (2013).

Une autre méthode de représentation est celle des « spectres de biomasse normalisés » ('normalized biomass size spectra' ; NB-SS) proposés par Platt and Denman (1977) pour laquelle la concentration de biomasse est divisée par la largeur de l'intervalle de biomasse considéré. Cette représentation offre plusieurs avantages. D'une part elle permet de se rapprocher de la conception originelle de pyramide des nombres et donc de corriger la distorsion du nombre des organismes de petite taille. D'autre part, elle permet de normaliser le spectre de biomasse permettant de comparer des spectres avec des classes de taille ou biomasse différents ou même ayant des intervalles non réguliers. Enfin, l'émergence d'une fonction continue dans ce type de représentation facilite le développement de théories métaboliques sous-jacentes (Borgmann 1987; Kerr 1974; Law et al. 2009; Platt and Denman 1977; Rossberg 2012; Sheldon et al. 1977; Silvert and Platt 1978; Thiebaut and Dickie 1992; Zhou and Huntley 1997). L'analyse des spectres NB-SS planctoniques est généralement basée sur l'estimation des paramètres d'un ajustement linéaire au spectre NB-SS, soit la pente et l'ordonnée à l'origine de la droite d'ajustement. La pente reflète la tendance générale du flux de biomasse de classe en classe (Gaedke 1993), ainsi que la complexité du réseau trophique au sein de la communauté (Zhou 2006), tandis que l'ordonnée à l'origine est un estimateur de la biomasse totale contenue dans la communauté étudiée.

D'autres méthodes alternatives ont été proposées comme l'ajustement d'une fonction quadratique (Sprules and Goyke 1994), ou d'une fonction de densité de kernel (Vidondo et al. 1997), au spectre de taille, ou bien le calcul d'un indice de diversité des tailles (Brucet

et al. 2006; García-Comas et al. 2016; Ye et al. 2013). Toutefois, leur interprétation écologique ne fait pas consensus (García-Comas et al. 2014).

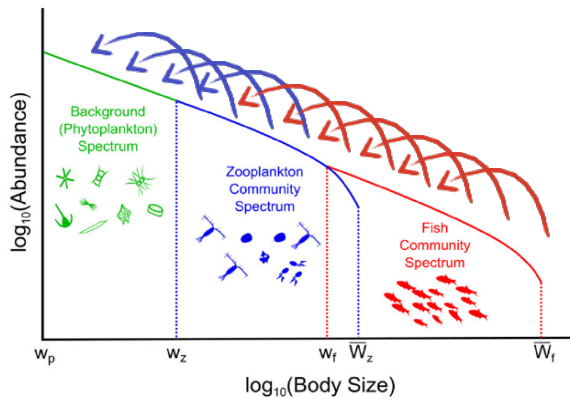


Figure 48 : Principe sous-jacent de rapport prédateur-proie constant utilisé dans les différentes études de spectres de biomasse et d'abondance. Les flèches représentent la taille des proies d'une taille de prédateur donné. Modifié d'après Heneghan et al. (2016)

Le point commun essentiel à toutes ces méthodes est qu'elles sont strictement a-taxonomiques, puisqu'elles sont au contraire basées sur les mesures individuelles de tailles et assument un rapport de taille entre prédateur et proie constant (Figure 48).

Cependant, malgré la robustesse inhérente apporté par les modèles théoriques dans la construction et la mesure de la pente des NB-SS (Zhou 2006; Zhou and Huntley 1997), de nombreuses études ont permis d'observer des écarts des spectres par rapport à la linéarité (eg. (e.g. Havlicek and Carpenter 2001; Sourisseau and Carlotti 2006; Zhou 2006), avec la présence de différentes bosses et/ou inflexions qui rendent parfois l'ajustement d'une fonction linéaire compliquée. Ces déviations peuvent avoir pour origine la propagation d'un pic de biomasse le long du spectre, la présence de cohortes d'organismes (Rodriguez et al. 1987; Sourisseau and Carlotti 2006), ou bien la perturbation des relations proie-prédateur (Rodriguez et al. 1987; Stouffer et al. 2011). Toutefois, l'interprétation et la compréhension de ces différents écarts à la linéarité est compliquée par l'aspect a-taxonomique des études en spectres de taille, alors que très peu d'études associent taxonomie et spectre de taille (Basedow et al. 2010; Ohman et al. 2012; Zhou et al. 2009) et encore moins tentent de coupler les deux (Gilabert 2001a; Gilabert 2001b).

vi. Approche par imagerie quantitative

Grâce aux différents progrès informatiques et technologiques d'acquisition d'images, différentes méthodes ont vu le jour pour permettre d'analyser des échantillons de plancton de différentes tailles à travers des méthodes d'imagerie quantitatives.

Le but n'étant pas ici d'en faire un inventaire exhaustif, mais de citer celles qui sont actuellement utilisées dans le laboratoire et qui seront utilisées dans mon projet de recherche : la cytométrie en flux, le Flowcam (Sieracki et al. 1998), le Zooscan (Gorsky et al. 2010) et l'underwater Video Profiler (Picheral et al. 2010).

Ces différentes méthodes cherchent à répondre à plusieurs problématiques. Analyser plus rapidement un échantillon via des méthodes standardisées et permettant une inter-comparaison des résultats sans risquer de larges différences dues à l'effet compteur. Analyser massivement la taille des organismes, chose difficilement faisable pour des organismes de petites tailles. Proposer une alternative numérique au stockage d'échantillons via différents procédés qui peuvent soit se dégrader avec le temps, se perdre ou faute d'entretien devenir inanalysable, ou soit, encore subir différents aléas tels que les

pannes de congélateurs, réfrigérateurs, bris de flacons, tempêtes ou autres causes imprévues causant la perte définitive d'une archive physique.

Alors que ces différentes technologies ont vu le jour, différentes approches de reconnaissance plus ou moins automatisées ont également vu le jour pour, au sein des différents objets analysés, tenter d'en reconnaître un certain niveau taxonomique. Cet essor a sembler pour beaucoup comme une alternative au travail de taxonomiste qui fait face à une double crise due à la fois à la politique du « publish or perish » face à un travail chronophage et au manque de transmission de connaissances taxonomiques et de recrutement de taxonomistes formés. En réalité, il n'en est rien, car seul, un niveau de classification « grossier » peut être atteint. Ces méthodes doivent donc être vues comme complémentaires et non antagonistes.

Les différentes méthodes d'imagerie quantitatives partagent donc certaines caractéristiques communes : un niveau de reconnaissance taxonomique n'allant souvent pas au niveau spécifique, mais une analyse de taille systématisée et une archive numérique qui peut être ré-analysée à loisir suivant les évolutions de la technologie. Un bon exemple d'évolution est l'arrivée récente du logiciel d'annotation taxonomique Ecotaxa (<http://ecotaxa.obs-vlfr.fr/> <http://ecotaxa.sb-roscoff.fr/>), permettant à la fois classification automatique rapide et répétée, visualisation et validations facilitées, homogénéisation des validations taxonomiques, sauvegarde, partage et travail collaboratif et enfin constitution de catalogues d'images permettant de partager, transmettre et former.

En revanche, ce type d'analyse souffre de certains manques : d'une part, comme précédemment évoqué, les données manquent d'une certaine « profondeur » taxonomique. D'autre part, l'exploitation de données issues d'imagerie, de par la complexité de données, demande des capacités à gérer et analyser de grands ensembles de données qui peuvent rebuter les personnes n'ayant pas la formation appropriée en codage et analyse numérique. Enfin, chercher à analyser ce type de données sans les connaissances requises sur la taxonomie, la biologie et l'écologie des espèces concernée peut mener à n'effleurer que partiellement le potentiel de ces données.

vii. Approche par groupes et traits fonctionnels

En opposition aux modèles biogéochimiques simples et au principe des spectres de tailles qui considèrent chaque type organisme comme identiques dans leur action et réaction à l'environnement. Alors les modèles biogéochimiques considèrent chaque compartiment comme homogènes, le Z (zooplancton) se nourrissant du P (phytoplancton), alors que les spectres de tailles considèrent que les organismes d'une taille donnée ont toutes les mêmes caractéristiques en terme de taille de proie, croissance et métabolisme. En réalité il n'en est rien.

D'une part il existe de nombreux types de phytoplancton et de zooplanctons qui se distinguent par de nombreuses capacités différentes, affinité pour les nutriments, préférences alimentaires, métabolisme et effet sur les flux. Cet état de fait est de plus en plus implémenté dans des modèles de plus en plus complexes, intégrant de plus en plus de groupes fonctionnels (e.g. Le Quéré et al. 2005), mais essentiellement pour des groupes présentant une influence sensible sur les flux biogéochimiques. D'autres types de modèles au contraire implémentent de grandes combinaisons de paramètres et de caractéristiques (« traits ») de plancton, laissant le système numérique éliminer les combinaisons non viables (e.g. Follows et al. 2007). Ces deux principes ont mené à l'émergence d'études focalisées sur l'étude des différents traits du plancton, sur l'identification de traits importants par rapport à l'écosystème et aux flux de matières (Figure 49), et leur variation avec l'environnement (Barnett et al. 2007; Hébert et al. 2016; Litchman et al. 2015;

Pomerleau et al. 2015; Violle et al. 2007). Néanmoins les moyens d'étude de ces différents traits et de leur répartition reposent essentiellement sur des travaux de taxonomie et/ou d'écophysiologie qui sont naturellement des points d'étranglement et peuvent mener à certains raccourcis. Ainsi les études de traits se focalisant sur la taille se contentent souvent de la taille moyenne connue d'un taxon (e.g. Benedetti et al. 2016), alors que celle-ci peut être à la fois hautement variable et est un trait considéré comme crucial dans toutes les études sur les traits (Brun et al. 2016; Hébert et al. 2016).

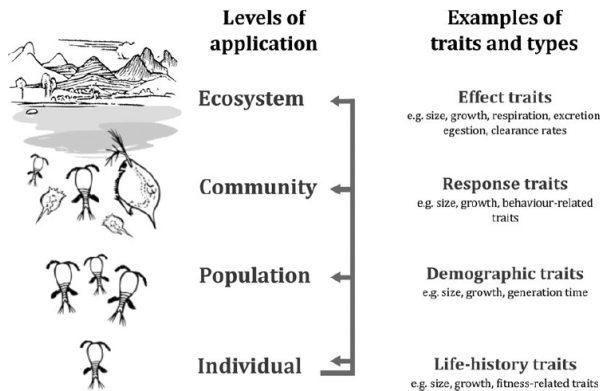


Figure 49 : Représentation de différents traits du plancton et de leur importance par rapports à différents niveaux d'application écosystémiques. Reproduit d'après Hébert et al. (2016)

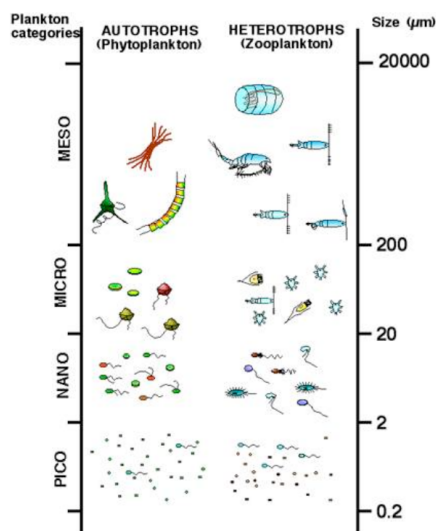


Figure 50 : représentation schématique de la taille de différents organismes planctoniques en fonction de leur taille et de leur niveau trophique. Il apparaît que le même niveau trophique peut être observé dans une grande gamme de tailles diverses. Reproduit d'après Alcaraz and Calbet (2003).

50). Cet état de fait ne serait point gênant pour le principe des spectres de tailles si cela n'impliquait pas que les autotrophes de grande taille puissent potentiellement se nourrir d'hétérotrophes de petite taille. Par ailleurs, assumer un rapport prédateur-proie unique semble aussi relativement simpliste sachant que ce trait peut varier de plusieurs ordres de magnitudes en fonction de l'organisme considéré (Lombard et al. 2011b, Figure 51) et même inclure différents types de préférence pour une même taille de proie (Lombard et al. 2011b). Il existe donc différents essais pour tenter de s'affranchir de l'aspect a-taxonomique de l'approche en spectre de tailles et inclure plus de détails fonctionnels dans cette approche (e.g. Heneghan et al. 2016).

Le point limitant étant que les données permettant d'étudier à la fois les différents traits du plancton et d'étudier en détail le trait de la taille du plancton sont rares et couvrant de faibles amplitudes temporelles ou spatiales (Le Quéré et al. 2009).

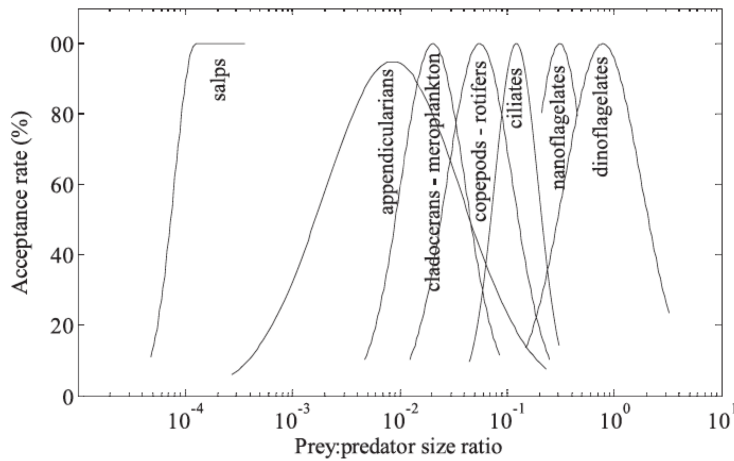


Figure 51 : rapport entre taille de prédateur et taille de leurs proies pour différents groupes d'organismes. Reproduit d'après Lombard et al. (2011).

viii. Approche(s) End-to-End

L'approche « End-to-End » (de bout en bout) est un principe initialement né de modélisation d'écosystèmes marins depuis les producteurs primaires, représentant un bout de la chaîne alimentaire, jusqu'aux prédateurs terminaux, les grands poissons pélagiques. Les principes de ces différents modèles peuvent être relativement variés et différents sur à la fois ce qui est considéré comme un bout, et sur la manière de représenter les maillons intermédiaires (Carlotti and Poggiale 2010; Fulton 2010; Mitra et al. 2014; Mitra and Davis 2010; Rose et al. 2010; Travers et al. 2007), y compris les approches en spectres de taille.

En revanche, et comme de nombreux autres modèles, le nombre de données disponibles pour calibrer et évaluer ces différents modèles est relativement rare. En effet, seules de très rares études ont réussi à caractériser l'écosystème de manière totalement holistique, sans souffrir d'un effet kaléidoscopique dû à une multitude de moyens d'échantillonnages ayant chacun ses propres biais et avantages. Suivant les méthodes d'échantillonnages, de nombreux points qui peuvent empêcher une vraie approche holistique : différences de profondeur, différences spatiales (même de quelques centaines de mètres), différences temporelles (même de quelques heures), différences d'efficacité de collecte pour des organismes trop petits ou bien trop grands...

A titre d'exemple, il existe quelques études ayant utilisé des échantillons provenant à la fois de bouteilles Niskin et de filets (Andersen et al. 2001; Calbet et al. 2001; Fernández De Puellas et al. 2014; Nowaczyk et al. 2011; Romagnan et al. 2015; Zervoudaki et al. 2007); cependant très peu d'études ont combiné ces différents résultats (e.g. Frangoulis et al. 2016; Rodriguez et al. 1987) à cause des trop nombreuses différences entre les différents échantillonnages. De manière plus importante, la plupart de ces études se sont concentrées sur l'étude des pentes spectrales (Gilabert 2001a; Gilabert 2001b; Quinones et al. 2003; San Martin et al. 2006), laissant peu ou pas de place à une étude plus détaillée de la structure planctonique. Une des rares études ayant considéré à la fois la structure taxonomique et de taille du micro- meso- et macro-zooplankton a par ailleurs renommé ce type d'assemblage « méta-zooplankton » (Frangoulis et al. 2016).

ix. Approche par analyse génétique

Suite aux progrès constants de l'analyse génétique, il devient maintenant possible d'obtenir de manière de plus en plus rapide et fiable des analyses génétiques sur un échantillon entier et de cibler différentes informations (Bucklin et al. 2016; Delong 2009; Delong and Karl 2005; Doney et al. 2004). Ainsi on distingue approches par méta-barcoding, méta-génomique et méta-transcriptomiques, toutes ayant en commun de cibler un assemblage complet d'organismes (méta-). Les approches par méta-barcoding ciblent des régions génétiques hypervariables pour les amplifier massivement et ensuite identifier les espèces (ou OTU) auxquelles les séquences identifiées appartient par rapport à des banques de références de gènes. Les approches par méta-génomiques vont cibler l'intégralité de l'ADN contenu dans l'échantillon, et ainsi proposer des assemblages de gènes et génomes présents. Comme l'amplification est moins ciblée, cette dernière méthode a tendance à beaucoup plus se concentrer sur les espèces abondantes. Enfin la méta-transcriptomique, elle, cible l'ARN et donc seulement les gènes actifs.

Ces différentes approches sont absolument redoutables dans l'étude de la diversité taxonomique et génétique d'un échantillon (e.g. Brum et al. 2015; Guidi et al. 2016; Lima-Mendez et al. 2015; Sunagawa et al. 2015; Vargas and Gonzalez 2004; Villar et al. 2015), mais néanmoins souffrent de quelques imperfections. D'une part une très grande quantité de séquences obtenues ne correspondent à aucune séquence connues et décrites dans les banques de gènes (Bucklin et al. 2016; Vargas and Gonzalez 2004; Villar et al. 2015). Cette constatation est d'autant plus vraie concernant les génomes et transcriptomes : les points de références sont trop peu nombreux. D'autre part, ces analyses reposent sur des protocoles qui ne peuvent être interprétés qu'en relatif. Ainsi, suivant les organismes, on va ainsi retrouver une ou plusieurs cellules contenant chacune une ou plusieurs copies de chaque gène, qui vont être amplifiées de manière plus ou moins sélective... Ce qui fait que le nombre de lecture d'une séquence donnée n'apporte qu'une vague indication de l'abondance de l'espèce considérée.

Il existe donc des besoins d'associer ces méthodes à des méthodes apportant un vrai support quantitatif pour enfin obtenir une vision réconciliant, aspects taxonomiques (et génétiques) et aspects quantitatifs.

8. Buts recherchés

Il apparaît évident, à partir de l'état de l'art qui est exposé dans la partie précédente, que les différentes manières d'étudier le plancton, sans être réellement antinomiques, considèrent les systèmes planctoniques de manières relativement différentes. Cet état de fait que notre perception du plancton souffre d'une vision kaléidoscopique et fragmentaire, ou seules certaines de ses propriétés sont étudiées simultanément.

Le but de mon projet de recherche est, à partir des forces et des faiblesses de ces différentes approches, de proposer de nouvelles voies pour les lier et obtenir une vision unifiée du système planctonique.

Les différentes études et méthodes que je propose, permettant potentiellement de considérer le système planctonique comme une seule entité « End-to-End » méta-planctonique avec plusieurs niveaux de granularité (taxonomique, génétique, fonctionnelle, trophique, biogéochimique), permettront de répondre à plusieurs grandes questions écologiques qui sont:

- Comprendre la réponse des communautés planctoniques et de leurs différentes propriétés (composition taxonomique, structure de taille, structure trophique, traits fonctionnels) par rapport à l'environnement que ce soit à une échelle locale ou globale

- Mettre en évidence des relations générales entre l'environnement et la structure et le fonctionnement de l'écosystème planctonique

- Mettre en évidence les changements de structure de l'écosystème planctonique à différentes échelles de temps (saisonniers, décennaux, tendances à long terme)

- Mieux comprendre les interactions trophiques et les différents chemins trophiques dans l'écosystème planctonique

- Quantifier l'action du plancton sur les flux de matière (trophique, biogéochimique) et évaluer leurs changements dans l'espace et le temps.

9. Projet de recherche :

Mon projet de recherche s'articule tout naturellement vers l'analyse des grands ensembles de données et d'échantillons qui sont, soit disponibles, soit encore à analyser, soit en cours d'échantillonnage que j'ai évoqué à la section II.5. Le but ici n'étant pas de re-décrire ces données, ni les analyses habituelles (comparaisons avec l'environnement, biogéographie, extractions de tendances), mais au contraire de présenter les nouvelles voies méthodologiques qui vont être explorées pour faire fructifier ces ensembles de données.

Parmi les données que je compte utiliser je citerais, entre autres, les données issues des campagnes Tara (Tara-Océan, Tara-Méditerranée, Tara-Pacifique) mais également les données issues de l'observation du point B de Villefranche-sur-Mer. Ces différentes données partagent certains dénominateurs communs : un échantillonnage, qui sans parler de end-to-end (car ni les poissons ni les grands prédateurs pélagiques ne sont couverts), cherchant à couvrir un grand ensemble de taille d'organismes via l'utilisation de différentes technologies distinctes (cytométrie en flux, flowcam, zooscan, UVP); une analyse des tailles simultanée à une analyse taxinomique partielle (l'imagerie permet seulement dans quelques cas d'arriver à l'espèce); une analyse conjointe avec un échantillonnage génomique.

Mon point de vue est donc, en plus d'explorer les voies classiques d'analyse de ces différentes données (biorégionalisation, analyse des fluctuations d'abondance, cycles saisonniers et tendances à moyen et long terme, etc), de proposer des nouvelles voies d'exploitation permettant à la fois de considérer les aspects de taille, de niveau trophique et de diversité biologique de ces données pour aboutir à une vue plus intégrée et plus fonctionnelle de l'écosystème planctonique.

a. Analyser simultanément la taxonomie et la taille : ouvrir le potentiel de richesse des données

Une des difficultés actuelles de l'analyse de ces données est que, soit l'ensemble des données est compacté en abondance des différents types d'organismes, pour aboutir à un assemblage planctonique structuré par la taxonomie, mais où l'information de taille devient dégradée à sa plus simple expression (tailles moyennes); soit l'information taxinomique est volontairement dégradée pour classer les organismes dans différentes classes de taille et produire des spectres NB-SS. Dans un cas comme dans l'autre, l'information de base des données (taille et taxonomie) n'est qu'à moitié exploitée et en utilisant deux analyses distinctes et par nature découplées.

Toutefois, il est possible d'exploiter les deux à la fois. Ainsi en amont de la création de spectres de taille, les données d'imagerie, sont par défaut classifiées par classes de taille pour chaque groupe taxonomique, avant d'être agrégées en grands groupes taxonomiques (ou plus souvent en plancton total) pour calculer les pentes spectrales. Cette information à double granularité taxon-taille est donc disponible. Comme les groupes taxonomiques de base issus de l'imagerie sont déjà une représentation dégradée de la taxonomie, une catégorie regroupe souvent plusieurs espèces parfois de taille différente. Ainsi le couple d'information taxon-taille peut permettre de récupérer plus de finesse dans l'information contenue dans les échantillons.

En prenant le cas des données de Tara Océan comme exemple (n'incluant pas Tara-océan Polar Circle pour des raisons pratiques, c'est à dire 157 stations), 69 catégories taxonomiques ont été identifiées à partir des images (voir section II.5.c.i). Sur une échelle de biovolume définie en octave, les organismes ont été classifiés dans 81 classes de biovolume, c'est à dire qu'il y a 5589 descripteurs écologiques potentiellement utilisables. Pour des besoins de clarté, uniquement les couples classe de taille-taxon, présent à minima dans 10 stations, ont été utilisés : ce nombre décroît à 554. Cette analyse préliminaire traitée avec les moyens d'analyse « classique » (cf section II.5.a.i) montre que d'une part que la quantité d'informations exploitables est bien supérieure à une analyse basée seulement sur l'abondance des taxons (Figure 52), tout en aboutissant à des résultats de biorégionalisation convergents (Figure 53) mais présentant plus de finesse par rapport aux résultats précédents (voir section II.5.c.i).

Cette méthodologie est donc prometteuse et je propose donc de continuer de la développer et de la généraliser pour l'analyse des différents jeux de données disponibles et en cours d'acquisition.

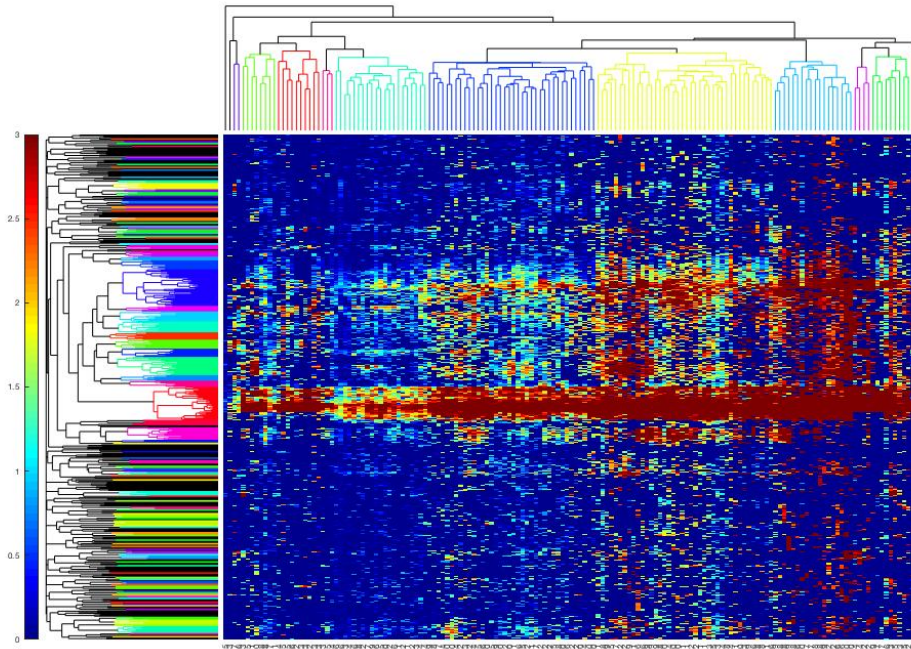


Figure 52 : clustergram entre couples classe de biovolume-taxa (lignes) et stations (colonnes) pour Tara Océan. Le niveau des couleurs représente le biovolume des organismes ($\log \text{mm}^3 \text{m}^{-2} + 1$).

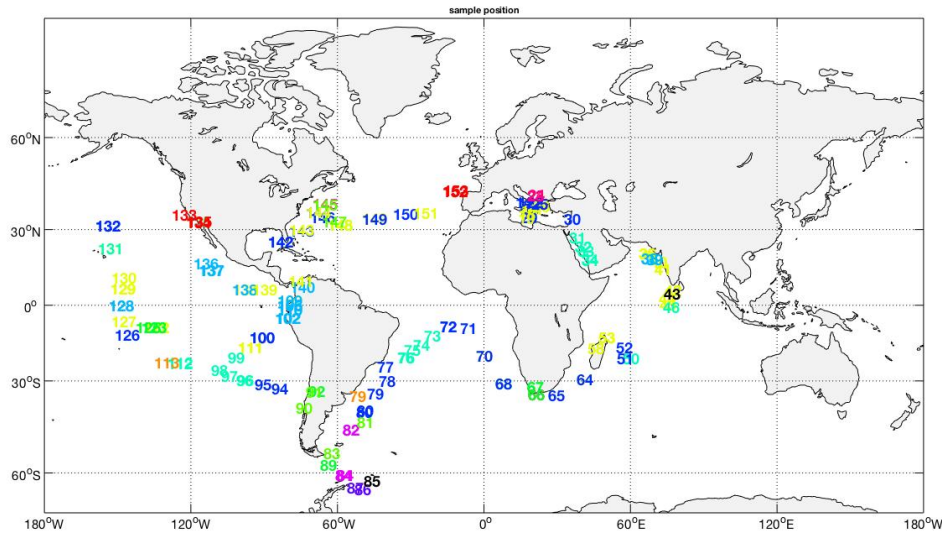


Figure 53 : Représentation graphique de la localisation des stations regroupées par le clustergram.

b. Vers un assemblage méta-planctonique : un premier pas

Différentes études ont cherché à observer l'écosystème avec une approche « End-to-End » et combinant les observations issues de plusieurs types d'échantillonnages et éventuellement analysées via plusieurs méthodes ou appareils (Andersen et al. 2001; Calbet et al. 2001; Fernández De Puelles et al. 2014; Frangoulis et al. 2016; Gilabert 2001b; Nowaczyk et al. 2011; Quinones et al. 2003; Romagnan et al. 2015; San Martin et al. 2006; Zervoudaki et al. 2007). Dans de telles études, se pose une problématique centrale : comment « assembler » ces informations disparates ? En effet, un échantillonnage via différentes méthodes (eg. Filets, bouteilles Niskin) implique différents types d'intégration lors de la collecte ou lors de l'analyse, qui rendent éventuellement les informations récoltées incomparables. Cela est encore plus sensible lorsque ces méthodes peuvent avoir des biais, tels que l'évitement par certains organismes des dispositifs de collecte.

Il est important de se souvenir ici des éléments de théorie sous-jacents à l'analyse des spectres de biomasse. La plupart des analyses se penchent essentiellement sur l'analyse de la pente qui représente essentiellement l'efficacité de transfert de biomasse vers les organismes les plus larges (Gaedke 1993). En revanche l'ordonnée à l'origine (y-intercept) représente la biomasse totale dans le système, mais est relativement peu étudiée... À juste propos, car elle varie suivant les méthodes de collecte et leurs différents biais. Ceci explique qu'il existe relativement peu d'observations englobant plusieurs ordres de magnitudes de taille et que les rares qui existent ont utilisé des méthodes de collecte presque exhaustif (e.g. Frangoulis et al. 2016; Gilabert 2001b). Or en théorie, quand le système étudié est le même, ce paramètre devrait être le même.

En pratique, je propose d'utiliser ce paramètre issu des différents échantillons et méthodes d'analyses, pour corriger les données de leurs biais respectifs. L'exemple suivant (Figure 54) est issu d'un essai sur une station de Tara Ocean Polar Circle (station 168) pour laquelle tous les échantillons ont été analysés (à part la cytométrie en flux qui est en cours d'intégration dans ce système). Cet exemple montre qu'il est effectivement possible de « corriger » et de combiner ces différentes observations disparates, éventuellement provenant de tranches d'eau différentes.

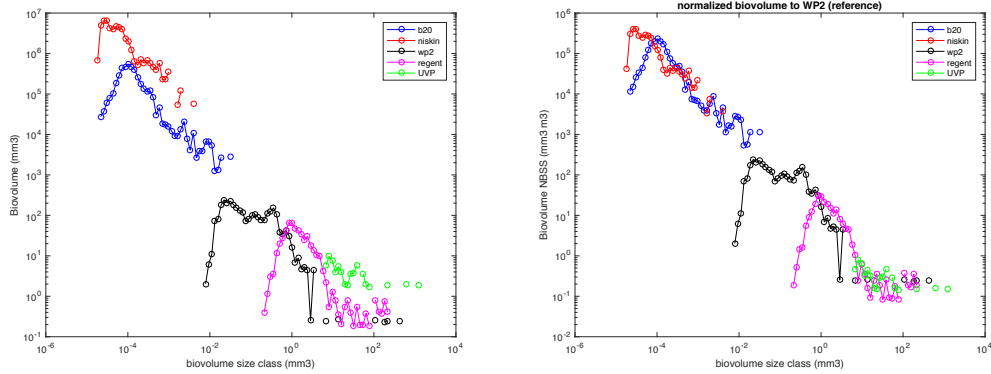


Figure 54 : Gauche : Spectres de biomasse obtenus à la station 168 de Tara Océan Polar Circle à l'aide de plusieurs méthodes (bouteilles Niskin de surface, filet 20µm de surface, tous deux analysés au Flowcam ; Filets WP2-200µm 0-100m et Régent 680µm 0-250m, tous deux analysés au zooscan ; UVP 0-200m). Droite : mêmes données mais normalisées en référence à l'intercept du filet WP2.

Après intégration des données cytométrie en flux, ces données permettront une étude intégrée du spectre de taille de tous les organismes depuis des tailles sub-micrométriques à centimétriques, ce qui permettra une nouvelle ouverture. En plus de cela, comme toutes ces données sont identifiées suivant les groupes taxonomiques, il est possible de les exprimer à nouveau taxonomiquement (Figure 55A). En dé-normalisant le NB-SS (Figure 55B), les biomasses peuvent être cumulées pour obtenir une vision intégrative des communautés planctoniques (Figure 55C & D).

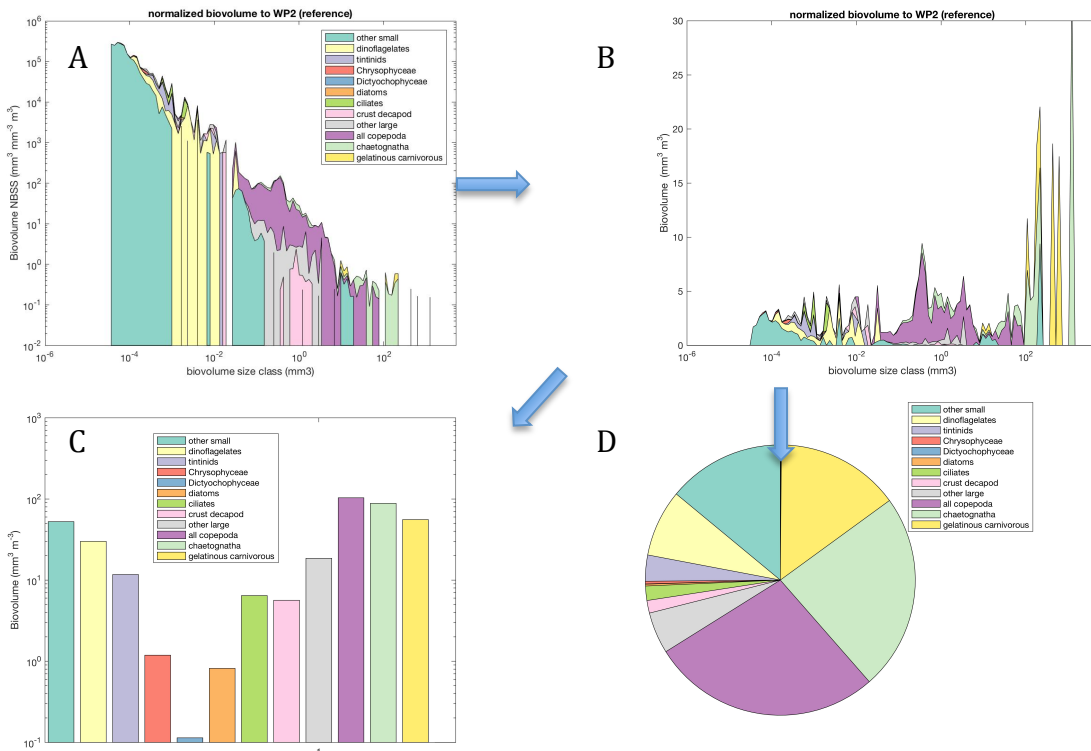


Figure 55 : A) Décomposition taxonomique du spectre de biomasse normalisé. Sous cette représentation les taxons représentés en partie inférieure sont artificiellement sur-représentés. B) Dé-normalisation du spectre en spectre de biomasse. Sous cette représentation la biomasse totale de chaque groupe d'organisme est bien représentée par l'aire projetée et peut être additionnée pour obtenir des estimateurs de biovolume total de la communauté méta-planctonique (C & D). Station 168 de Tara-Océan Polar-Circle.

Cette vision méta-planctonique de l'écosystème n'a, à ma connaissance, été obtenue que dans une poignée d'occasion (Frangoulis et al. 2016; Gilabert 2001b), et en utilisant des protocoles très strictes sur le système étudié telle que la profondeur échantillonnée. De plus, toutes les informations existent à la fois dans les séries du point B et lors des expéditions Tara-Océan ou des échantillons ont également été passés au cytomètre en flux, pour étendre cette méthode jusqu'aux bactéries. La seule difficulté étant de récupérer et ré-analyser les cytogrammes originaux pour calibrer la taille des différentes populations de cellules analysées et les classifier suivant des intervalles de taille en échelle octave. Je propose donc d'analyser suivant cette méthode à la fois la série du point B de Villefranche sur Mer (période 2011-2017) et les données de Tara-Océan pour lesquelles de telles données sont disponibles. Une telle analyse permettrait de s'affranchir de l'effet « kaléidoscope » issu de l'analyse séparée d'échantillonnages distincts mais aussi d'obtenir une vue plus intégrative de l'écosystème.

c. Combiner approches par chaîne trophique et par spectres de taille : un lien vers une écologie plus fonctionnelle ?

Un autre biais des méthodes en spectre de biomasse est d'être profondément ataxonomique et d'impliquer que les organismes considérés dépendent trophiquement des classes les plus petites. Or si cela est vrai dans les écosystèmes simples et peu diversifiés, cela est en revanche profondément faux quand on considère des écosystèmes planctoniques pélagiques ou l'on peut observer une grande diversité de groupes fonctionnels. Les organismes phototrophes peuvent parfois avoir des tailles allant de l'échelle sub-micrométrique à centimétrique (eg. *Trichodesmium*) et qui rentrent en clair chevauchement avec l'amplitude de taille des herbivores (depuis le micromètre jusqu'au centimètre), voir même avec certains carnivores.

Je propose ici de reconsidérer le principe même des spectres de biomasse en intégrant à nouveau une dimension taxonomique et surtout trophique dans leur construction. Comme chaque unité taxonomique a été identifiée, il est également possible de réattribuer un niveau trophique à chaque sous-unité taxonomique. Dans l'exemple ci-dessous (Figure 56) ont été considéré 5 niveaux trophiques pour respectivement les producteurs primaires (niveau trophique 1), les mixotrophes (1.5), les herbivores (2), les omnivores (2.5) et les carnivores (3).

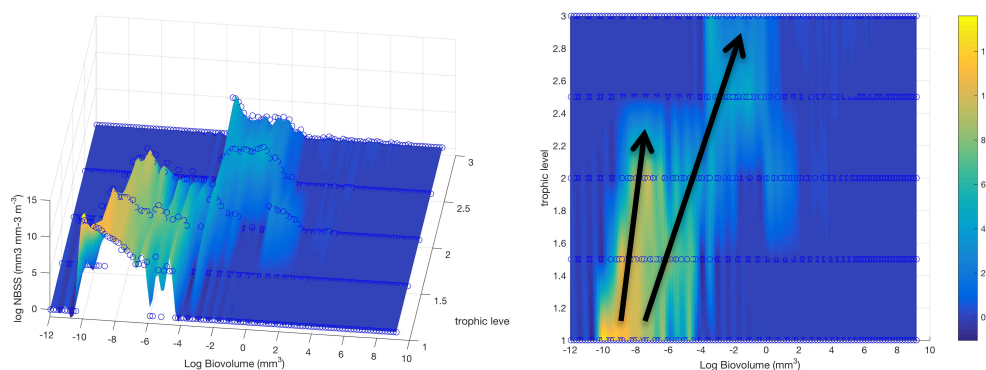


Figure 56 : Représentation NB-SS du métaplancton structuré en taille et en niveau trophique. De cette représentation on peut distinguer l'existence de deux chaînes trophiques distinctes ayant deux rapports de taille de prédateur-proie différents. Station 168 de Tara-Océan Polar-Circle.

Cette nouvelle représentation montre qu'il est possible de, à la fois représenter l'écosystème à la fois structuré par la taille de ces organismes, mais aussi par le niveau trophique les caractérisant. Ce premier essai montre qu'il est possible d'obtenir dans un espace en trois dimensions, l'équivalent d'une pente trophique, représentant à la fois l'efficacité de transfert d'énergie d'un niveau trophique à l'autre, mais également représentatif des différences de taille entre prédateurs et proies. Cette représentation est donc un intermédiaire entre une vision en chaîne trophique, en spectre de biomasse de l'écosystème et en groupes fonctionnels.

Cet exemple, issu d'un écosystème relativement « simple » en terme de structure trophique (très peu d'organismes gélatineux à part des chaetognathes) met déjà en évidence les différences existant entre chaîne trophique unicellulaire et pluricellulaire (rapport de taille prédateur-proie faible ; c.f. Hansen et al. 1996; Lombard et al. 2011b) et métazoaire (rapport de taille prédateur-proie plus fort). Quelques essais sur des spectres partiels (Figure 57) ont également montré que sur d'autres stations comprenant des composantes plus complexes, il est également possible de mettre en évidence une chaîne trophique gélatineuse (très grand écart de taille prédateur proie).

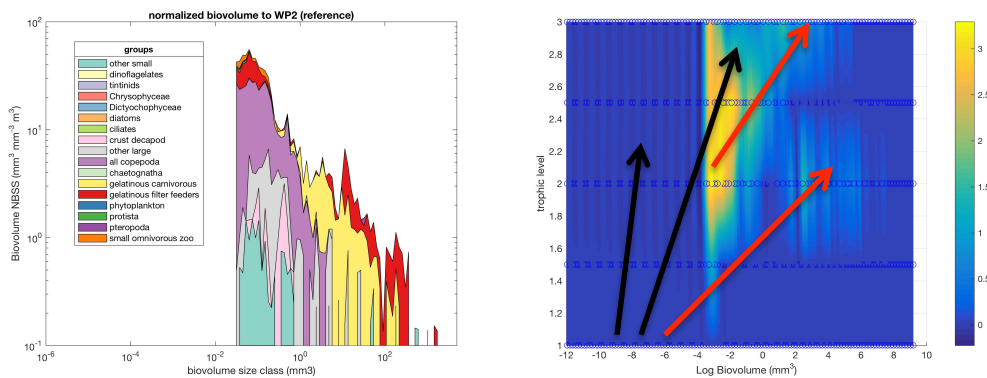


Figure 57 : Représentation partielle (seuls le filet Régent et WP2 sont ici agglomérés) NB-SS du métaplancton structuré en taille et en niveau trophique. De cette représentation on peut distinguer l'existence d'une chaîne trophique supplémentaire (représentée en rouge) constituée des organismes filtreurs gélatineux (salpes) et des carnivores gélatineux (méduses et siphonophores). Station 155 de Tara-Océan Polar-Circle.

Toutefois, pour être pleinement utilisable, cette représentation doit être étayée par un ensemble théorique permettant au mieux d'exploiter les résultats. Cette représentation pourrait donc permettre de mieux formaliser et décrire les flux de matière dans les différents types de chaîne trophiques, mais également d'étudier leurs efficacités respectives, et c'est vers cette direction que j'aimerais diriger mes prochaines recherches.

De plus, après attribution d'attributs trophiques, il est possible d'ajouter les différentes abondances et biomasses pour obtenir une représentation de l'écosystème planctonique plus classique en écologie trophique (Figure 58), et mener à de nouvelles interprétations beaucoup plus écologiques.

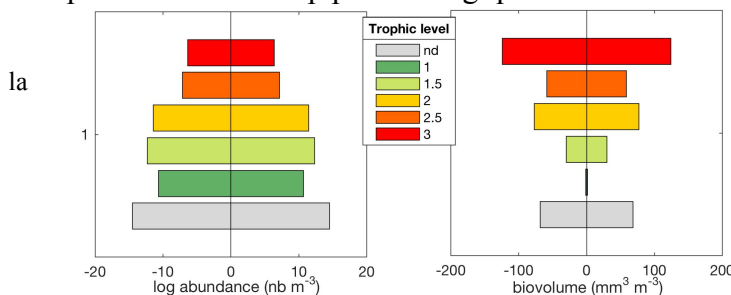


Figure 58 : Pyramide des nombres et de la biomasse observée à Station 168 de Tara-Océan Polar-Circle. A noter que la majorité des organismes non identifiés correspondent à des organismes de petite taille qui n'ont pas pu être identifiés dans les échantillons Flowcam, et que les données de cytométrie sont encore manquantes.

d. Explorer de nouveaux horizons : traits fonctionnels et méta-génomique

Deux voies distinctes me semblent importantes à explorer à partir des jeux de données obtenus : exploiter au mieux les informations morphologiques disponibles pour une approche explorant les traits fonctionnels des organismes ; et d'autre part aller vers une approche apportant plus de finesse taxonomique, via des approches génomiques.

En effet dans l'ensemble des données d'imageries disponibles, un grand nombre d'attributs morphologiques par organismes sont extraits. Dans l'ensemble, l'essentiel de ces données morphologiques ne servent qu'à permettre une meilleure prédiction de l'appartenance taxonomique de l'organisme... Et seules les informations de taille sont réutilisées par la suite pour calculer les biovolumes. De plus, hors des approches en spectres de taille qui sont a-taxonomiques, l'information de taille n'est même presque pas exploitée, alors qu'à la fois elle regorge d'informations (Figure 60) et est un paramètre central dans toutes les études portant sur les traits du plancton (Andersen et al. 2016; Benedetti et al. 2016; Brun et al. 2016; Hébert et al. 2016; Litchman et al. 2015; Violle et al. 2007).

Je propose donc d'ouvrir cette boîte de pandore pour analyser quelques paramètres morphologiques pouvant représenter différents traits du plancton. A titre d'exemple quelques traits du plancton des différents groupes taxonomiques peuvent être facilement étudiés à partir des traitements actuels tels que l'opacité (ou la transparence), l'élongation ou encore la présence d'un corps compact ou avec de fortes ramifications/appendices (via la dimension fractale). Par ailleurs, d'autres types d'analyses peuvent être effectués à partir des images acquises, que ce soit par d'autres traitements automatisés ou via analyse manuelle, pour extraire des informations plus ciblées tels que la taille des antennes, la présence et la taille d'attributs spécifiques (eg. antennes, gouttelettes lipidiques, yeux) qui peuvent chacun représenter certains traits du plancton telles que la motilité, les réserves énergétiques ou encore les habilités sensorielles. Enfin, à partir des informations issues de la littérature, d'autres traits peuvent être attribués aux organismes reconnus pour obtenir une description complète des traits du plancton (eg. niveau trophique).

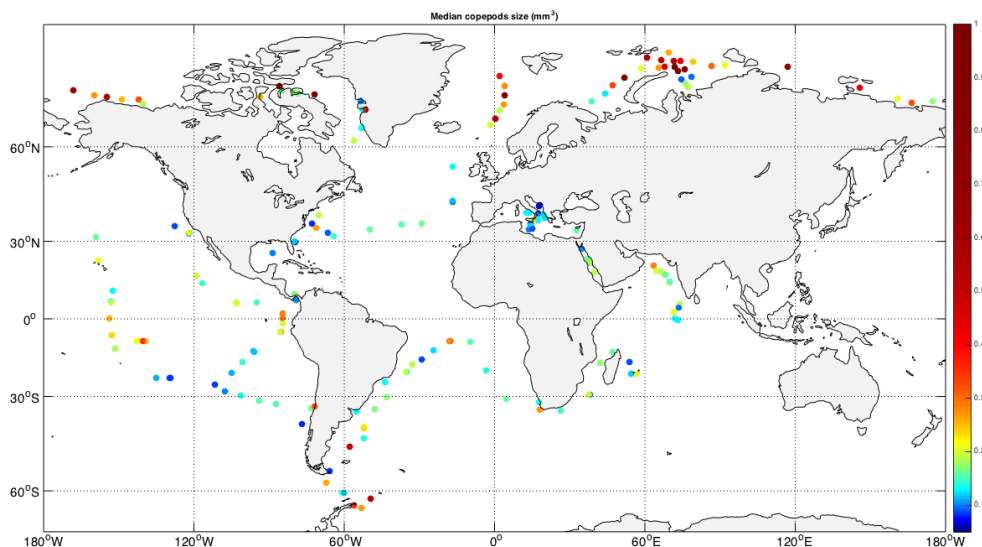


Figure 60 : Biovolume médian des copépodes échantillonnés au filet WP2 lors des campagnes Tara.

Alors qu'elles permettent rapidement d'accéder à des informations d'abondance et de taille des organismes échantillonnés, l'un des principaux désavantages des méthodes liées à l'imagerie est le manque de profondeur dans la détermination taxonomique.

Au contraire, les méthodes génétiques telles que le méta-barcoding permettent d'obtenir des résolutions taxonomiques sans précédent, mais souffrent d'un aspect quantitatif quasi absent.

Il est à noter qu'un grand nombre d'informations génétiques sont disponibles par rapport aux expéditions Tara (Brum et al. 2015; Guidi et al. 2016; Lima-Mendez et al. 2015; Sunagawa et al. 2015; Vargas and Gonzalez 2004; Villar et al. 2015), avec une approche mêlant méta-barcoding, méta-génomique et méta-transcriptomique et un échantillonnage « holistique » End-to-End (Karsenti et al. 2011; Pesant et al. 2015), tandis que des informations par méta-barcoding sont disponibles à Villefranche pour les années 2013-2014 (réalisées lors de la thèse de Tristan Briard) et qu'une volonté de continuer cet exercice a été exprimé par le Génomscope pour servir de démonstrateur.

Je propose donc de croiser informations issues de la génomique et de l'imagerie, via des méthodes numériques telles que la s-PLS, pour croiser les deux méthodes. L'idée étant de pouvoir obtenir un signal unifié, ayant à la fois une profondeur taxonomique importante et une dimension quantitative (et de taille) forte. A cet effet, je compte également me former aux méthodes d'échantillonnages, d'extraction et d'analyse de données provenant de la génomique.

e. Injecter de l'écophysiologie : aller du descriptif vers le fonctionnel et le biogéochimique

Les différentes méthodes souvent utilisées pour étudier le plancton (ou proposées dans ce projet jusque-là) ont essentiellement des buts descriptifs et n'incluent que à la marge des aspects fonctionnels.

Or les données issues des méthodes d'imagerie quantitative donnent accès à la fois aux identités des grands groupes taxonomiques présents dans l'échantillon et à la taille des organismes. Combinées à des observations environnementales, telles que la température, la concentration en chlorophylle a ou en nutriments, les données sont donc disponibles pour, à partir d'un ensemble de lois écophysiologiques globales (Bunker and Hirst 2004; Hirst and Bunker 2003; Hirst and Kjørboe 2002; Hirst et al. 2003; Ikeda 1985; Zhou et al. 2010) ou raffinées pour chaque groupe fonctionnel (Acuña et al. 2011; Ikeda 2014; Kjørboe 2011; Kjørboe 2013; Kjørboe and Hirst 2014; Le Quéré et al. 2005; Lombard et al. 2011a; Lombard et al. 2010), estimer les différentes actions des organismes observés sur l'écosystème et les différents flux de matière (Figure 61). Ce type de méthode permettrait de sortir d'un aspect purement descriptif et proposer une vision plus fonctionnelle de l'écosystème avec des applications biogéochimiques évidentes.

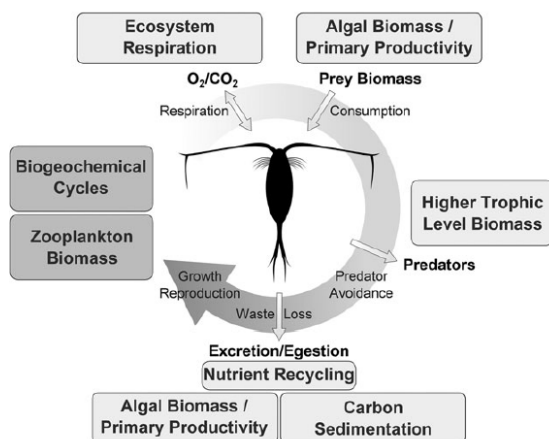


Figure 61 : Représentation des différentes actions du zooplancton sur l'écosystème qu'il est possible de calculer en implémentant différentes lois écophysiologiques à partir des données d'imagerie quantitative. D'après Hébert et al. (2016)

Cette approche bien que potentiellement prometteuse, n'a été appliquée pour le moment que pour une poignée d'études (Basedow et al. 2014; Garijo and Hernández-León 2015; Peterson et al. 2002; Stock et al. 2014). Je propose donc de développer ce type de méthode, que ce soit sur des données issues de campagnes, mais également sur les séries chronologiques du point B de Villefranche sur Mer.

f. Etude en laboratoire: un outil indispensable pour de meilleures estimations fonctionnelles

Les différentes de méthodes de traitement des échantillons que je propose sont basées sur des analyses de données d'échantillons récoltés. Or pour réaliser ces différents types d'analyses, un grand nombre d'informations basiques sont nécessaires (niveau trophique, écophysiologie...). Or concernant le plancton, ces informations sont encore soit partielles soit manquantes, et dans notre cas, recouvrent plusieurs dimensions:

-Placer les organismes suivant leur niveau trophique putatif nécessite d'avoir des informations solides sur ce dernier.

-Etudier les répartitions de différents traits fonctionnels du plancton nécessite de déterminer lesquels sont réellement importants dans l'aspect fonctionnel.

-Etudier les signatures génétiques du plancton nécessite d'avoir de nombreux points de comparaison pour pouvoir assigner la bonne identification sur chaque séquence génétique.

-Attribuer un rôle biogéochimique au plancton nécessite de pouvoir estimer le poids de chaque organisme par rapport à leur biovolume (chose faisable uniquement pour quelques grands groupes planctoniques ; Kiørboe 2013; Lehette and Hernández-León 2009), mais aussi de connaître leur écophysiologie de base (à minima, influence de la température et concentration de nourriture sur leur nutrition, croissance et respiration).

Une approche d'expérimentateur et/ou de travail en laboratoire est donc fortement nécessaire pour répondre à ces différents besoins. Je compte donc continuer différents travaux en laboratoire, soit à partir de cultures, soit à partir d'organismes fraîchement récoltés. Le but de ces différents travaux sera multiple et cherchera à la connaissance de l'écophysiologie de différents types d'organismes planctoniques (cf. travaux passés), fournir de nouvelles observations sur les niveaux trophiques et les traits fonctionnels importants du plancton (cf. travaux passés), prodiguer des relations de conversions vitales pour les travaux biogéochimiques et fonctionnels, mais également enrichir les bases de données en informations génétiques sur le plancton.

De ce point de vue, l'Observatoire Océanologique de Villefranche sur Mer bénéficie d'un emplacement idéal, avec un accès à la mer garanti en permanence ou presque, des populations de plancton pélagique d'une diversité exceptionnelle... et présentes près des côtes, et une infrastructure de laboratoires et d'élevage idéal, et vouée à se renforcer dans le cadre de l'EMBRC qui devrait bientôt financer la rénovation du hall vouté pour de nouveaux espaces destinés à l'élevage et la manipulation sur des organismes vivants.

g. Perspectives : des données à la modélisation

Les différentes méthodes que je propose, qu'elles soient basées sur des principes tels que les spectres de tailles, la mise en lumière de plusieurs voies trophiques, les assemblages méta-planctoniques, la description des variations de différents traits fonctionnels ou encore l'utilisation de lois écophysiologiques, ouvrent naturellement la voie vers de nombreuses applications de modélisation.

D'une part les différentes méthodes utilisées, et en particulier l'utilisation conjointe de spectre de taille et de niveau trophique (cf section III.4.c), vont nécessiter de formuler un

cadre théorique adéquat pour pouvoir être utilisé au mieux. Cet objectif ne pourra être possible que via une étape de modélisation, ne serait-ce du système théorique sous-jacent.

Par ailleurs, l'un des grands défauts des différents types de modèles est qu'il existe une carence aigue de données à même de calibrer ou valider les différentes approches modélisées. En développant un système unifié de données, couvrant de larges domaines aussi bien temporels (série point B) que spatiaux (campagnes Tara), combinant des aspects taxonomiques fins grâce aux techniques génétiques, des aspects quantitatifs via les différentes méthodes d'imageries quantitatives, et des aspects permettant d'accéder à différentes granularités de structure de l'écosystème (spectres de taille, spectres strophiques, assemblages méta-planctoniques, groupes fonctionnels, traits fonctionnels) représente une source de données unique pour la modélisation.

IV. Références

- Acuña, J. L., Á. López-Urrutia, and S. Colin. 2011. Faking giants: the evolution of high prey clearance rates in jellyfishes. *Science* **333**: 1627-1629.
- Alcaraz, M., and A. Calbet. 2003. Zooplankton Ecology. Marine Ecology. Encyclopedia of Life Support Systems. UNESCO.
- Allredge, A. L. 1972. Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science* **77**: 885-887.
- Allredge, A. L. 2004. The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters, p. 309-326. *In* G. Gorsky, M. J. Youngbluth and D. Deibel [eds.], Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher.
- Allredge, A. L., and C. C. Gotschalk. 1988. In situ settling behavior of marine snow. *Limnology and Oceanography* **33**: 339-351.
- Andersen, K. H. and others 2016. Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales. *Annual review of marine science* **8**: 217-241.
- Andersen, V., P. Nival, P. Caparroy, and A. Gubanova. 2001. Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 1. Abundance and specific composition. *Journal of Plankton Research* **23**: 227-242.
- Augustin, R., and T. C. G. Bosch. 2010. Cnidarian immunity: a tale of two barriers, p. 1-16. *Invertebrate immunity*. Springer.
- Barnes, D. K. A., F. Galgani, R. C. Thompson, and M. Barlaz. 2009. Accumulation and fragmentation of plastic debris in global environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **364**: 1985-1998.
- Barnett, A. J., K. Finlay, and B. E. Beisner. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait - based classification. *Freshwater Biology* **52**: 796-813.
- Basedow, S. L., K. S. Tande, and M. Zhou. 2010. Biovolume spectrum theories applied: spatial patterns of trophic levels within a mesozooplankton community at the polar front. *Journal of plankton research* **32**: 1105-1119.
- Basedow, S. L., M. Zhou, and K. S. Tande. 2014. Secondary production at the Polar Front, Barents Sea, August 2007. *Journal of Marine Systems* **130**: 147-159.
- Bauerfeind, E., C. Garrity, M. Krumbholz, R. O. Ramseier, and M. Voss. 1997. Seasonal variability of sediment trap collections in the Northeast Water Polynya. Part 2. Biochemical and microscopic composition sedimenting matter. *Journal of Marine Systems* **10**: 371-389.
- Bé, A. W. H., and D. S. Tolderlund. 1971. 6. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans, p. 105-149. *In* B. M. Funnell and W. R. Riedel [eds.], *Micropaleontology of Oceans*. Cambridge University Press.
- Beaugrand, G., and P. C. Reid. 2003. Long - term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**: 801-817.
- Beaugrand, G., P. C. Reid, F. Ibanez, J. A. Lindley, and M. Edwards. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**: 1692-1694.

- Benedetti, F., S. Gasparini, and S.-D. Ayata. 2016. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of plankton research* **38**: 159-166.
- Benítez, H. A. 2014. Is the fever for high impact a disadvantage for systematists? *Neotrop. Entomol* **43**: 295-297.
- Bernard, P., L. Berline, and G. Gorsky. 2011. Long term (1981-2008) monitoring of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) on the French Mediterranean Coasts. *Journal of Oceanography, Research and Data* **4**: 1-10.
- Billett, D. S. M., B. J. Bett, C. L. Jacobs, I. P. Rouse, and B. D. Wigham. 2006. Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology And Oceanography* **51**: 2077-2083.
- Bodenheimer, F. S. 1938. problems of animal ecology. 183 pp., illus. Oxford.
- Boero, F. 2010. The study of species in the era of biodiversity: a tale of stupidity. *Diversity* **2**: 115-126.
- Boero, F., and E. Bonsdorff. 2007. A conceptual framework for marine biodiversity and ecosystem functioning. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* **28**: 134-145.
- Borgmann, U. 1987. Models on the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: s136-s140.
- Brotz, L., W. W. Cheung, K. Kleisner, E. Pakhomov, and D. Pauly. 2012. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia* **690**: 3-20.
- Brucet, S., D. Boix, R. López-Flores, A. Badosa, and X. D. Quintana. 2006. Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **67**: 424-432.
- Brum, J. R. and others 2015. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science* **348**: 1261-1498.
- Brun, P., M. R. Payne, and T. Kiørboe. 2016. Trait biogeography of marine copepods— an analysis across scales. *Ecology Letters* **19**: 1403-1413.
- Bucklin, A., P. K. Lindeque, N. Rodriguez-Ezpeleta, A. Albaina, and M. Lehtiniemi. 2016. Metabarcoding of marine zooplankton: prospects, progress and pitfalls. *Journal of Plankton Research*: fbw023.
- Buecher, E. 1996. Etude écologique des carnivores gélatineux -Hydroméduses, Siphonophores, Scyphoméduses et Cténaïres - dans la rade de Villefranche-sur-Mer. Thèse de 3^{eme} cycle. Pierre et Marie Curie (Paris VI).
- Bungartz, F., F. Ziemmeck, N. Tirado, P. Jaramillo, H. Herrera, and G. Jiménez-Uzcátegui. 2012. 8 The neglected majority. *The Role of Science for Conservation* **34**: 119.
- Bunker, A. J., and A. G. Hirst. 2004. Fecundity of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature and body weight. *Marine Ecology Progress Series* **279**: 161-181.
- Buyck, B. 1999. Taxonomists are an endangered species in Europe. *Nature* **401**: 321.
- Calbet, A., S. Garrido, E. Saiz, M. Alcaraz, and C. M. Duarte. 2001. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *Journal of Plankton Research* **23**: 319-331.
- Carlotti, F., and J.-C. Poggiale. 2010. Towards methodological approaches to implement the zooplankton component in “end to end” food-web models. *Progress in Oceanography* **84**: 20-38.

- Chun, H., and S. Keleş. 2010. Sparse partial least squares regression for simultaneous dimension reduction and variable selection. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* **72**: 3-25.
- Clarke, K. R., and R. M. Warwick. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine ecology Progress series* **216**: 265-278.
- Collignon, A., J.-H. Hecq, F. Glagani, P. Voisin, F. Collard, and A. Goffart. 2012. Neustonic microplastic and zooplankton in the North Western Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* **64**: 861-864.
- Condon, R. H. and others 2011. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 10225-10230.
- Costello, M. J., R. M. May, and N. E. Stork. 2013. Can we name Earth's species before they go extinct? *science* **339**: 413-416.
- Cózar, A. and others 2015. Plastic accumulation in the Mediterranean Sea. *PLoS One* **10**: e0121762.
- D'alelio, D. and others 2015. The green-blue swing: plasticity of plankton food - webs in response to coastal oceanographic dynamics. *Marine Ecology* **36**: 1155-1170.
- D'ambra, I., W. M. Graham, R. H. Carmichael, and F. J. Hernandez. 2015. Fish rely on scyphozoan hosts as a primary food source: evidence from stable isotope analysis. *Marine biology* **162**: 247-252.
- Dagg, M. J., and S. L. Brown. 2004. The potential contribution of fecal pellets from the larvacean *Oikopleura dioica* to vertical flux of carbon in a river dominated coastal margin, p. 293-308. *In* G. Gorsky, M. J. Youngbluth and D. Deibel [eds.], *Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians*. GB Scientific Publisher.
- Davoll, P. J., and M. W. Silver. 1986. Marine snow aggregates: Life history sequence and microbial community of abandoned larvacean houses from Monterey Bay, California. *Marine Ecology Progress Series* **33**: 111-120.
- De Donno, A. and others 2014. Impact of Stinging Jellyfish Proliferations along South Italian Coasts: Human Health Hazards, Treatment and Social Costs. *International Journal of Environmental Research and Public Health* **11**: 2488-2503.
- De Vargas, C. and others 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* **348**: 1261605.
- Delong, E. F. 2009. The microbial ocean from genomes to biomes. *Nature* **459**: 200-206.
- Delong, E. F., and D. M. Karl. 2005. Genomic perspectives in microbial oceanography. *Nature* **437**: 336-342.
- Doney, S. C., M. R. Abbott, J. J. Cullen, D. M. Karl, and L. Rothstein. 2004. From genes to ecosystems: the ocean's new frontier. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 457-468.
- Dunn, S. R. 2009. Immunorecognition and immunoreceptors in the Cnidaria. *Invertebrate Survival Journal* **6**: 7-14.
- Elkin, M. 2007. Jellyfish menace holidaymakers in Spain. *The Telegraph*.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. 207 pp. Sidgwick & Jackson, LTD. London.
- Eriksen, M. and others 2013. Plastic pollution in the South Pacific subtropical gyre. *Marine pollution bulletin* **68**: 71-76.

- Fenaux, R. 1961. Existence d'un ordre cyclique d'abondance relative maximale chez les Appendiculaires de surface (Tuniciers pélagiques). Comptes Rendus Hebdomadaire des Seances de l'Academie des Sciences. Paris **253**: 2271-2273.
- Fernández, D., A. López-Urrutia, A. Fernández, J. L. Acuña, and R. P. Harris. 2004. Retention efficiency of 0.2 to 6 μm particles by the appendicularians *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis*. Marine Ecology Progress Series **266**: 89-101.
- Fernández De Puellas, M. L., V. Macias, L. Vicente, and J. C. Molinero. 2014. Seasonal spatial pattern and community structure of zooplankton in waters off the Balears archipelago (Central Western Mediterranean). Journal of Marine Systems **138**: 82-94.
- Fleming, N. E. C., C. Harrod, J. Newton, and J. D. R. Houghton. 2015. Not all jellyfish are equal: isotopic evidence for inter-and intraspecific variation in jellyfish trophic ecology. PeerJ **3**: e1110.
- Flood, P. R., and D. Deibel. 1998. The appendicularian house, p. 105-124. In Q. Bone [ed.], The biology of pelagic tunicates. Oxford University Press.
- Flood, P. R., D. Deibel, and C. Morris. 1992. Filtration of colloidal melanin from seawater by planktonic tunicates. Nature **355**: 630-632.
- Follows, M. J., S. Dutkiewicz, S. Grant, and S. W. Chisholm. 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. science **315**: 1843-1846.
- Frangoulis, C. and others 2016. Expanding zooplankton standing stock estimation from meso-to metazooplankton: A case study in the N. Aegean Sea (Mediterranean Sea). Continental Shelf Research.
- Franks, P. J. S. 2002. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. Journal of Oceanography **58**: 379-387.
- Franqueville, C. 1971. Macroplancton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. Tethys **3**: 11-56.
- Fulton, E. A. 2010. Approaches to end-to-end ecosystem models. Journal of Marine Systems **81**: 171-183.
- Gaedke, U. 1993. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of.
- Galil, B. S. 2000. A sea under siege—alien species in the Mediterranean. Biological Invasions **2**: 177-186.
- García-Comas, C. and others 2014. Mesozooplankton size structure in response to environmental conditions in the East China Sea: How much does size spectra theory fit empirical data of a dynamic coastal area? Progress in Oceanography **121**: 141-157.
- García-Comas, C. and others 2016. Prey size diversity hinders biomass trophic transfer and predator size diversity promotes it in planktonic communities, p. 20152129. Proc. R. Soc. B. The Royal Society.
- Garcia-Comas, C. and others 2011. Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? Journal of Marine Systems **87**: 216-226.
- Garijo, J. C., and S. Hernández-León. 2015. The use of an image-based approach for the assessment of zooplankton physiological rates: a comparison with enzymatic methods. Journal of Plankton Research: fbv056.

- Gilbert, J. 2001a. Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor. *Journal of Plankton Research* **23**: 207-218.
- . 2001b. Short-term variability of the planktonic size structure in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Plankton Research* **23**: 219-226.
- Gorsky, G., and R. Fenaux. 1998. The role of Appendicularia in marine food webs, p. 161-169. *In* Q. Bone [ed.], *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press.
- Gorsky, G. and others 2010. Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research* **32**: 285-303.
- Gove, J. M. and others 2016. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. *Nature communications* **7**.
- Goy, J., P. Morand, and M. Etienne. 1989. Long-Term Fluctuations of Pelagia-Noctiluca (Cnidaria, Scyphomedusa) in the Western Mediterranean-Sea - Prediction by Climatic Variables. *Deep-Sea Res* **36**: 269-279.
- Gravili, C., S. Bevilacqua, A. Terlizzi, and F. Boero. 2015. Missing species among Mediterranean non-Siphonophoran Hydrozoa. *Biodiversity and conservation* **24**: 1329-1357.
- Grosjean, P., M. Picheral, C. Warembourg, and G. Gorsky. 2004. Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **61**: 518-525.
- Guidi, L. and others 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*.
- Hansen, J. L. S., T. Kiørboe, and A. L. Alldredge. 1996. Marine snow derived from abandoned larvacean houses: Sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. *Marine Ecology Progress Series* **141**: 205-215.
- Hatton, I. A. and others 2015. The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science* **349**: aac6284.
- Havlicek, T. D., and S. R. Carpenter. 2001. Pelagic species size distributions in lakes: are they discontinuous? *Limnology and Oceanography* **46**: 1021-1033.
- Hébert, M.-P., B. E. Beisner, and R. Maranger. 2016. Linking zooplankton communities to ecosystem functioning: toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research*.
- Hecq, J.-H., A. Goffart, A. Collignon, M. Garrido, P. Lejeune, and V. Pasqualini. 2010. Problematic of the Pelagia noctiluca outbreaks in the Bay of Calvi (Corsica), p. 542. *Proceedings of the 39th CIESM Congress*.
- Hemleben, C., M. Spindler, and O. R. Anderson. 1989. *Modern planktonic foraminifera*. Springer-Verlag.
- Heneghan, R. F., J. D. Everett, J. L. Blanchard, and A. J. Richardson. 2016. Zooplankton are not fish: improving zooplankton realism in size-spectrum models mediates energy transfer in food webs. *Frontiers in Marine Science* **3**: 201.
- Hirst, A. G., and A. J. Bunker. 2003. Growth of marine planktonic copepods: global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight. *Limnology and Oceanography* **48**: 1988-2010.
- Hirst, A. G., and T. Kiørboe. 2002. Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Marine Ecology-Progress Series* **230**: 195-209.
- Hirst, A. G., J. C. Roff, and R. S. Lampitt. 2003. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. *Advances in Marine Biology* **44**: 1-142.

- Hopcroft, R. R., and J. C. Roff. 1995. Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *Journal of Plankton Research* **17** (2): 205-220.
- Howes, E. L. and others 2015. Pteropod time series from the North Western Mediterranean (1967-2003): impacts of pH and climate variability. *Marine Ecology Progress Series* **531**: 193-206.
- Ikeda, T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology* **85**: 1-11.
- Ikeda, T. 2014. Synthesis toward a global model of metabolism and chemical composition of medusae and ctenophores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **456**: 50-64.
- Iverson, S. J. 2009. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination, p. 281-308. *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer.
- Jennings, S., J. K. Pinnegar, N. V. C. Polunin, and T. W. Boon. 2001. Weak cross - species relationships between body size and trophic level belie powerful size - based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology* **70**: 934-944.
- Jiao, N., F. Azam, and S. Sanders. 2011. Microbial carbon pump in the ocean. *Science/AAAS*.
- Karsenti, E. and others 2011. A holistic approach to marine eco-systems biology. *PLoS Biol* **9**: e1001177.
- Kerr, S. R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **31**: 1859-1862.
- Kim, K. C., and L. B. Byrne. 2006. Biodiversity loss and the taxonomic bottleneck: emerging biodiversity science. *Ecological Research* **21**: 794.
- Kjørboe, T. 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade - offs. *Biological Reviews* **86**: 311-339.
- . 2013. Zooplankton body composition. *Limnology and Oceanography* **58**: 1843-1850.
- Kjørboe, T., and A. G. Hirst. 2014. Shifts in mass scaling of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms. *The American Naturalist* **183**: E118-E130.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg, and K. Hamburger. 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Marine Ecology Progress Series* **26**: 85-97.
- Kogovšek, T., T. Tinta, K. Klun, and A. Malej. 2014. Jellyfish biochemical composition: importance of standardised sample processing. *Marine Ecology Progress Series* **510**: 275-288.
- Law, K. L. and others 2010. Plastic accumulation in the North Atlantic subtropical gyre. *Science* **329**: 1185-1188.
- Law, R., M. J. Plank, A. James, and J. L. Blanchard. 2009. Size - spectra dynamics from stochastic predation and growth of individuals. *Ecology* **90**: 802-811.
- Le Quéré, C. and others 2016. Global carbon budget 2016. *Earth System Science Data* **8**: 605.
- Le Quéré, C. and others 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology* **11**: 2016-2040.

- Le Quéré, C. and others 2009. Observational needs of dynamic green ocean models. Proceedings of the OceanObs09 Conference: Sustained Ocean Observations and Information for Society, Venice, Italy.
- Lebrato, M., and D. O. B. Jones. 2011. Expanding the oceanic carbon cycle-jellyfish biomass in the biological pump. *Biochemist e-volution* **33**: 35-39.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology: second English edition. *Developments in environmental modelling* **20**.
- Legendre, P., and L. F. J. Legendre. 2012. Numerical ecology. Elsevier.
- Lehette, P., and S. Hernández-León. 2009. Zooplankton biomass estimation from digitized images: a comparison between subtropical and Antarctic organisms.
- Licandro, P., F. Ibanez, and M. Etienne. 2006. Long-term fluctuations (1974-1999) of the salps *Thalia democratica* and *Salpa fusiformis* in the northwestern Mediterranean Sea: Relationships with hydroclimatic variability. *Limnology And Oceanography* **51**: 1832-1848.
- Lima-Mendez, G. and others 2015. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* **348**: 1262073.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic - dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**: 399-417.
- Litchman, E., P. Tezanos Pinto, K. F. Edwards, C. A. Klausmeier, C. T. Kremer, and M. K. Thomas. 2015. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: a trait - based perspective. *Journal of ecology* **103**: 1384-1396.
- Logan, J. M., and K. L. Dodge. 2013. Comment on 'Stable isotopes challenge the perception of ocean sunfish *Mola mola* as obligate jellyfish predators'. *Journal of fish biology* **82**: 1-9.
- Lombard, F. and others 2011a. Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach. *Biogeosciences* **8**: 853-873.
- Lombard, F., L. Legendre, M. Picheral, A. Sciandra, and G. Gorsky. 2010. Prediction of ecological niches and carbon export by appendicularians using a new multispecies ecophysiological model. *Marine Ecology Progress Series* **398**: 109-125.
- Lombard, F., E. Selander, and T. Kiorboe. 2011b. Active prey rejection in the filter-feeding appendicularian *Oikopleura dioica*. *Limnology and Oceanography* **56**: 1504-1512.
- Menard, F., J. M. Fromentin, J. Goy, and S. Dallot. 1997. Temporal fluctuations of doliolid abundance in the bay of Villefranche-sur-Mer (Northwestern Mediterranean Sea) from 1967 to 1990. *Oceanol Acta* **20**: 733-742.
- Michener, R. H., L. Kaufman, R. Michener, and K. Lajtha. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable isotopes in ecology and environmental science* **2**: 238-282.
- Mitra, A. and others 2014. Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences; configuring the zooplankton link. *Progress in Oceanography* **129**: 176-199.
- Mitra, A., and C. Davis. 2010. Defining the "to" in end-to-end models. *Progress in Oceanography* **84**: 39-42.
- Molinero, J. C., F. Ibanez, S. Souissi, E. Buecher, S. Dallot, and P. Nival. 2008. Climate control on the long-term anomalous changes of zooplankton communities in the Northwestern Mediterranean. *Global Change Biology* **14**: 11-26.
- Montoya, J. P. 2007. Natural abundance of ¹⁵N in marine planktonic ecosystems. *Stable isotopes in ecology and environmental science*: 176-201.

- Moore, C. J., S. L. Moore, M. K. Leecaster, and S. B. Weisberg. 2001. A comparison of plastic and plankton in the North Pacific central gyre. *Marine pollution bulletin* **42**: 1297-1300.
- Moriarty, R., and T. D. O'Brien. 2013. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth System Science Data* **5**: 45.
- Nowaczyk, A., F. Carlotti, D. Thibault-Botha, and M. Pagano. 2011. Distribution of epipelagic metazooplankton across the Mediterranean Sea during the summer BOUM cruise. *Biogeosciences* **8**: 2159.
- Nunes, P. a. L. D., M. L. Loureiro, L. Piñol, S. Sastre, L. Voltaire, and A. Canepa. 2015. Analyzing beach recreationists' preferences for the reduction of jellyfish blooms: Economic results from a stated-choice experiment in Catalonia, Spain. *PloS one* **10**: e0126681.
- Ohman, M. D., J. R. Powell, M. Picheral, and D. W. Jensen. 2012. Mesozooplankton and particulate matter responses to a deep-water frontal system in the southern California Current System. *Journal of plankton research: fbs028*.
- Ohtsuka, S., and N. Kubo. 1991. Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan Spec. Vol.*: 535-551.
- Palmieri, M. G., A. Barausse, T. Luisetti, and K. Turner. 2014. Jellyfish blooms in the Northern Adriatic Sea: Fishermen's perceptions and economic impacts on fisheries. *Fisheries Research* **155**: 51-58.
- Parsons, T. R. 1969. The use of particle size spectra in determining the structure of a plankton community. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **25**: 172-187.
- Pearson, D. L., A. L. Hamilton, and T. L. Erwin. 2011. Recovery plan for the endangered taxonomy profession. *BioScience* **61**: 58-63.
- Pedrotti, M. L. and others 2016. Changes in the floating plastic pollution of the Mediterranean Sea in relation to the distance to land. *PloS one* **11**: e0161581.
- Pesant, S. and others 2015. Open science resources for the discovery and analysis of Tara Oceans data. *Scientific data* **2**: 150023.
- Peterson, W., J. Gomez-Gutierrez, and C. A. Morgan. 2002. Cross-shelf variation in calanoid copepod production during summer 1996 off the Oregon coast, USA. *Marine Biology* **141**: 353-365.
- Picheral, M., L. Guidi, L. Stemmann, D. M. Karl, G. Iddaoud, and G. Gorsky. 2010. The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnology and Oceanography-Methods* **8**: 462-473.
- Platt, T. 1985. Structure of the marine ecosystem: its allometric basis. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci* **213**: 55-64.
- Platt, T., and K. Denman. 1977. Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **30**: 575-581.
- Ploug, H., and H.-P. Grossart. 2000. Bacterial growth and grazing on diatom aggregates: Respiratory carbon turnover as a function of aggregate size and sinking velocity. *Limnology and Oceanography* **45**: 1467-1475.
- Pomerleau, C., A. R. Sastri, and B. E. Beisner. 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research* **37**: 712-726.
- Purcell, J. E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom* **85**: 461-476.

- Purcell, J. E., S. Uye, and W. T. Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology-Progress Series* **350**: 153-174.
- Quinones, R. A., T. Platt, and J. Rodríguez. 2003. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography* **57**: 405-427.
- Richardson, A. J., A. Bakun, G. C. Hays, and M. J. Gibbons. 2009. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends In Ecology & Evolution* **24**: 312-322.
- Riley, G. A. 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *J. mar. Res* **6**: 54-73.
- Rodríguez, J., F. Jiménez, B. Bautista, and V. Rodríguez. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal waters. *Journal of Plankton Research* **9**: 1183-1194.
- Romagnan, J.-B. and others 2015. Comprehensive model of annual plankton succession based on the whole-plankton time series approach. *PloS one* **10**: e0119219.
- Romagnan, J. B. and others 2016. High frequency mesozooplankton monitoring: Can imaging systems and automated sample analysis help us describe and interpret changes in zooplankton community composition and size structure—An example from a coastal site. *Journal of Marine Systems* **162**: 18-28.
- Rosa, S., M. Pansera, A. Granata, and L. Guglielmo. 2013. Interannual variability, growth, reproduction and feeding of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) in the Straits of Messina (Central Mediterranean Sea): Linkages with temperature and diet. *Journal of Marine Systems* **111**: 97-107.
- Rose, K. A. and others 2010. End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: challenges, issues, and next steps. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*: 115-130.
- Rossberg, A. G. 2012. 6 A Complete Analytic Theory for Structure and Dynamics of Populations and Communities Spanning Wide Ranges in Body Size. *Advances in Ecological Research* **46**: 427.
- San Martin, E., R. P. Harris, and X. Irigoien. 2006. Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **53**: 1560-1572.
- Sarmiento, J. L., and N. Gruber. 2006. OCEAN BIOGEOCHEMICAL DYNAMICS. Princeton University Press.
- Sbrana, M., S. De Ranieri, A. Ligas, B. Reale, I. Rossetti, and P. Sartor. 2010. Comparison of trawl survey and commercial data on small pelagics from the FAO geographic sub-area 9 (Western Mediterranean). CIESM, Monaco.
- Schiebel, R. 2002. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles* **16**: 1065, doi:10.1029/2001GB001459.
- Scientific Technical and Economic Committee for Fisheries (Stecf). 2014a. Assessment of Mediterranean Sea stocks - part 1 (STECF-14-17), p. 393. In M. Cardinale and D. Damalas [eds.]. Publications Office of the European Union.
- . 2014b. Assessment of Mediterranean Sea stocks - part 2 (STECF-15-06), p. 396. In M. Cardinale, D. Damalas and C. G. Osio [eds.]. Publications Office of the European Union.

- Sheldon, R. W., A. Prakash, and W. H. Sutcliffe. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and oceanography* **17**: 327-340.
- Sheldon, R. W., W. H. Sutcliffe Jr, and M. A. Paranjape. 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **34**: 2344-2353.
- Sieracki, C. K., M. E. Sieracki, and C. S. Yentsch. 1998. An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Marine Ecology Progress Series* **168**: 285-296.
- Silvert, W., and T. Platt. 1978. Energy flux in the pelagic ecosystem: A time - dependent equation. *Limnology and Oceanography* **23**: 813-816.
- Sourisseau, M., and F. Carlotti. 2006. Spatial distribution of zooplankton size spectra on the French continental shelf of the Bay of Biscay during spring 2000 and 2001. *Journal of Geophysical Research: Oceans* **111**.
- Sprules, W. G., and L. E. Barth. 2015. Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application 1. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **73**: 477-495.
- Sprules, W. G., and A. P. Goyke. 1994. Size-based structure and production in the pelagia of Lakes Ontario and Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 2603-2611.
- Steinberg, D. K., M. W. Silver, C. H. Pilskaln, S. L. Coale, and J. B. Paduan. 1994. Midwater Zooplankton Communities on Pelagic Detritus (Giant Larvacean Houses) in Monterey Bay, California. *Limnology and Oceanography* **39**: 1606-1620.
- Steiner, F. M., M. Pautasso, H. Zettel, K. Moder, W. Arthofer, and B. C. Schlick-Steiner. 2015. A falsification of the citation impediment in the taxonomic literature. *Systematic biology* **64**: 860-868.
- Stock, C. A., J. P. Dunne, and J. G. John. 2014. Global-scale carbon and energy flows through the marine planktonic food web: An analysis with a coupled physical-biological model. *Progress in Oceanography* **120**: 1-28.
- Stouffer, D. B., E. L. Rezende, and L. a. N. Amaral. 2011. The role of body mass in diet contiguity and food - web structure. *Journal of Animal Ecology* **80**: 632-639.
- Sunagawa, S. and others 2015. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* **348**: 1261359.
- Svetlichny, L. S., G. I. Abolmasova, E. S. Hubareva, G. A. Finenko, L. Bat, and A. E. Kideys. 2004. Respiration rates of *Beroe ovata* in the Black Sea. *Marine Biology* **145(3)**: 585-594.
- Syväranta, J., C. Harrod, L. Kubicek, V. Cappanera, and J. D. R. Houghton. 2012. Stable isotopes challenge the perception of ocean sunfish *Mola mola* as obligate jellyfish predators. *Journal of Fish Biology* **80**: 225-231.
- Thiebaut, M. L., and L. M. Dickie. 1992. Models of aquatic biomass size spectra and the common structure of their solutions. *Journal of Theoretical Biology* **159**: 147-161.
- Tolkien, J. R. R. 1954. The Lord of the Rings series. Boston: Houghton Mifflin Co.
- Travers, M., Y. J. Shin, S. Jennings, and P. Cury. 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in oceanography* **75**: 751-770.
- Trebilco, R., J. K. Baum, A. K. Salomon, and N. K. Dulvy. 2013. Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in ecology & evolution* **28**: 423-431.

- Trueman, E. R., Q. Bone, and J. C. Braconnot. 1984. Oxygen consumption in swimming salps (Tunicata: Thaliacea). *The Journal of Experimental Biology* **110**: 323-327.
- Turner, J. T. 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography* **130**: 205-248.
- Van Sebille, E. and others 2015. A global inventory of small floating plastic debris. *Environmental Research Letters* **10**: 124006.
- Vandromme, P. and others 2011. Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the Bay of Villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (Northern Ligurian Sea, France). *Biogeosciences* **8**: 3143.
- Vargas, C. A., and H. E. Gonzalez. 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. I. Bacteria, microprotozoans and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. *Aquatic Microbial Ecology* **34**: 151-164.
- Vidondo, B., Y. T. Prairie, J. M. Blanco, and C. M. Duarte. 1997. Some aspects of the analysis of size spectra in aquatic ecology. *Limnology and Oceanography* **42**: 184-192.
- Villar, E. and others 2015. Environmental characteristics of Agulhas rings affect interocean plankton transport. *Science* **348**: 1261447.
- Violle, C. and others 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892.
- Wägele, H. and others 2011. The taxonomist-an endangered race. A practical proposal for its survival. *Frontiers in zoology* **8**: 25.
- West, E. J., K. A. Pitt, D. T. Welsh, K. Koop, and D. Rissik. 2009. Top-down and bottom-up influences of jellyfish on primary productivity and planktonic assemblages. *Limnology And Oceanography* **54**: 2058-2071.
- Xkcd. 2008. A webcomic of romance, sarcasm, math, and language.
- Ye, L., C. Y. Chang, C. García - Comas, G. C. Gong, and C. H. Hsieh. 2013. Increasing zooplankton size diversity enhances the strength of top - down control on phytoplankton through diet niche partitioning. *Journal of Animal Ecology* **82**: 1052-1061.
- Žarić, S., B. Donner, G. Fischer, S. Mülitz, and G. Wefer. 2005. Sensitivity of planktic foraminifera to sea surface temperature and export production as derived from sediment trap data. *Marine Micropaleontology* **55**: 75-105.
- Zervoudaki, S. and others 2007. The importance of small-sized copepods in a frontal area of the Aegean Sea. *Journal of Plankton Research* **29**: 317-338.
- Zhou, M. 2006. What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *Journal of Plankton Research* **28**: 437-448.
- Zhou, M., F. Carlotti, and Y. Zhu. 2010. A size-spectrum zooplankton closure model for ecosystem modelling. *Journal of Plankton Research*: fbq054.
- Zhou, M., and M. E. Huntley. 1997. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Marine Ecology Progress Series* **159**: 61-73.
- Zhou, M., K. S. Tande, Y. Zhu, and S. Basedow. 2009. Productivity, trophic levels and size spectra of zooplankton in northern Norwegian shelf regions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **56**: 1934-1944.

Université Pierre et Marie Curie



Travaux présentés par
Fabien LOMBARD

pour l'obtention de
L'Habilitation à Diriger des Recherches

spécialité : Océanographie et environnement marin

Ecophysiologie du zooplancton: de l'étude des
processus à petite échelle jusqu'aux implications à
grande échelle

ANNEXE : 5 publications



Laboratoire Océanographie Villefranche – UMR 7093

présentée et soutenue publiquement le 11 Mai 2017

Devant le jury composé de :

Président du Jury :	Eric Thiebaut
Rapporteurs :	Grégory Beaugrand François Carlotti Jean-Louis Jamet
Examineurs :	Louis Legendre Maria Grazia Mazzocchi Fabrice Not

Provided for non-commercial research and education use.
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Marine Systems

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

Appendicularian ecophysiology I

Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*

Fabien Lombard*, Florent Renaud, Christopher Sainsbury, Antoine Sciandra, Gabriel Gorsky

CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, BP 28, 06234 Villefranche-sur-Mer, France

Université Pierre et Marie Curie-Paris 6, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, BP 28, 06234 Villefranche-sur-Mer, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 April 2007

Received in revised form 23 October 2007

Accepted 12 January 2009

Available online 21 February 2009

Keywords:

Appendicularian physiology

Assimilation efficiency

Growth

Reproduction

Morphometry

Oikopleura dioica

ABSTRACT

Three aspects of the appendicularian *O. dioica*'s ecophysiology were measured here: 1) morphological parameters over a wide range of appendicularian sizes, including mature animals in order to document the morphological characteristics inducing reproduction; 2) clearance rate and assimilation efficiency using feeding incubations with different algal concentrations and 3) the effect of food concentration on growth, mortality and reproduction.

The relationship between the body carbon weight and the clearance rate follows a power function, with an exponent of 0.91 (± 0.07). The rate of particles retention increases with the food concentration following a Michaelis–Menten relationship (half-saturation constant = $151 \pm 22 \mu\text{g C l}^{-1}$, maximum clearance rate = $12 \pm 1 \mu\text{g C } \mu\text{g C}^{-1} \text{ d}^{-1}$). The carbon assimilation efficiency decreases with the increasing food concentration. As a result, appendicularian growth which is limited in concentrations lower than $50 \mu\text{g C l}^{-1}$ is saturated above $100 \mu\text{g C l}^{-1}$. In immature animals the gonad represents less than 30% of the body volume whereas in mature individuals, its volume varies between 50% and 87% (mean 63%) suggesting that gonad/total volume ratio can be used as indicator of the maturation stages. The gonad weight in mature animals represents 70.3 (± 4.6)% of the total body carbon weight. Two major maturity stages can explain the changes in energy allocation: i) the somatic growth, when less energy is invested in gonad growth when compared to the rest of the body and ii) the maturation phase where most of the assimilated matter is invested in gonad maturation. This process is rapid, lasting only few hours. For this reason we measured completely mature organisms that are generally not measured during the experimental work with appendicularians. In food-limited conditions, the gonad maturation process starts with smaller individuals and ends with smaller reproductive animals having the same gonad to total volume ratio than in unlimited food conditions. The results obtained in this study were used to model the life cycle of *O. dioica* (see Lombard, F., Sciandra, A. and Gorsky, G., 2009-this volume. Appendicularian ecophysiology. II. Modeling nutrition, metabolism, growth and reproduction of the appendicularian *Oikopleura dioica*).

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Particles aggregation by microphagous macrozooplankton and particularly appendicularians is an important path both for the vertical export of biogenic carbon (Legendre and Rivkin, 2002) and its transfer to higher trophic levels (Purcell et al., 2004). At population level, the efficiency of these processes is strongly dependent on the nutritional behaviour of individual organisms, i.e., adaptation to varying food supply and of the reproductive success. Therefore, in order to model the life cycle of appendicularians and to estimate their impact at

population level on carbon cycling the nutritional metabolism, growth and reproduction strategy should be well understood.

Appendicularians are ubiquitous and important in the marine ecosystems (Hansen et al., 1996; Fenaux et al., 1998; Hopcroft and Roff, 1998). Their blooming capacity is combined with efficient aggregation of particles from a wide size spectrum including the picoseston (Kremer and Madin, 1992; Gorsky et al., 1999; Fernández et al., 2004) and the capacity to filter large volumes of water (up to almost $1 \text{ L ind}^{-1} \text{ d}^{-1}$, Deibel, 1998; Sato et al., 2004). They use an external filter structure called house, to sieve and concentrate the particular material. One individual can build and discard up to 26 houses/day (Sato et al., 2001; Sato et al., 2003) that, once abandoned, can be a major component of marine snow (Hansen et al., 1996; Robison et al., 2005).

Oikopleura dioica is the only species permanently cultured in the laboratory. Different aspects of its nutritional behaviour were studied in the past. Clearance rates have been estimated for different

* Corresponding author. Present address: Technical University of Denmark, National Institute of Aquatic Resources, Section of Oceanography, Kavalergården 6, DK-2920 Charlottenlund, Denmark. Tel.: +45 33 96 34 10; fax: +45 33 96 34 34.
E-mail address: fla@aqu.dtu.dk (F. Lombard).

temperatures and body sizes (Paffenhöfer, 1976; Gorsky, 1980; King et al., 1980; Fenaux and Malara, 1990; Broms and Tiselius, 2003), food concentrations (Selander and Tiselius, 2003) and food particle sizes (Tiselius et al., 2003; Fernández et al., 2004). However, these studies, because conducted under different laboratory conditions and a large variety of experimental protocols, are not always easy to compare. The proportion of filtered and ingested particles has been measured for several algal species, with different shapes at various densities (Acuña and Kiefer, 2000; Troedsson et al., 2007). Growth and reproduction strategy have been studied over several temperatures and food concentrations (Paffenhöfer, 1976; Gorsky and Palazzoli, 1989; Sato et al., 2001; Troedsson et al., 2002). Past studies (Gorsky, 1980; Bochdanský et al., 1999) showed a wide range of carbon assimilation efficiency for different algal species. Inverse relationship between assimilation efficiency and food concentration evidenced for copepods (Besiktepe and Dam, 2002) was interpreted as the consequence of an increase of the gut transfer time at low food concentrations. For *O. dioica*, a similar relationship between gut transfer time and particle concentration has been shown by López-Urrutia and Acuña (1999).

Only a few studies consider the interactions between factors that influence filtration such as temperature, food concentrations and body sizes simultaneously (e.g. Sato et al., 2004, for *O. longicauda*, *O. rufescens* and *O. fusiformis*). Nevertheless, simultaneous measurements of growth and clearance rates in different food concentrations, and the estimations of the induction factors involved in the maturation processes may ameliorate the modeling approach for *O. dioica* and the prediction of appendicularians' impact on carbon fluxes (Lombard et al., 2009–this volume). Here we are presenting the results of an integrated study concerning the nutrition, growth and reproduction of *Oikopleura dioica* over its entire life cycle. We investigated more in details 1) the general pattern of maturation defined by body and gonad sizes of both mature and immature individuals over a wide range of feeding conditions; 2) the energy budget of *O. dioica* obtained over short incubation times (12 h) by investigating the effects of food concentration on the clearance and assimilation rates; 3) the changes of gonad and body sizes, growth, reproduction, clearance and mortality rates of synchronized cohorts fed with four different algal concentrations.

2. Materials and methods

2.1. Laboratory cultures

Curiously, *Oikopleura dioica* has been absent from the south-eastern coastal zone of France for several years. Consequently, we have obtained specimens of this species from Sars International Centre for Marine

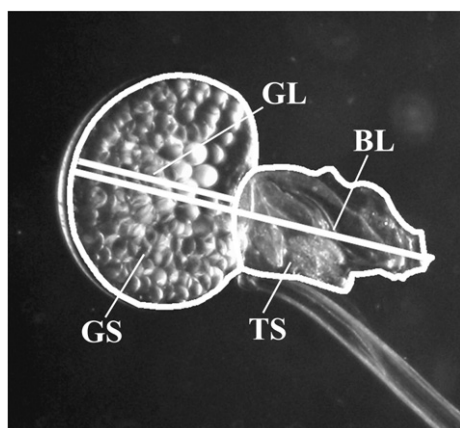


Fig. 1. *Oikopleura dioica* mature female. Body length (BL), gonad length (GL), trunk surface (TS) and gonad surface (GS). Trunk length (TL) was calculated as BL–GL. Equivalent ellipsoidal volumes of trunk and gonads were calculated from surface and length data.

Table 1

Oikopleura dioica. Appendicularian sizes and geometric means of algal concentrations calculated from concentrations measured at the beginning and at the end of each of the three incubations of the four assimilation experiments.

Experiment	e1	e2	e3	e4
Mean trunk size ($\mu\text{m} \pm \text{sd}$)	839.22 (± 171.48)	747.58 (± 136.96)	838.76 (± 165.16)	710.48 (± 116.52)
Algal concentration ($\mu\text{gC.l}^{-1}$)	35.30 61.05 125.52	26.61 65.73 393.75	37.56 65.17 140.13	212.26 278.74 335.69

Molecular Biology in Bergen (Norway). Cultures of *O. dioica* were maintained in 2, 5 or 20 l plastic beakers in a 15 °C (± 1 °C) temperature-controlled room. Appendicularians were kept in suspension using plastic paddles rotating at 10 rpm. Every day, half of the culture was renewed with fresh surface water from Villefranche-Sur-Mer bay filtered through a 20 μm silk. Mature animals were isolated in 2-l beakers for spawning. Natural food in the seawater was complemented with cultured unicellular algae. Cultures of *Isochrysis galbana* (4 μm equivalent spherical diameter; ESD) and *Thalassiosira pseudonana* (spineless diatom, 4–5 μm ESD) were maintained in exponential growth at 20 °C in 0.2 μm sterile filtered seawater enriched with Guillard F/2 (Sigma) solution under continuous light of 200 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The total algal concentration in the appendicularian cultures, measured with a particle counter (Coulter, Multisizer, model II) was approximately 10,000 cells ml^{-1} .

2.2. Spawning size and gonad content

In order to determine the morphological features that characterize gonad maturation and spawning, appendicularians of various sizes, obtained in the general culture with different trophic regimes from strongly starved to well fed individuals, were isolated and individually measured using a COHU black and white video camera mounted on a Zeiss stereomicroscope. Four morphological parameters were measured: body length (distance between the proximal part of the mouth and the distal end of the gonad), body surface, gonad length and gonad surface on the same axis (Fig. 1). Trunk dimension was calculated by subtracting gonad from body length. Gonad and trunk individual volumes were estimated from two ellipsoidal volumes with length of the trunk corresponding to the longest axis of the ellipsoid, whereas the gonad length corresponding to the shorter axis. Thus, the longest axes of the two ellipses are orthogonal. The body volume was the sum of gonad and trunk volumes.

Males and females were measured just before spawning, the number of eggs spawned per female was photographed counted and their diameter measured. Eggs and the bodies of females were then placed on separate pre-burned Whatman GF/F filters for CHN analysis. The male bodies and gametes and control filters were prepared similarly and analysed with a CHN analyser (LECO 900).

2.3. Relationship between food concentration, filtration and assimilation

The experiment was repeated four times (from e1 to e4, see Table 1). For each experiment, we tested the effects of three concentrations of *Thalassiosira pseudonana*, in the range 30–400 $\mu\text{g C.l}^{-1}$ (2250–45000 cells ml^{-1}). Only *T. pseudonana* was used as food in the experiments because the C/N ratio of *I. galbana* is less stable (Flynn et al., 1994; Fidalgo et al., 1998; Stramski et al., 2002). The appendicularians selected for these incubation experiments are 6 day old and varied in body size from 600 to 1000 μm . This size range allowed the measurement of significant physiological rates. Only experiments where final number of organisms corresponded to the initial number with no spawning organisms were considered. 400–600 appendicularians issued from one synchronised spawn were transferred into one 4.5-l beaker filled with 0.2 μm filtered seawater for 30 min and forced to abandon the house and to empty their gut (López-Urrutia and Acuña, 1999). Batches of 100 animals with a new

house were placed for 12 h in three 4.5-l beakers enriched with the different algal concentrations. Initial concentration of phytoplankton in the beakers was estimated before starting the assimilation experiments; algal carbon was estimated from CHN analysis performed on 1 l of the culture filtered onto a precombusted GF/F filter. The cell concentration was estimated by triplicate counts using a particle counter. Before the incubation, a sub-sample of 50 appendicularians was randomly isolated to estimate the initial mean size and carbon weight of the population. In order to obtain a total recovery of the matter present during the experiment, at the end of each incubation all the animals were transferred into 50-ml beakers filled with 0.2 µm filtered seawater. The incubation beakers, free of appendicularians, were left undisturbed for 20 min, a period during which all the large particles, such as houses and faecal pellets, sunk to the bottom while *T. pseudonana* remained in suspension. In order to measure the remaining phytoplankton, triplicates of 800 ml surface water (*Sw*) were removed from the incubation vessel and filtered onto precombusted GF/F filters for phytoplankton carbon measurements and cell counting. The effective weight of filters in *Sw* samples did not differ significantly from the theoretical weight calculated from the cell concentrations. Animals in the 50-ml beakers were forced to leave their houses and were allowed to empty their digestive tract for about 30 min. Then all appendicularians were removed from this rinsing beaker and its content (houses and faecal pellets) was added to the incubation beaker with the sedimented material (faecal pellets and houses produced during incubation). The content of this container was stirred and divided into a triplicate (*Bw*) for total carbon measurements. As all the content of the incubation vessel was filtered, the difference ($P = Bw - Sw$) gives the carbon biomass of faecal pellets, houses, and material trapped inside during incubation. Thirty appendicularians were photographed for size measurements and 50 appendicularians were placed on precombusted GF/F filters for carbon weight measurements. Control beakers were run in parallel with the same food conditions but without appendicularians and were sampled using the same protocol.

The short incubation, 0.2 µm filtered milieu, new empty house and empty digestive tract allowed to minimize the bacterial contamination.

2.4. Assessment of the clearance, ingestion and assimilation rates

The filtration, ingestion and clearance rates (*F*, *I* and *C*) are determined following Deibel (1998).

The mean algal concentration for each ingestion experiment was calculated as the geometric average of their initial and final values. The clearance rate *C* (ml ind⁻¹ d⁻¹) was calculated from initial and final concentrations of phytoplankton in the control and incubation beakers, according to the equation given by Frost (1972) and modified by Kiørboe et al. (1982). Estimates of *C* were made on the basis of both phytoplankton carbon and cell number concentrations that were measured simultaneously.

The rate of particle retention, *F*, is:

$$F = C \times x \quad (1)$$

where *x* is the phytoplankton concentration (µg C l⁻¹). The part of the filtered food that is trapped in the house (*Hf*) and does not contribute to ingestion (*I*) is:

$$I = F - Hf \quad (2)$$

Acuña and Kiefer (2000) have shown that the proportion of filtered phytoplankton actually ingested *i* is inversely related to the phytoplankton concentration following the expression:

$$i = \frac{I}{F} = 1 - \frac{x}{k_i + x} \quad (3)$$

k_i being the half-saturation constant, estimated at 200 µg C l⁻¹ from the data of Acuña and Kiefer (2000, calculated from Figs. 4H and 5J).

This proportion seems to be relatively constant for the different algal species while the quantity of ingested food, which depends on the quantity of filtered food, varies with different algal species.

The part of the ingested food that is not assimilated during the digestion is ejected as faecal pellets (*Fp*):

$$A = I - Fp \quad (4)$$

The ratio of assimilation to ingestion rates is the assimilation efficiency *a*:

$$a = \frac{A}{I} \quad (5)$$

A can also be expressed from Eqs. (1) and (4):

$$A = F - Hf - Fp \quad (6)$$

The production of carbon associated with house secretion (*H*), faecal pellet (*Fp*) and house-trapped food (*Hf*) has been measured for every incubation:

$$P = Fp + Hf + H \quad (7)$$

H has been shown independent from the food concentration (Sato et al., 2001), and related to both appendicularian body weight (*Wa*, µg C) and temperature (*T*, °C) (Fenaux, 1985; Sato et al., 2001):

$$H = 24 Wa 0.15[(0.0335 T) - 0.3] \quad (8)$$

This estimation of *H* together with the experimental measurements of *P* and *F* allow us to calculate the carbon assimilation rate:

$$A = F - P + H \quad (9)$$

and the carbon assimilation efficiency *a* from (Eqs. (2), (5), and (9)). Using the house C:N ratio of 250 determined by Alldredge (1976) for *Oikopleura rufescens*, the same calculations apply for the determination of the nitrogen assimilation efficiency.

This way to estimate the assimilation rate can be compared to the value obtained from the metabolic growth budget:

$$A = \Delta app + H + Rc \quad (10)$$

where Δapp is the increase rate of individual carbon weight and *Rc* the respiration rate. *Rc* has been calculated with equation given in Lombard et al. (2005), and a respiratory quotient (CO₂:O₂) of 0.87 (Mayzaud et al., 2005).

The rates *A*, *I*, *Fp*, *F*, *H*, *Hf*, Δapp and *Rc* are expressed in µg C ind⁻¹ d⁻¹, and the efficiencies *a* and *i* are dimensionless.

2.5. Cohorts experiment

In order to have a better comprehension of the relationship between growth and reproduction, we followed the development of four distinct cohorts fed with an equilibrated mixture of *Isochrysis galbana* and *Thalassiosira pseudonana* with total concentrations of 5, 8, 10 and 12 10³ cells ml⁻¹—equivalent to 50, 80, 100 and 120 µg C l⁻¹ respectively, according to the cell volume–carbon conversion factor of Strathmann (1967). As the four experimental set-ups could not be processed simultaneously, 2 experiments were conducted successively, first in the 50 and 100 µg C l⁻¹ food concentrations, and a second in the 80 and 120 µg C l⁻¹.

Thirty to forty females, previously photographed for size and egg number estimation, were forced to spawn. Eggs and male gametes were mixed together in a 2-l beaker filled with 0.2 µm filtered seawater. This time was considered as time zero. The milieu was subsequently enriched with algae to the final concentration of 50 µg C l⁻¹ controlled by Coulter

counter. Algal density was measured again at $t = 24$ h, a period of time sufficient to observe all the juveniles actively filtering in their first houses. They were photographed and counted in three aliquots of 50 ml randomly sampled in the beaker, to estimate their size and survival rate. A 2-l control beaker was set up identically but without animals. The remaining young animals were dispatched into two 4.5-l beakers filled with filtered seawater. The experimental algal concentrations were adjusted at this stage (to 50 and 80, and in the second run to 100 and 120 $\mu\text{g C l}^{-1}$).

Starting here, the same operations were repeated every day: counting and photographing appendicularians present in a sub-sample randomly taken from the culture beakers, measuring algal concentration in the beakers, counting and transferring all the remaining individuals into a new beaker filled with filtered seawater and phytoplankton at the experimental concentration. Control beakers without animals were examined at the same time. From day 5 until the end of the experiment, algae concentration was controlled and restored to the initial concentration twice each day. All the mature appendicularians were sampled and photographed. When not completely ripe, appendicularians were kept in a separate small beaker filled with the same algal concentration until full maturation, and then photographed. The parameters measured during this experiment were: the clearance rate, growth, mortality and reproduction. As mature animals die shortly after the spawning, the mortality due to reproduction was calculated from the sampled number

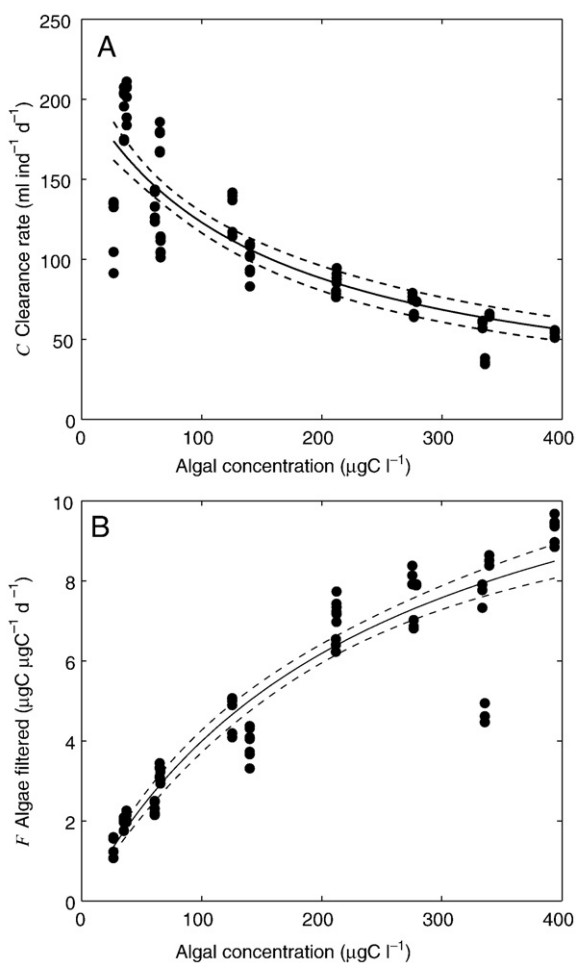


Fig. 2. (A) *Oikopleura dioica* clearance rate ($\text{ml ind}^{-1} \text{d}^{-1}$) and (B) daily amount of algae filtered by body mass unit ($\mu\text{g C } \mu\text{g C}^{-1} \text{d}^{-1}$) in relation to algal concentration ($\mu\text{g C l}^{-1}$). Continuous lines: least square regression for data fitted with a Michaelis–Menten model; dotted lines: 95% confidence intervals. Regression parameters were reported in Table 2.

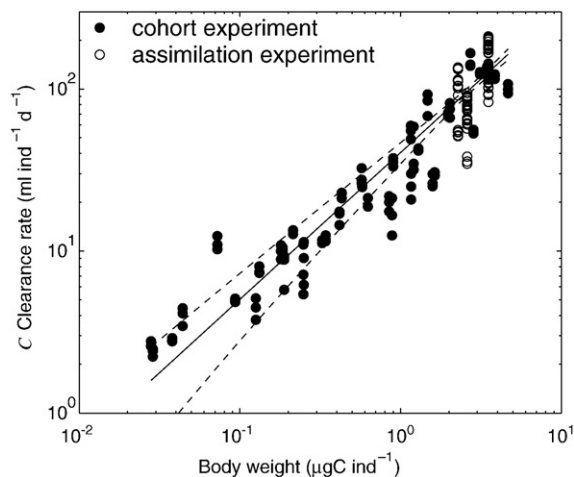


Fig. 3. *Oikopleura dioica* clearance rate ($\text{ml ind}^{-1} \text{d}^{-1}$) in relation with its body weight ($\mu\text{g C ind}^{-1}$) measured during the cohort and assimilation experiments. Continuous line: least square regression for data fitted with a power model; dotted lines: 95% confidence intervals. Regression parameters are reported in Table 2.

of mature animals. Body and gonad morphometric parameters were also daily measured from images. Differences between the different cohorts were tested using analysis of variance (ANOVA), with post hoc analysis using a Student Newman–Keuls (SNK) test. For data tested with probability $P > 0.05$, the H_0 was not rejected, i.e., samples were not significantly different, whereas for data tested with probability $P < 0.05$ the H_0 was rejected.

3. Results

3.1. Clearance and assimilation

The clearance rate of *Oikopleura dioica* is inversely related to the food concentration (Fig. 2A). It decreases approximately by a factor 4 with 10-fold food increase of the food concentration. Nevertheless, in these high food conditions, the retention rate of algae increases by a factor 8 (Fig. 2B). These rates were measured for individuals of similar sizes, maintained in different food concentrations (Table 1). Clearance rate measured at different stages of growth during the cohort experiment varies significantly with body size (Fig. 3). The relationship between the carbon body weight and the clearance rate follows a power function, with an exponent of $0.91 (\pm 0.07)$. Using this exponent, a Michaelis–Menten function could be fitted to the filtration rate data (Fig. 2B, Table 2).

The quantity of food cleared in units of carbon and its subsequent partitioning into ingestion and assimilation varies as a function of the food concentration as shown in Fig. 4A. The filtered carbon values increase with increasing food concentration, while the ingestion rate becomes saturated around of 140 $\mu\text{g C l}^{-1}$. The assimilation rate does not appear to respond significantly to the increase of available food. As a consequence, the carbon assimilation efficiency (Fig. 4B) decreases with food concentration. One point (0.47 assimilation efficiency) corresponding to extreme conditions (393 $\mu\text{g C l}^{-1}$) diverges from the general tendency and was not considered in the analysis. Note that the Michaelis–Menten relationship fitted to the data is very similar to the one calculated independently from the individual growth budget data (Table 2). Although more scattered than for carbon, the nitrogen assimilation efficiency follows a similar decreasing trend with increasing food concentration (Fig. 4C). The aberrant points may arise from experimental biases due to the nitrogen excretion/assimilation processes. Nevertheless, the general relationship between carbon and nitrogen assimilation is linear and in most cases appendicularians displayed a slightly higher carbon than nitrogen assimilation efficiency (Fig. 4D).

Table 2
Oikopleura dioica. Filtration rate and assimilation efficiency.

X	Y	Type	lm	k	a	b	r ²
Algal concentration (µg C l ⁻¹)	Algae filtered (µg C µg C ⁻¹ d ⁻¹)	$Y = lm \frac{X}{k+X}$	11.15 (±0.21)	151.10 (±22.28)			0.88
Appendicularian weight (µg C)	Filtration rate (ml ind ⁻¹ d ⁻¹)	$Y = bX^a$			0.91 (±0.07)	40.56 (±3.06)	0.74
Appendicularian weight (W, µgC)	Algae filtered (µgC µgC ⁻¹ d ⁻¹)	$Y = lm W^a \frac{X}{k+X}$	12.27 (±1.01)	151.10 (±22.28)	0.91 (±0.07)		0.89
Algal concentration (X, µgC l ⁻¹)	Carbon assimilation efficiency	$Y = 1 - \frac{X}{k+X}$		145.53 (±33.36)			0.68
Algal concentration (µg C l ⁻¹)	Nitrogen assimilation efficiency	$Y = 1 - \frac{X}{k+X}$		62.89 (±26.27)			0.38
Carbon assimilation efficiency	Nitrogen assimilation efficiency	$Y = aX + b$			1.11 (±0.24)	-0.18 (±0.14)	0.69
Algal concentration (µgC l ⁻¹)	Carbon assimilation efficiency (from appendicularian growth)	$Y = 1 - \frac{X}{k+X}$		148.38 (±39.27)			0.66

Parameter estimation and r² of the regressions obtained between variables X and Y with different types of expressions.

3.2. Morphometry

As a consequence of different shapes, gonads and trunk do not have the same size to volume relationship (Fig. 5A). Consequently, studies based only on body and gonad sizes may lead to an underestimation of the gonad volume and thus of the gonad mass. It is therefore important to measure the appendicularian trunk (without gonad) and the gonads

separately, in units of volume rather than in units of size. The gonad and trunk volumes can be expressed from size measurements by two significantly different power functions (Table 3) that have nevertheless the same power exponent.

In a power function fitted to the relation between size and volume of adult body (gonad + trunk) the former has a statistically greater volume than the latter (Fig. 5B). This difference is essentially due to

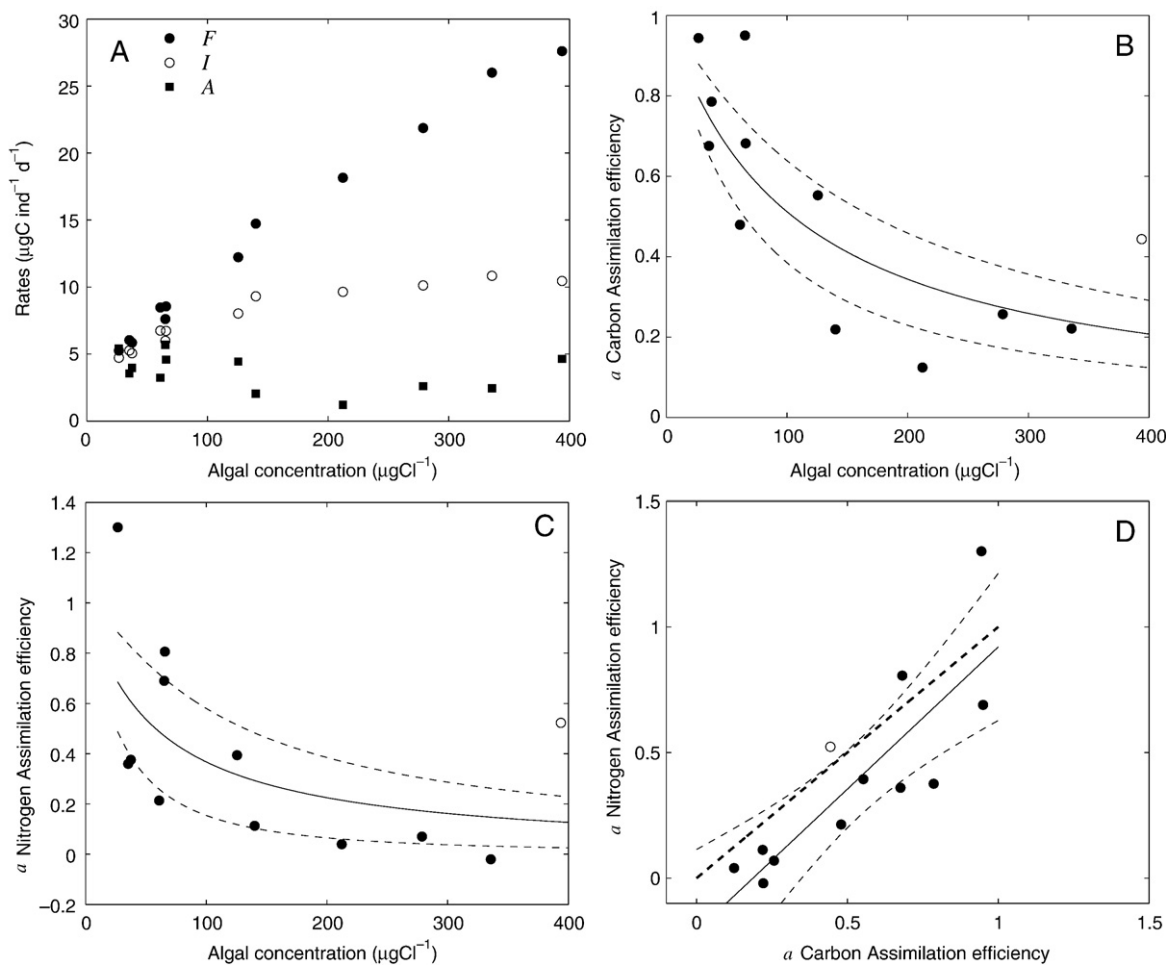


Fig. 4. *Oikopleura dioica* (A) Amount of carbon filtered ingested and assimilated by one individual during 1 day (µg C µg C⁻¹ d⁻¹) in relation to algal concentration (µg C l⁻¹). (B) Carbon assimilation efficiency related to the algal concentration (µg C l⁻¹). (C) Nitrogen assimilation efficiency in relation to algal concentration (µg C l⁻¹). (D) Nitrogen assimilation efficiency in relation to carbon assimilation efficiency, the x = y relationship is added for indication (dark dotted line). Open circle: result not considered in the analysis; continuous lines: least square regression for data fitted with a 1-Michaelis-Menten model or with linear model; dotted lines: 95% confidence intervals for regressions. Parameters of the regressions were indicated on Table 2.

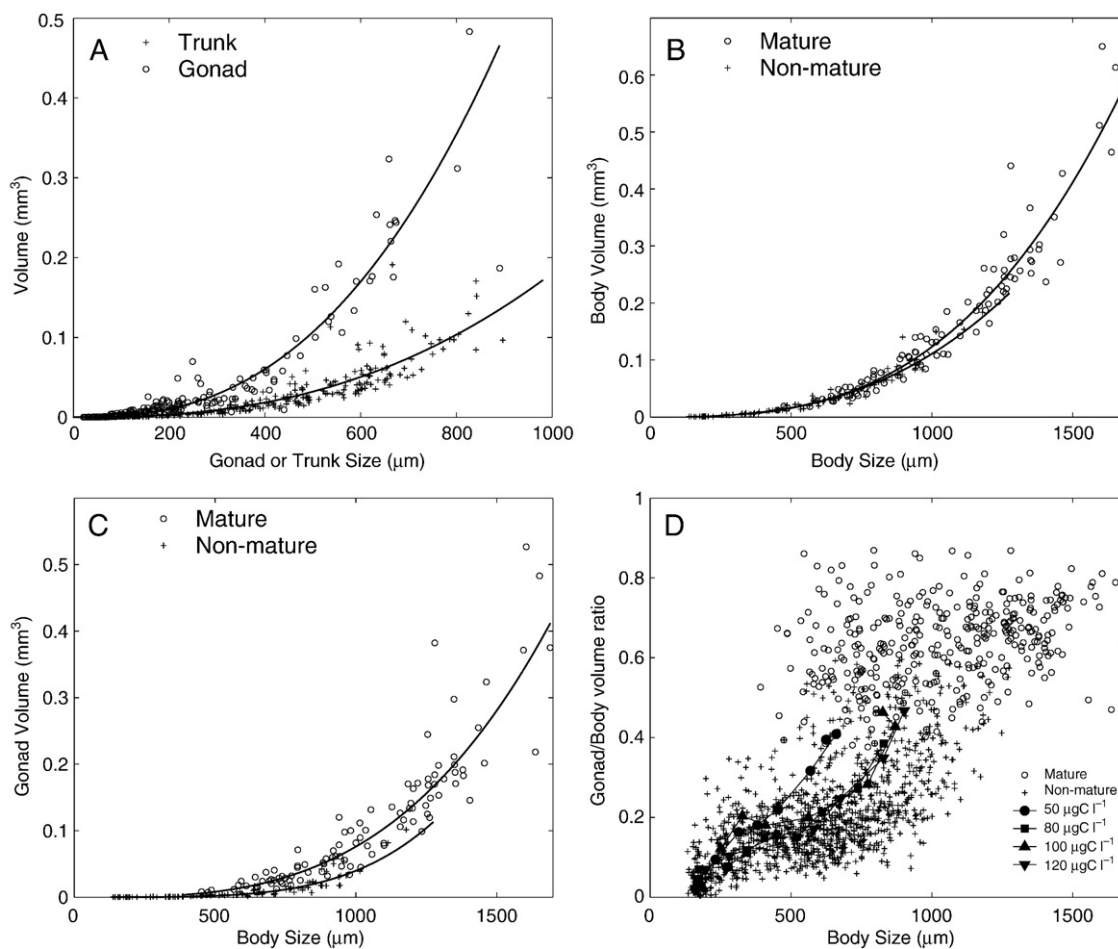


Fig. 5. (A) *Oikopleura dioica* volume (mm³) vs. size (µm) relationship for trunk and gonads. (B) Total body volume (mm³) of mature and non-mature animals in relation to body length (µm). (C) Gonad volume of mature and non-mature appendicularians in relation to body length (µm). (D) Gonad/total volume ratio of mature and non-mature animals in relation to body length (µm). Mean daily gonad/total volume ratio of the cohort fed with the four different algal concentrations is on the same axes. Continuous lines: least square regression for data fitted with a power model. The total number of measurements was 1513 (372 matures and 1141 non-matures). For a better representation, only 200 data points were randomly represented in the figure A and only 100 in the figures B and C. Parameters of the regressions are given in Table 3.

the gonad volume, which is significantly larger in mature appendicularians than in immature (Fig. 5C). Immature animals have generally a gonad that represents less than 30% of the body volume (Fig. 5D). At the beginning of the maturation, this percentage ranges from 30% to 50%, whereas in fully mature appendicularians (i.e., ready to spawn) it varies between 50% and 87% (mean 63%). This result suggests that gonad/total volume ratio can be used as an indicator of the maturation stages during the appendicularian life span, including somatic growth, gonad maturation and spawning. In all cases there is no difference between male and female morphometric parameters (in all covariance analyses $P > 0.05$). Appendicularians total weight can also be described by a power function of the body length (Fig. 6A), or with less variability, by a linear function of the body volume (Fig. 6B).

In Fig. 6, the samples with larger body sizes originate from mature animals for which gonad content weight and trunk (including the tail) weight were measured separately. The gonad to total body volume ratio is similar to the gonad (gametes weight) to total individual weight ratio. Eggs represent respectively 70.32% ($\pm 4.63\%$, $n = 5$) and 73.16% ($\pm 5.51\%$, $n = 5$) of total body carbon and nitrogen (Table 4). The gonad vs. total body weights ratios of mature animals expressed in carbon and nitrogen are not significantly different, but differences appear between males and females. In males gonad vs. total weight ratios are similar both for carbon and nitrogen whereas females gonads have significantly

more nitrogen than their body without gonad. This difference is also observed when comparing this ratio between male and females. No difference is observed in carbon units whereas in nitrogen units, the ratio is slightly lower in males than in females (Table 4). Similar trends were observed for the C:N ratio that was significantly different between gonads and body in females but similar in males. The gonad C:N ratio differs significantly between males and females contrarily to the C:N ratio of the body without the gonad. A mean C:N ratio of 4.08 (± 0.36 ; $n = 33$) can be calculated from the values of intact organisms (trunk and gonads) during the different experiments.

The mean egg diameter was estimated from photographs as 94.32 µm (± 8.2 ; $n = 52$) and is not related to the appendicularian size. The proportion of the gonad volume occupied by eggs is 57% ($\pm 17\%$; $n = 144$) and is independent of the appendicularian size. The number of eggs is positively correlated with the appendicularian size (Table 3, Fig. 7A) and volume (Fig. 7B). The extreme values of 4 and 665 eggs correspond to 458 and 1605 µm sized females, respectively. In our experiments the mean egg weight was 0.037 µg C (± 0.003 ; Table 4).

3.3. Cohorts

Individual characteristics measured during the development of the 4 cohorts are given in the Table 5. 17 h after fertilisation, all viable

Table 3
Oikopleura dioica. Morphometry.

X	Y	Type	a	b	r ²	Covariance analysis	
						a	b
Gonad size (μm)	Gonad volume (mm ³)	Y = bX ^a	2.56 (±0.03)	1.34 10 ⁻⁸ (±2.64 10 ⁻⁹)	0.91	ns	***
Trunk size (μm)	Trunk volume (mm ³)	Y = bX ^a	2.49 (±0.04)	5.99 10 ⁻⁹ (±1.73 10 ⁻⁹)	0.78		
Body size (μm)	Body volume (mm ³)	Y = bX ^a	2.98 (±0.06)	1.44 10 ⁻¹⁰ (±5.84 10 ⁻¹¹)	0.93	***	
Body size (μm)	Mature Body volume (mm ³)	Y = bX ^a	2.77 (±0.02)	5.52 10 ⁻¹⁰ (±8.77 10 ⁻¹¹)	0.95		
Body size (μm)	Non-mature Body volume (mm ³)	Y = bX ^a	3.23 (±0.09)	1.62 10 ⁻¹¹ (±1.04 10 ⁻¹¹)	0.86	***	
Body size (μm)	Mature Gonad volume (mm ³)	Y =	4.20 (±0.06)	9.86 10 ⁻¹⁵ (±4.37 10 ⁻¹⁵)	0.84		
Body size (μm)	Non-mature Gonad volume (mm ³)	bX ^a					
Body size (μm)	Eggs number	Y = bX ^a	3.12 (±0.19)	4.27 10 ⁻⁸ (±5.88 10 ⁻⁸)	0.74		
Gonad volume (mm ³)	Eggs number	Y = aX	1145.02 (±23.90)		0.76		
Body size (μm)	Appendicularian weight (μgC)	Y = bX ^a	2.60 (±0.13)	1.06 10 ⁻⁷ (±9.45 10 ⁻⁸)	0.96		
Body volume (mm ³)	Appendicularian weight (μgC)	Y = aX	47.66 (±0.79)		0.98		

Estimation of the regression parameters *a* and *b*, and of *r*² obtained between variables *X* and *Y* with different types of expressions. Comparison of slopes (*a*) and regression intercepts (*b*) on log–log transformed data of gonads and trunks of mature and non-mature appendicularians using covariance analysis: ns=not significantly different; ***=significantly different at *p*<0.005.

embryos developed their houses in every feeding incubator. Despite the identical feeding conditions, the larval survival rate varied from 38% to 69% in the different incubators. One day after fertilisation, the trunk length of all organisms was in the range of 167.64 μm ± 20 μm. Until day 5, no significant difference in body length, gonad size, appendicularian weight and gonad to body volume ratio could be observed for the different food conditions tested (Fig. 8A). At this time, the mean body size of all cohorts was approximately 400 μm. Only starting on day 5 appendicularian body length in the 4 cohorts became significantly different. These differences were even more evident for carbon weight calculated from the body volume (Fig. 8B). The tendency for gonad growth was similar (Fig. 8C) but the cohorts became significantly different only at day 7. Organisms fed with the lower food concentration had always the smallest body and gonad size, and *vice versa*. The gonad volume increased proportionally faster than the trunk volume from day 1 to day 4 (Fig. 8D), but between days 4 and 6, the gonad and trunk increased at the same rate, i.e., the proportion of the body volume occupied by gonads remained constant. After day 6, the gonad volume commenced to increase faster than the total body volume, and the first males became totally mature a short time later. The speed of this trade-off between body and gonad volume variations was individually analysed on animals isolated from the cohort fed at 50 μg C l⁻¹ (Fig. 8D). The general relationship between gonad to total volume ratio and appendicularian size shown in Fig. 5D suggests that cohorts fed with the higher food concentrations (80, 100 and 120 μg C l⁻¹) undergo similar maturation processes, by opposition to the cohort fed with the 50 μg C l⁻¹ food concentration, for which the size of maturation is smaller (body length ≈ 600 μm).

The general evolution of the mortality was similar in the 4 cohorts with high mortality rate for the first day (30–39%), and low mortality during the growth phase (7–15%). This mortality was essentially due to animals sticking to the water surface or entangled in their houses. After day 6, the mortality due to spawning increased

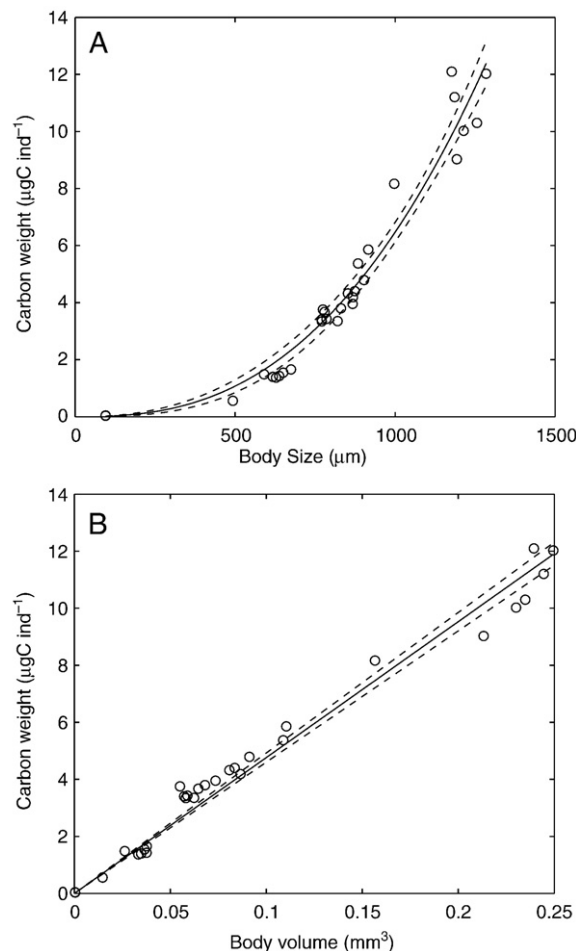


Fig. 6. (A) *Oikopleura dioica* carbon weight (μg C ind⁻¹) in relation to its size (μm). Continuous line: least square regression for data fitted with a power model; dotted lines: 95% confidence intervals for power regression. (B) Appendicularians carbon weight (μg C ind⁻¹) in relation to their total body volume (mm³). Continuous line: least square regression for data fitted with a linear model; dotted lines: 95% confidence intervals for linear regression. Parameters of the regressions are given in the Table 3.

rapidly. This led to a total mortality rate of 95% measured at day 9 for the cohort fed with 120 μg C l⁻¹. At day 10, all appendicularians spawned or died.

Table 4
Oikopleura dioica.

	Females		Males		<i>p</i> t-test males vs females
Carbon gonad/total weight (%)	70.32	±4.63 (5)	69.62	±4.19 (5)	0.406
Nitrogen gonad/total weight (%)	73.16	±5.51 (5)	69.37	±1.71 (5)	0.077
<i>p</i> (t-test carbon vs nitrogen)	0.007	**	0.45		
Trunk C/N	4.7	±0.71 (5)	4.41	±0.94 (5)	0.19
Gonad C/N	4.01	±0.33 (5)	4.37	±0.21 (5)	0.026*
<i>p</i> (t-test gonad vs trunk)	0.017	*	0.47		
Body C/N (all samples)	4.08	±0.36 (33)			
Egg weight (μg C)	0.0372	±0.0031 (5)			

Gonad/total weight ratios in carbon and nitrogen. C/N ratio for gonads, body (without gonads) and whole organism (cumulating all experiments). Eggs carbon weight. **=significantly different with *p*<0.01 and *=significantly different with *p*<0.05.

4. Discussion

4.1. Clearance and assimilation

The clearance rate of *Oikopleura dioica* is well documented in relation to appendicularian weight (Paffenhöfer, 1976; Gorsky, 1980; King et al., 1980; Fenaux and Malara, 1990; López-Urrutia et al., 2003b; Broms and Tiselius, 2003), food concentration (Acuña and Kiefer, 2000; Selander and Tiselius, 2003; Tiselius et al., 2003) and particle size (Tiselius et al., 2003; Fernández et al., 2004). Our results are consistent with those obtained by Broms and Tiselius (2003) for similar ranges of food concentrations and temperatures. They also match measurements reported by López-Urrutia et al. (2003b) but are higher than those estimated by Gorsky (1980) and Fenaux and Malara (1990). This can be explained by the fact that the clearance rate is higher in the food-limited conditions used in our experiments.

Our data show that the carbon assimilation efficiency decreases with increasing food concentration. This can be related to the reduction of the gut transit time in high food concentrations (López-Urrutia and Acuña, 1999). At low food concentrations, the food transit in the digestive tract is slower, resulting in a more efficient breakdown and absorption of organic compounds. For several organisms, the relationship between the assimilation efficiency and the food concentration is considered as constant (i.e. Purcell, 1983 for siphonophores, Xu and Wang, 2003 for *Acartia spinicauda*). In a few cases however, decrease in assimilation

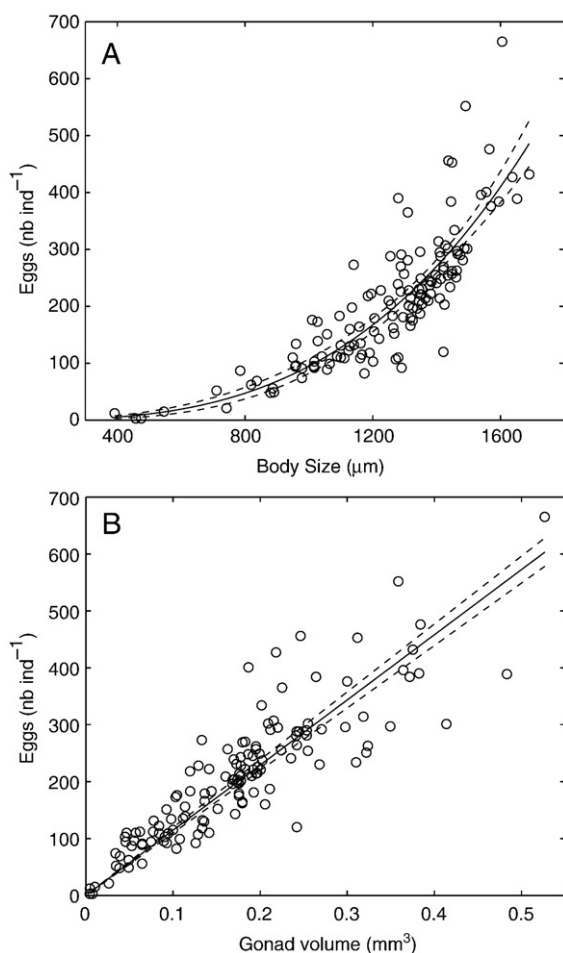


Fig. 7. (A) *Oikopleura dioica* egg number per female (nb ind^{-1}) in relation with to the body length (μm). Continuous line: least square regression for data fitted to a power model; dotted lines: 95% confidence intervals for power regression. (B) Eggs number (nb ind^{-1}) in relation to the female gonad volume (mm^3). Continuous line: least square regression for data fitted to a linear model; dotted lines: 95% confidence intervals for linear regression. For parameters of the regressions see Table 3.

Table 5

Oikopleura dioica.

	50 $\mu\text{g C l}^{-1}$	80 $\mu\text{g C l}^{-1}$	100 $\mu\text{g C l}^{-1}$	120 $\mu\text{g C l}^{-1}$
Mean mature size ($\mu\text{m} \pm \text{sd}$)	709.54 (± 128.16)	746.11 (± 128.88)	984.40 (± 215.44)	840.50 (± 134.50)
Mean eggs nb by female ($\pm \text{sd}$)	64.70 (± 25.79)	88.50 (± 32.12)	164.53 (± 50.96)	149.64 (± 74.95)
Proportion of males	55.93%	52.78%	49.21%	65.22%

Mean size of mature appendicularians, mean number of eggs produced by females and sex ratio for the cohort fed with 50 $\mu\text{g C l}^{-1}$, 80 $\mu\text{g C l}^{-1}$, 100 $\mu\text{g C l}^{-1}$ and 120 $\mu\text{g C l}^{-1}$ algal concentration.

efficiency was observed at high food level (in *Artemia franciscana* Evjemo et al., 2000, in the copepod species *Centropages typicus*, *Temora stylifera*, *Calanus helgolandicus* Gaudy, 1974, and *Acartia tonsa* Kiørboe et al., 1985; Besiktepe and Dam, 2002). Only a few studies concerned carbon assimilation in appendicularians (Gorsky, 1980; Bochdanský et al., 1999). They were obtained by indirect methods i.e. the comparison of the ash free dry weight:dry weight ratios between food and feces (Gorsky, 1980), or by dual radio-isotopes labeling (Bochdanský et al., 1999). Bochdanský et al. (1999) found no significant relationship between ingestion rate and assimilation efficiency for *Oikopleura vanhoeffeni*, but some of their results for the low food concentration range were highly variable (efficiency ranging from 10 to 90%). Similarly, the assimilation efficiency measured in *O. dioica* (Gorsky, 1980) was between 16% and 88% for similar carbon concentrations of *Isochrysis galbana* and a mixture of *Thalassiosira pseudonana* and *Tetraselmis sueica*. In the indirect method the total recovery of zooplankton faeces is not needed, but it can underestimate the assimilation efficiency when organisms assimilate ash (Purcell, 1983). This latter method is appropriate for copepods or other crustaceans for which direct measurements of assimilation can give underestimated values due for example to coprophagy (Besiktepe and Dam, 2002). Experimental protocol we adopted allows the direct estimation of the assimilation from the total recovery of matter in the experimental medium. This method may be used for *O. dioica* because it has a high clearance rate and high ingestion capacity with significant assimilation values during short incubation times and its inlet filter mesh size prevents feces to be ingested (Kiefer & Acuña unpublished data in Fernández et al. (2004), Flood and Deibel (1998)). In addition, we compared these results to the assimilation rates calculated from the appendicularian growth (Table 2). Nevertheless, as the ingestion rate was calculated from Acuña and Kiefer (2000), some bias could be introduced to the assimilation estimation. Another bias could be produced by the bacterial activity despite all the precautions.

Results concerning zooplankton nitrogen assimilation are relatively scarce and only a few studies showed that efficiency decreases with increasing food concentration (Kiørboe et al., 1985 for *Acartia tonsa*). The similarity of nitrogen and carbon assimilation efficiency in regard to the food concentration indicates that appendicularians have a stoichiometric assimilation of these two components from marine particles. However, this relationship between nitrogen and carbon can only be related to the chemical or specific composition of the food particles (Mayzaud et al., 1998; Besiktepe and Dam, 2002; Xu and Wang, 2003) and may change if appendicularians ingest particles of different composition.

4.2. Feeding strategy

Results obtained in this study indicate that the assimilation efficiency of *Oikopleura dioica* decreases at high food concentrations (Fig. 4). This process may be similar to the superfluous feeding described by Beklemishev (1962) for marine herbivorous zooplankton. In high food conditions, the food residence time in the digestive system is minimal (López-Urrutia and Acuña, 1999) thus the assimilation efficiency decreases.

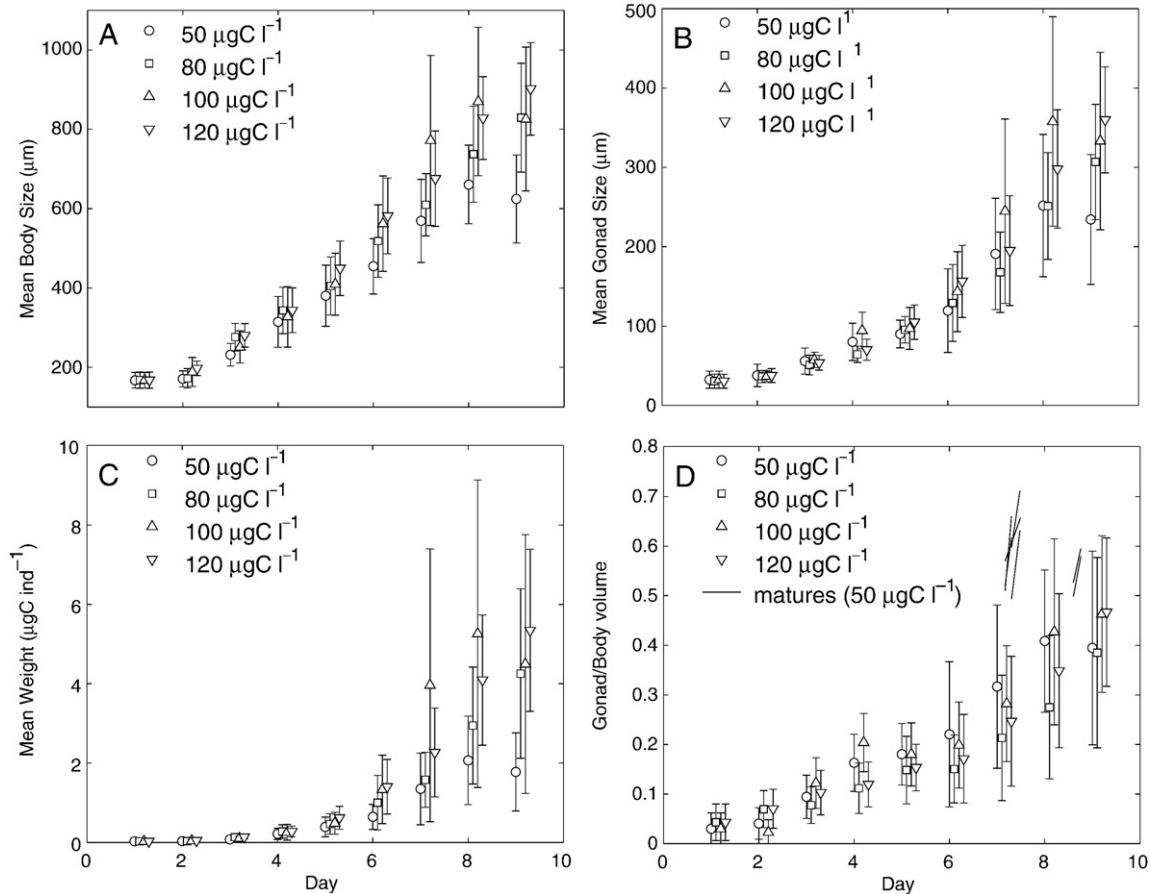


Fig. 8. (A) *Oikopleura dioica* mean body size (μm) measured every day for the cohorts fed with $50 \mu\text{g C l}^{-1}$, $80 \mu\text{g C l}^{-1}$, $100 \mu\text{g C l}^{-1}$ and $120 \mu\text{g C l}^{-1}$. (B) Gonads size of the individuals belonging to the 4 cohorts. (C) Appendicularians mean weight calculated from size measurements. (D) Mean gonad/total body volume ratio of the 4 cohorts. Continuous lines: maturation of isolated appendicularians from the cohort fed with $50 \mu\text{g C l}^{-1}$ algal concentration.

On the contrary, when food concentration is low, the clearance and ingestion rates, and assimilation efficiency increase, maximizing the collection and digestion of food (Acuña and Kiefer, 2000; Selander and Tiselius, 2003; Tiselius et al., 2003, present study). Appendicularians can thus optimize the resources for growth and gonad maturation. This results in only a small impact of food concentration on the assimilation and growth rates (Figs. 4A and 8, respectively) and may explain the success of appendicularians' adaptation to life in aphotic depths and reveals their ability to grow and reproduce on low energy supplies (Fenaux and Youngbluth, 1990; Gorsky et al., 1991). This also implies consequences for the carbon transport in the water column. Indeed, at low food densities appendicularians will produce only a small amount of faecal pellets (difference between I and A in Fig. 4A) whereas their quantity will increase at high food concentrations. The ecological impact on carbon transport will then be potentially higher in productive areas where the food density is high.

4.3. Appendicularian size, volume and weight

Estimation of appendicularian trunk and gonad volumes rather than lengths is important, because the volume and weight are linearly related. A gonad, compared to a trunk (body length without the gonads) of same size, represents a greater volume. Weight estimations based on size measurement may thus lead to an underestimation of the gonad weight. Moreover, for the same body size this method allows to discriminate between mature and non-mature animals. The maturation threshold is observed at the gonad/body volume ratio of 0.30; Fig. 9). Above this ratio the maturation process is rapid and the spawning size depends on the feeding condition and temperature.

Below this ratio, appendicularians are not reproducing and die out (Gorsky, 1980).

Our results show a weight versus size relationship similar to that of King et al. (1980) but lower than that found by Gorsky et al. (1988). This difference, especially for small individuals, is possibly due to the fact that in our study special attention was given to measure appendicularians with empty digestive tract and without the house rudiment that may account for more than 15% of the body weight (Sato et al., 2001). Egg weight was not considered in the regression since we express the relationships in relation to trunk size or volume only.

Mature appendicularians are extremely fragile and are spawning while perturbed. The measurement of an entire individual is generally performed only when not fully mature. For this reason we decided to isolate mature organisms and let them spawn naturally and measure separately the gonad content and the body without gonads. The total body weights of these individuals (gonad + trunk) are also reported in Fig. 6. Proportion of the gonads in the total weight of appendicularians has never been estimated. When weighing separately the trunk and the gametes of mature organisms forced to spawn, the gonad weight represents 70% of the total weight. This value is close to the volume estimated from image analysis (63%) and confirms the potential error that can be made when extrapolating the gonad weight from the body size. Estimating from body size, the gonads represent only 40–50% of the body weight. In this case the bias introduced by estimating the gonad weight from size measurements may be relatively important (20–30%).

Nitrogen content of male and female gonads is different. Female gonad contains more nitrogen. In other words, the protein investment is higher in seminal products in females than in males and this may

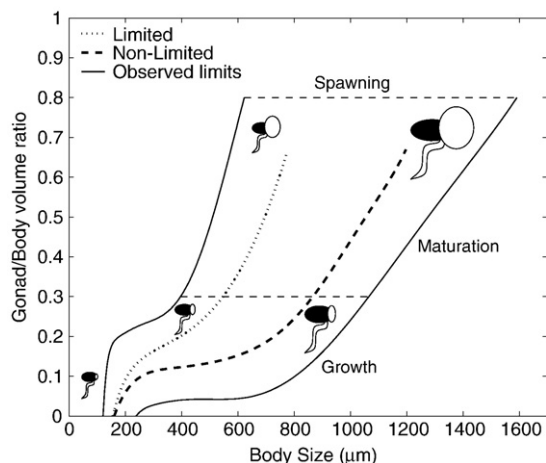


Fig. 9. *Oikopleura dioica*. Use of the gonad/total body volume ratio in relation to the appendicularian size for the determination of the maturation and spawning process. Continuous lines: limits of the growth area. Dotted line: evolution of a food limited population of appendicularians. Dashed line: evolution of an unlimited population. We can distinguish two major growing phases: a somatic growth phase with an increase in appendicularian size without major change in gonad volume proportion compared to total body volume; and a maturation growth phase with a rapid increase in gonad volume compared to total body volume. The shift between the somatic growth phase and the maturation phase occurs when the gonad/volume ratio reaches a threshold between 0.25–0.35. The spawning starts when the gonad/body volume ratio reaches a threshold close to 0.8. Well fed appendicularians during the first 2 days, increase progressively their size and the proportion of their gonad volume and reach a typical somatic growth proportion with gonads representing ≈ 0.15 . During the next few days, gonads and body volume increase nearly simultaneously, reaches the maturation threshold (horizontal dashed line) and then increases rapidly to the spawning limit. In the case of a food limited population, despite of the slow increase of the body size, the gonad volume increases. When the gonad/total volume ratio reaches the maturation threshold, the spawning take place with smaller individuals.

indicate that the sperm is less costly to produce than eggs. This suggests that the maturation of males may be shorter than required for females and may explain why, in a synchronized cohort, males spawn earlier during the reproductive period than females.

From gonad carbon content and egg number observed for the same females, it is possible to calculate the mean egg weight. Our measurements of the eggs show a mean egg weight of $0.037 \mu\text{gC}$ ($\pm 0.003 \mu\text{gC}$, $n=5$). This value is rather a surprising. It is twice the value given in King et al. (1980; $0.015 \mu\text{gC}$, $n=2$). In the latter study the carbon weight of appendicularians measuring 120 and 150 μm trunk lengths was estimated as 0.04 and 0.05 μgC , respectively. These sizes correspond to a larva younger than 24 h (Fenaux, 1998, pers. obs.). During embryogenesis, eggs generally consume some metabolic reserves by respiration, resulting in a decrease in the egg weight (Lucas and Crisp, 1987; Shilling and Manahan, 1990; Eldridge et al., 2002). At the end of its larval stage appendicularians must produce a house representing approx. 15% of their total weight (Sato et al., 2001). Considering the energy expenses prior to active feeding, it is possible that the egg weight was underestimated in the past.

4.4. Cohort experiments

Cohort experiments show that *Oikopleura dioica* could be food limited at the lowest food concentration ($50 \mu\text{g C l}^{-1}$), which corresponds to oligotrophic oceanic conditions. In this concentration, individuals reach their final weight of $2.06 \mu\text{g C}$ ($660 \mu\text{m}$ body size) at day 8. This value is 2.5 times lower than at the $100 \mu\text{gC}$ feeding concentration (Fig. 8). The egg production follows the same proportions (Table 5). In the three other experimental conditions, with higher food concentrations corresponding to mesotrophic conditions, appendicularians rapidly reached the maximum growth rate. This is consistent with the feeding strategy of *O. dioica* i.e. decrease in clearance rate, ingestion and assimilation efficiencies with increasing

food density. These mechanisms optimize the growth rate in high food concentrations as well as in low concentrations and explain the success of appendicularians in different ecological niches. Our results show that *O. dioica* could develop and reproduce even in a food concentration close to the maintenance food level determined by models ($30 \mu\text{g C l}^{-1}$; López-Urrutia et al., 2003a).

According to Troedsson et al. (2002) the somatic growth is independent of the food concentration that controls the gonad growth essentially during the maturation. According to our results growth of the trunk was similar in the four food concentrations until day 5 and until day 7 for the gonad growth, but different afterwards. Our results suggest that the differences are due to both, gonad and trunk growth and that all mature animals have the same gonad/body volume ratio upon the spawning. It means that whatever the size, the gonads represent always approximately the same proportion of the total body volume. The gonad/body volume ratio appears to be a reliable indicator of appendicularian maturity or reproduction state and separate the different growth stages described by Troedsson et al. (2002). We can define two major maturity stages that explain the changes in energy allocation strategy (Fig. 9): 1) the somatic growth, during which appendicularians invest a considerable part of the assimilated matter in trunk and a less in gonad growth, and 2) the maturation phase when investment in the trunk growth is lower and most of the assimilated matter is invested in gonad maturation. This process is rapid, lasting only few hours (Nishino and Morisawa, 1998). In food limited conditions, the total appendicularian growth rate is lower and the maturation process starts with a smaller sizes classes and gives smaller matures.

In order to better understand the response of appendicularians to the environmental forcing, the results obtained in this study were used to model the life cycle of *O. dioica* (see Lombard et al., 2009-this volume).

Acknowledgements

We thank E. M. Thompson and J.-M. Bouquet (Sars International Center, Bergen, Norway) for the supply of fertilized appendicularian eggs, I. Palazzoli for the Coulter Counter measurements, P. Nival, D. Deibel, J.L. Acuña, C. Poggiale, F. Carlotti, M. Youngbluth, L. Stemmann for constructive discussions and the French ZOOPEC program, MARBEF and EUR-OCEANS EU Networks of Excellence for financial support.

References

- Acuña, J.L., Kiefer, M., 2000. Functional response of the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Limnol. Oceanogr.* 45, 608–618.
- Allredge, A.L., 1976. Field behavior and adaptative strategies of appendicularians (Chordata: Tunicata). *Mar. Biol.* 38, 29–39.
- Beklemishev, C.W., 1962. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. *Rapp. P.-V. Reun. - Cons. Int. Explor. Mer* 153, 108–113.
- Besiktepe, S., Dam, H.G., 2002. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.* 229, 151–164.
- Bochdansky, A.B., Deibel, D., Rivkin, R.B., 1999. Absorption rates and biochemical fractionation of assimilated compounds in the cold water appendicularian *Oikopleura vanhoeffeni*. *Limnol. Oceanogr.* 44, 415–424.
- Broms, F., Tiselius, P., 2003. Effects of temperature and body size on the clearance rate of *Oikopleura dioica*. *J. Plankton Res.* 25, 573–577.
- Deibel, D., 1998. Feeding and metabolism of Appendicularia. In: Bone, Q. (Ed.), *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 139–149.
- Eldridge, M.B., Norton, E.C., Jarvis, B.M., MacFarlane, R.B., 2002. Energetics of early development in the viviparous yellowtail rockfish. *J. Fish Biol.* 61, 1122–1134.
- Evjemo, J.O., Vadstein, O., Olsen, Y., 2000. Feeding and assimilation kinetics of *Artemia franciscana* fed *Isochrysis galbana* (clone T. Iso). *Mar. Biol.* 136, 1099–1109.
- Fenaux, R., 1985. Rhythm of secretion of Oikopleurid's houses. *Bull. Mar. Sci.* 37, 498–503.
- Fenaux, R., 1998. Life history of the Appendicularia. In: Bone, Q. (Ed.), *The biology of pelagic tunicates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 151–160.
- Fenaux, R., Malara, G., 1990. Taux de filtration de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol 1972. *Rapp. P.-V. Reün.-Comm. Int. Explor. Sci. Mer MeAditerr.* 32, 20.
- Fenaux, R., Youngbluth, M.J., 1990. A new mesopelagic appendicularian, *Mesochordaeus bahamasi* gen. nov., sp. nov. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 70, 755–760.
- Fenaux, R., Bone, Q., Deibel, D., 1998. Appendicularian distribution and zoogeography. In: Bone, Q. (Ed.), *The biology of pelagic tunicates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 251–264.

- Fernández, D., López-Urrutia, A., Fernández, A., Acuña, J.L., Harris, R., 2004. Retention efficiency of 0.2 to 6 μm particles by the appendicularians *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis*. Mar. Ecol., Prog. Ser. 266, 89–101.
- Fidalgo, J.P., Cid, A., Torres, E., Sukenik, A., Herrero, C., 1998. Effects of nitrogen source and growth phase on proximate biochemical composition, lipid classes and fatty acid profile of the marine microalga *Isochrysis galbana*. Aquaculture 166, 105–116.
- Flood, P.R., Deibel, D., 1998. The appendicularian house. In: Bone, Q. (Ed.), The biology of pelagic tunicates. Oxford University Press, Oxford, pp. 105–124.
- Flynn, K.J., Davidson, K., Leftley, J.W., 1994. Carbon–nitrogen relations at whole-cell and free-amino-acid levels during batch growth of *Isochrysis galbana* (Prymnesiophyceae) under conditions of alternating light and dark. Mar. Biol. 118, 229–237.
- Frost, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr. 17, 805–815.
- Gaudy, R., 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol. 25, 125–141.
- Gorsky, G., 1980. Optimisation des cultures d'Appendiculaires. Approche du métabolisme de *Oikopleura dioica* Thèse 3e cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 119 pp.
- Gorsky, G., Palazzoli, I., 1989. Aspects de la biologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol. 1872 (Chordata: tunicata). Oceanis 15, 39–49.
- Gorsky, G., Dallot, S., Sardou, S., Fenaux, R., Carré, C., Palazzoli, I., 1988. Carbon and nitrogen composition of some northern Mediterranean zooplankton and micronekton species. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 124, 133–144.
- Gorsky, G., Lins da Silva, N., Dallot, S., Laval, P., Braconnot, J.C., Prieur, L., 1991. Midwater tunicates: are they related to the permanent front of the Ligurian Sea (NW Mediterranean)? Mar. Ecol., Prog. Ser. 74, 195–204.
- Gorsky, G., Chretiennot-Dinet, M.J., Blanchot, J., Palazzoli, I., 1999. Picoplankton and nanoplankton aggregation by appendicularians: fecal pellet contents of *Megalocercus huxleyi* in the equatorial Pacific. J. Geophys. Res. C., Oceans 104 (C2), 3381–3390.
- Hansen, J.L.S., Kjørboe, T., Alldredge, A.L., 1996. Marine snow derived from abandoned larvacean houses: sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. Mar. Ecol., Prog. Ser. 141, 205–215.
- Hopcroft, R.R., Roff, J.C., 1998. Production of tropical larvaceans in Kingston Harbour, Jamaica: are we ignoring an important secondary producer? J. Plankton Res. 20, 557–569.
- King, K.R., Hollibaugh, J.T., Azam, F., 1980. Predator–prey interactions between the larvacean *Oikopleura dioica* and bacterioplankton in enclosed water columns. Mar. Biol. 56, 49–57.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Nicolajden, H., 1982. Ingestion rate and gut clearance in the plankton copepod *Centropages hamatus* (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. Ophelia 21, 181–194.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F., Hamburger, K., 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. Mar. Ecol., Prog. Ser. 26, 85–97.
- Kremer, P., Madin, L.P., 1992. Particle retention efficiency of salps. J. Plankton Res. 14, 1009–1015.
- Legendre, L., Rivkin, R.B., 2002. Fluxes in the upper ocean: regulation by food-wed control nodes. Mar. Ecol., Prog. Ser. 242, 95–109.
- Lombard, F., Sciandra, A., Gorsky, G., 2005. Influence of body mass, food concentration, temperature and filtering activity on the oxygen uptake of the appendicularian *Oikopleura dioica*. Mar. Ecol., Prog. Ser. 301, 149–158.
- Lombard, F., Sciandra, A., Gorsky, G., 2009. Appendicularian ecophysiology. II. Modeling nutrition, metabolism, growth and reproduction of the appendicularian *Oikopleura dioica*. J. Mar. Syst. 78, 617–629 (this volume).
- López-Urrutia, A., Acuña, J.L., 1999. Gut throughput dynamics in the appendicularian *Oikopleura dioica*. Mar. Ecol., Prog. Ser. 193, 195–205 Erratum in Mar. Ecol. Prog. Ser. 193 310 (2001).
- López-Urrutia, A., Acuña, J.L., Irigoien, X., Harris, R., 2003a. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (Tunicata). Mar. Ecol., Prog. Ser. 252, 143–157.
- López-Urrutia, A., Irigoien, X., Acuña, J.L., Harris, R., 2003b. In situ feeding physiology and grazing impact of the appendicularian community in temperate waters. Mar. Ecol., Prog. Ser. 252, 125–141.
- Lucas, M.I., Crisp, D.J., 1987. Energy metabolism of eggs during embryogenesis in *Balanus balanoides*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 67, 27–54.
- Mayzaud, P., Tirelli, V., Bernard, J.M., Roche-Mayzaud, O., 1998. The influence of food quality on the nutritional acclimation of the copepod *Acartia clausi*. J. Mar. Syst. 15, 483–493.
- Mayzaud, P., Boutoute, M., Gasparini, S.P., Mousseau, L., Lefevre, D., 2005. Respiration in marine zooplankton—the other side of the coin: CO₂ production. Limnol. Oceanogr. 50, 291–298.
- Nishino, A., Morisawa, M., 1998. Rapid oocyte growth and artificial fertilization of the larvaceans *Oikopleura dioica* and *Oikopleura longicauda*. Zool. Sci. 15, 723–728.
- Paffenhöfer, G.-A., 1976. On the biology of Appendicularia of the southeastern North Sea. In: Persoone, G., Jasper, E. (Eds.), Proc 10th Eur Symp Mar Biol., vol. 2. Universal Press, Wetteren, pp. 437–455.
- Purcell, J.E., 1983. Digestion rates and assimilation efficiencies of siphonophores fed zooplankton prey. Mar. Biol. 73, 257–261.
- Purcell, J.E., Sturdevant, M.V., Galt, C.P., 2004. A review of appendicularians as prey of invertebrate and fish predators. In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J., Deibel, D. (Eds.), Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, pp. 359–435.
- Robison, B.H., Reisenbichler, K.R., Sherlock, R.E., 2005. Giant larvacean houses: rapid carbon transport to the deep sea floor. Science 308, 1609–1611.
- Sato, R., Tanaka, Y., Ishimaru, T., 2001. House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. J. Plankton Res. 23, 415–423.
- Sato, R., Tanaka, Y., Ishimaru, T., 2003. Species specific house productivity of appendicularians. Mar. Ecol., Prog. Ser. 259, 163–172.
- Sato, R., Tanaka, Y., Ishimaru, T., 2004. Clearance and ingestion rates of three appendicularian species, *Oikopleura longicauda*, *O. rufescens* and *O. fusiformis*. In: Gorsky, G., Youngbluth, M.J., Deibel, D. (Eds.), Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, pp. 189–206.
- Selander, E., Tiselius, P., 2003. Effects of food concentration on the behaviour of *Oikopleura dioica*. Mar. Biol. 142, 263–270.
- Shilling, F.M., Manahan, D.T., 1990. The energetics of early development for the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *Lytechinus pictus* and the crustacean *Artemia* sp. Mar. Biol. 106, 119–127.
- Stramski, D., Sciandra, A., Claustre, H., 2002. Effects of temperature, nitrogen and light limitation on the optical properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Limnol. Oceanogr. 47, 392–403.
- Strathmann, R.R., 1967. Estimating the organic content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol. Oceanogr. 12, 411–418.
- Tiselius, P., Petersen, J.K., Nielsen, T.G., Maar, M., Møller, E.F., Satapoomin, S., Toennesson, K., Zervoudaki, T., Christou, E., Giannakourou, A., Sell, A., Vargas, C., 2003. Functional response of *Oikopleura dioica* to house clogging due to exposure to algae of different sizes. Mar. Biol. 142, 253–261.
- Troedsson, C., Bouquet, J.M., Aksnes, D.L., Thompson, E.M., 2002. Resource allocation between somatic growth and reproductive output in the pelagic chordate *Oikopleura dioica* allows opportunistic response to nutritional variation. Mar. Ecol., Prog. Ser. 243, 83–91.
- Troedsson, C., Frischer, M.E., Nejtgaard, J.C., Thompson, E.M., 2007. Molecular quantification of differential ingestion and particle trapping rates by the Appendicularian *Oikopleura dioica* as a function of prey size and shape. Limnol. Oceanogr. 52 (1), 416–427.
- Xu, Y., Wang, W.X., 2003. Fates of diatom carbon and trace elements by the grazing of a marine copepod. Mar. Ecol., Prog. Ser. 254, 225–238.

Prediction of ecological niches and carbon export by appendicularians using a new multispecies ecophysiological model

F. Lombard^{1,2,*}, L. Legendre¹, M. Picheral¹, A. Sciandra¹, G. Gorsky¹

¹Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Université Pierre et Marie Curie Paris 06 and CNRS, UMR 7093, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

²Present address: DTU Aqua, Technical University of Denmark, Kavalergården 6, 2920 Charlottenlund, Denmark

ABSTRACT: We developed, calibrated and validated an ecophysiological model that represents food consumption, growth and production of faecal pellets and discarded houses during the life cycle of *Oikopleura dioica*, *O. longicauda*, *O. fusiformis* and *O. rufescens*, which are among the most abundant appendicularian species in the ocean. The forcing variables of the model are temperature (T) and food concentration. We calculated the growth rates of the 4 species and predicted the dominant species as a function of environmental conditions on 3 ecological applications. Firstly, we used the seasonal changes in T and chlorophyll a (chl a) in the English Channel to predict the seasonal succession of the 4 species. Secondly, using sea surface T and chl a data from the MODIS satellite, we determined the dominant appendicularian species over the World Ocean, thus providing a first-ever description of appendicularian biogeography over the 4 different seasons. Thirdly, we applied our model to *in situ* observations performed with the Underwater Video Profiler during the POMME 3 cruise in the Northeastern Atlantic in 2001. In areas of high appendicularian concentrations (135 ind. m^{-3}), the appendicularians grazed daily only 0.6% of the stock of total particulate carbon. Of this grazed material, 21% was used for growth, 14% was respired and 65% was lost as detritus. Based on our model predictions, we concluded that at 2 of the 4 sampling stations, the integrated mass of detritus produced by the appendicularian population equalled or exceeded the carbon flux recorded in sediment traps at 200 m depth. This indicated high rates of disaggregation and/or consumption of these particles during their transit to depth.

KEY WORDS: Zooplankton · Appendicularians · Modelling · Biogeography · Seasonal successions · Carbon flux

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Appendicularians are among the most common members of mesozooplankton communities, where they are often the second numerically most abundant group after copepods (Landry et al. 1994). They contribute to actively transfer biogenic carbon to depth (Robison et al. 2005) through their large production of fast-sinking discarded houses and faecal pellets (López-Urrutia & Acuña 1999, Sato et al. 2003, Allredge 2005), high growth rates (Hopcroft & Roff

1995), short life cycles (Fenaux 1976), and ability to feed intensively on small particles (Fernández et al. 2004). They also play an important role in marine food webs as grazers of the ecosystem's microbial components and food source for larger organisms (Gorsky & Fenaux 1998, Zubkov & López-Urrutia 2003, Purcell et al. 2005). Because different appendicularian species have different metabolic rates, notably their filtration rate and production of discarded houses (Sato et al. 2003, 2005), they have different effects on the ecosystem (López-Urrutia et al. 2005) and, thus, on biogeo-

*Email: fla@aqua.dtu.dk

chemical fluxes. Hence, it is important to identify these organisms to the species level in order to estimate their potential ecological or biogeochemical roles.

Appendicularians are not well sampled using traditional *in situ* collection methods such as plankton nets, pumps or bottles. Firstly, because the distribution of appendicularians is often patchy (Fenaux et al. 1998), discrete sampling may miss part of the population. Secondly, plankton nets often underestimate true appendicularian concentrations (Fenaux & Palazzoli 1979, Fenaux 1986, López-Urrutia et al. 2005) when compared with water sampling methods (e.g. Niskin bottles) or video observations (Benfield et al. 1996, Remsen et al. 2004). This is mainly due to extrusion of organisms through the net mesh, sticking within the net, and destruction of fragile forms when captured (Gallienne & Robins 2001, Halliday et al. 2001, Hopcroft et al. 2001, Warren et al. 2001). Thirdly, species identification of organisms from net samples is often impossible due to partial destruction of specimens.

Recent advances in zooplankton imaging technology have allowed direct *in situ* observations at small spatial scales. These instruments, such as the underwater video profiler (UVP; Gorsky et al. 1992, 2000a, Stemmann et al. 2008), the video plankton recorder (VPR; Davis et al. 1992) and the shadowed image particle profiling and evaluation recorder (SIPPER; Samson et al. 2001), provide high-definition images that allow for the recognition of different taxonomic groups with a high spatial resolution. These imaging devices are often more effective than nets for studying the distributions of fragile plankton (Norrbín et al. 1996, Dennett et al. 2002, Stemmann et al. 2008). Unfortunately, because images do not provide all the details needed for taxonomic identification, data from this type of observations are often limited to broad taxonomic categories (Stemmann et al. 2008), and identification of appendicularians from images of their houses is limited to a few species only (Flood 2005).

Because of these limitations, taxonomic studies on appendicularians are not often realized in traditional sampling or are impossible in the case of imaging device observations. There is then a need to give a first order estimation of the taxonomical nature of the assemblage. The species composition of appendicularian populations seems to be largely determined by temperature (T), salinity and food concentration (Fenaux et al. 1998, López-Urrutia et al. 2005). Because there is generally a clear temporal succession of species (Fenaux et al. 1998), it may be possible to determine the potentially best-adapted species for given sets of environmental conditions.

In the present study, we propose a new modelling approach with multispecies calibration of a metabolic balance model (Lombard et al. 2009). This model is

based on appendicularians' physiology, and the central objective of the present study is to assess the extent to which the physiology of different species can explain their spatio-temporal distributions at sea. We illustrated the use of the model with 3 ecological applications, which were based on the ecological niches of 4 appendicularian species. We determined the niches following the approach of Levins (1968), who used the environmental hypervolume in which one species has the greatest fitness compared to others. In the first application, we predicted the seasonal succession in the English Channel, and compared the prediction with existing data. In the second application, we provided a first estimation of the ocean-wide biogeography of dominant species and compared the results with literature data. In the third application, we estimated the effects of appendicularians on water-column biogeochemical carbon processes at stations in the North-eastern Atlantic Ocean.

MATERIALS AND METHODS

Model. The overall organisation and behaviour of our model was described by Lombard et al. (2009) for the appendicularian *Oikopleura dioica* (Appendix 1). This physiological model defines appendicularian growth as the difference between the intake of carbon (filtration, ingestion, assimilation) and the metabolic losses and expenses (faecal pellets, respiration, house secretion). The forcing variables are T ($^{\circ}\text{C}$) and food concentration ($\mu\text{gC l}^{-1}$). The simulated variables (carbon units) are the appendicularian trunk and gonad mass, the mass of secreted houses, and the losses in discarded houses, faecal pellets and respiration. Here, we adapted the model for 3 additional appendicularian species, i.e. *O. longicauda*, *O. fusiformis* and *O. rufescens* (see below). The 4 modelled species are among the most abundant appendicularian species in the global ocean (Fenaux et al. 1998). The parameters used in the model are listed in Table 1.

The parameters controlling filtration and ingestion (f , t_{10fr} , b , k_{fr} , i_{max} , k_i) of *Oikopleura longicauda*, *O. fusiformis* and *O. rufescens* were calculated directly from the data in Sato et al. (2005). For *O. longicauda*, the parameters controlling respiration (r_2 , t_{10} and a) were estimated from experimental results (Gorsky et al. 1984b) and from Lombard et al. (2005). Parameters corresponding to respiration and first house production during the larval stage were calibrated according to the length of the embryonic phase and the relative mass of a single house (Sato et al. 2003). The other parameters were calibrated using least-square minimization (Nelder-Mead simplex method) between model outputs and experimental observations of growth that

Table 1. *Oikopleura* spp. Model parameters: symbol, description, value and units for the 4 appendicularian species. wd: dimensionless

Symbol	Description	Values				Units
		<i>O. dioica</i>	<i>O. longicauda</i>	<i>O. fusiformis</i>	<i>O. rufescens</i>	
r_1	Respiration rate at 0°C during the development phase	0.07276	0.01	0.035	0.035	$\mu\text{gC } \mu\text{gC}^{-1} \text{ d}^{-1}$
r_2	Respiration rate at 0°C during the growth phase	0.1086	0.048	0.1416	0.1163	$\mu\text{gC } \mu\text{gC}^{-1} \text{ d}^{-1}$
t_{10}	10th root of the Q_{10} coefficient for respiration	1.08717	1.15	1.1	1.1	wd
a	Exponent of the allometric equation for respiration at 0°C	0.75	0.9	0.9	0.9	wd
h_0	House secretion rate at 0°C during the development phase	0.022	0.004	0.03	0.03	$\mu\text{gC } \mu\text{gC}^{-1} \text{ d}^{-1}$
th	First house deployment threshold	0.153	0.053	0.12	0.23	wd
t_{10f}	10th root of the Q_{10} coefficient for filtration	1.07	1.103	1.091	1.0896	wd
k_f	Half-saturation constant for the filtration	150	518	301	259	$\mu\text{gC l}^{-1}$
b	Exponent of the allometric equation for filtration at 0°C	0.9	0.75	0.9	0.87	wd
f	Maximum food intake for filtration at 0°C	3.7	8.736	7.8	5.28	$\mu\text{gC } \mu\text{gC}^{-1} \text{ d}^{-1}$
i_{max}	Maximum fraction of food not ingested	0.85	0.99	0.99	0.8	wd
a_{max}	Maximum fraction of food not assimilated	0.9	0.99	0.9	0.8	wd
k_a	Half-saturation constant for the assimilation efficiency	130	120	300	80	$\mu\text{gC l}^{-1}$
k_i	Half-saturation constant for the ingestion efficiency	200	150	120	80	$\mu\text{gC l}^{-1}$
f_h	Fraction of assimilated food allocated to houses secretion	0.35	0.57	0.57	0.41	wd
p	Fraction of assimilated food allocated to gonad during growth phase	0.13	0.092	0.0946	0.1298	wd
b_1	Exponent of the Holling type III relationship for the gonad matter allocation increase after hatching	2	2	2	2	wd
k_1	Half-saturation constant for the gonad matter allocation increase after hatching	0.06	0.069	0.066	0.069	wd
b_2	Exponent of the Holling type III relationship for the gonad matter allocation increase during maturation	6	6	6	6	wd
k_2	Half-saturation constant for the gonad matter allocation increase during maturation	0.32	0.48	0.447	0.48	wd
St	Spawning threshold	0.76	0.7	0.7	0.7	wd
Sb_0	Mass of 1 egg (mass of structural biomass at $t = 0$)	0.038	0.04	0.04	0.06	μgC
G_0	Mass of gonad at $t = 0$	0.00076	0.0012	0.0008	0.0012	μgC

included generation time (Fenaux & Gorsky 1983, Sato et al. 2003), and energy budget of house secretion (Sato et al. 2003). This algorithm made it possible to locate the set of parameters that minimized the differences between the model and the experimental data.

A specific carbon to chlorophyll *a* ratio (C:chl *a*) (Flynn et al. 1994) obtained with the haptophyte *Isochrysis galbana* was used for the experimental results (i.e. the experiments that involved the appendicularian species; Sato et al. 2003). All experimental data and *in situ* observations expressed in chl *a* concentrations were transformed into carbon units using the variable C:chl *a* conversion factor issue from the PISCES model (Aumont & Bopp 2006). This model implemented worldwide the phytoplankton growth model of Geider et al. (1997), and provided C:chl *a* ratios as a function of latitude, season, and depth, taking into account the influence of *T*, irradiance and nutrient availability. The variable C:chl *a* ratio provides a better representation of food availability than a constant ratio, but phytoplankton does not represent the whole range of parti-

cles grazed by appendicularians at sea, which also include heterotrophic organisms (i.e. bacteria and microzooplankton) and small organic detritus. Even if appendicularian food in our model should take into account the types, size spectra and quality of potential food particles, the only data available in most cases are chl *a* concentrations. In such situations, we used chl *a* as a first order estimator of the available food.

***In situ* observations in the English Channel.** In order to validate model predictions (below) against seasonal successions of appendicularians, we used *in situ* observations of appendicularians made by López-Urrutia et al. (2005) in the English Channel. Because our model is based on the physiology of organisms, it can only be applied when physiology is the main factor controlling appendicularian succession. In other words, it cannot be used when horizontal transport by currents controls the appendicularian assemblages. We then focussed our study on samples from the L4 site (off Plymouth, UK), which is the only location where a succession involving 3 of the 4 modelled species was observed.

The organisms were collected weekly with 200 μm mesh plankton nets (vertical tows: 0 to 50 m) in 1999 and 2000. All appendicularian species were identified and enumerated.

In order to apply our model, we used the T and chl a observed weekly at the same location and during the same period as appendicularians. The data had been sampled weekly using a CTD ($T^{\circ}\text{C}$) or a fluorimetric method on water sampled at 10 m (chl a). The potential food for appendicularians ($\mu\text{gC l}^{-1}$) was estimated from the observed chl a using a seasonally variable C:chl a ratio at the corresponding depth and location (PISCES model; see 'Model').

In situ observations from satellite images. In order to apply the model on a larger geographic scale, we used the mean seasonal values (2002 to 2005) of sea surface temperature (SST) and ocean colour derived chl a from the MODIS satellite (OceanColor Web, NASA, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Because the ocean colour images do not include the sub-surface chl a maximum, we estimated the depth and concentration of this chl a maximum following the methodology developed by Morel & Berthon (1989) as modified by Uitz et al. (2006). The available food concentration ($\mu\text{gC l}^{-1}$) was estimated for each season using the PISCES variable C:chl a ratio at the depth of the chl a maximum.

In situ observations in the North Atlantic. *In situ* observations of appendicularians were made in the North Atlantic Ocean during the POMME (Programme Ocean Multidisciplinaire Meso Echelle) research cruises. The study area was located off the Iberian Peninsula (39 to 45°N, 15 to 21°W). Sampling took place in winter 2001 (POMME 1), spring 2002 (POMME 2) and late summer 2002 (POMME 3). Each cruise consisted of 2 legs: Leg 1 was a spatial survey of the study zone, and Leg 2 focused on selected 'long stations' that were sampled during 48 h.

During Leg 2 of the POMME 3 cruise, the UVP model 4 (UVP4) (Gorsky et al. 2000b) was deployed at 4 stations, where it recorded large numbers of appendicularians. These were not represented in the oblique BIONESS zooplankton tows (0 to 700 m oblique tows; 500 μm mesh size), and were largely undersampled in the vertical WP2 tows (0 to 200 m vertical tows; 200 μm mesh size; V. Andersen & L. Mousseau, pers. comm.).

The UVP recorded information on particles >100 μm , i.e. large marine snow and zooplankton. Abundances and size distributions of living and non-living objects were determined down to 1000 m depth. The UVP4 uses two 54 W Chadwick Helmuth stroboscopes synchronized with 2 video cameras. The beams are spread into a structured 8 cm thick slab by 2 mirrors. The particles illuminated in volumes of 1.25 and 10.5 l are recorded simultaneously by the 2 cameras. Appendicularians were counted from the wide-angle camera,

which surveys $\sim 120 \text{ m}^3$ for a 0 to 1000 m cast. The short duration of the flashes (pulse duration = 30 μs) allows for a fast lowering speed (up to 1.5 m s^{-1}) without deteriorating image quality. The 0 to 1000 m water column was sampled with only minor overlapping between 2 successive images. The images are processed *in situ* during the recovery of the instrument. The total number of profiles recorded at each station are given in Table 2. All profiles were examined by experts and appendicularians enumerated. For each station, the mean concentration of appendicularians were calculated over 5 m depth bins.

Additional information was collected with a CTD SBE911 Rosette. Total particulate carbon (TPC) was estimated from bio-optical profiles (spectrophotometer ac-9 WETLabs[®]; Moore 1994) by converting the 555 nm beam attenuation into TPC using the conversion factor determined during the cruise, compared to water samples filtered through GF/F filters and analysed with a Robobrep Europa Scientific[®] analyzer (Merien 2003). TPC was used as food concentration in the model. This measurement is probably more representative of the food available to appendicularians than chl a , despite the fact that TPC includes large particles that appendicularians cannot filter as well as detritic matter of low nutritional value.

From the *in situ* observations of abundance, we estimated the effect of filter-feeding appendicularians on the consumption of small particles (e.g. algae, bacteria), the production of large particles (discarded houses, faecal pellets), and the organic matter involved in respiration and growth. We proceeded in 2 steps: firstly, we identified the species having the highest growth rate based on environmental parameters (food concentration in carbon units, $T^{\circ}\text{C}$), which we assumed to be the dominant appendicularian species; secondly, we used the model parameterized for that species for the whole life cycle of the appendicularian using the observed environmental conditions in order to estimate the mean daily rates of filtration, growth, respiration, and house and pellet production. We used these individual rates to calculate a resulting rate for the whole population observed at every depth bin at each sampling station.

Table 2. Geographical locations of stations during the POMME 3 Leg 2 cruise, and number of UVP profiles used for appendicularian identification

Station	Latitude	Longitude	No. of UVP profiles
S1	40.1° N	18.7° W	3
S2	42.2° N	19.83° W	4
S3	41.4° N	22.05° W	5
S4	42.52° N	17.97° W	4

RESULTS AND DISCUSSION

Model calibration

The results of model calibrations on the life cycles of *Oikopleura longicauda*, *O. fusiformis* and *O. rufescens* are presented in Figs. 1 & 2. The parameter values for each species resulting from the calibration are given in Table 1. Figs. 1 & 2 show that a single model based on a small number of physiological observations (Sato et al. 2003, 2005), and calibrated with species specific sets of parameters is sufficient to simulate each of their life cycles.

Simulations are consistent with observations obtained for the species grown at different T (Figs. 1 & 2). Growth rates are correctly estimated until the beginning of reproduction (i.e. 1 or 2 d before the end of the experiment). The length of the life cycle is also cor-

rectly reproduced, even if the life span of *O. longicauda* and *O. rufescens* are underestimated at the highest T (Figs. 1 & 2). This small discrepancy may be due to over-simplified representation of the length of the spawning window in the model, which considers the properties of a single mean individual, whereas in the real population, individual variability exists due notably to the fact that the larger, ripe individuals released their gametes and died before the slowly growing individuals, which reproduce later (Sato et al. 2003). The early spawning of the largest individuals could explain the negligible growth of *O. rufescens* observed at the end of its life cycle (Fig. 2). However, this possible misrepresentation of the life span at high T has no effect on the estimates of growth rate, and only the estimates are used in the following applications.

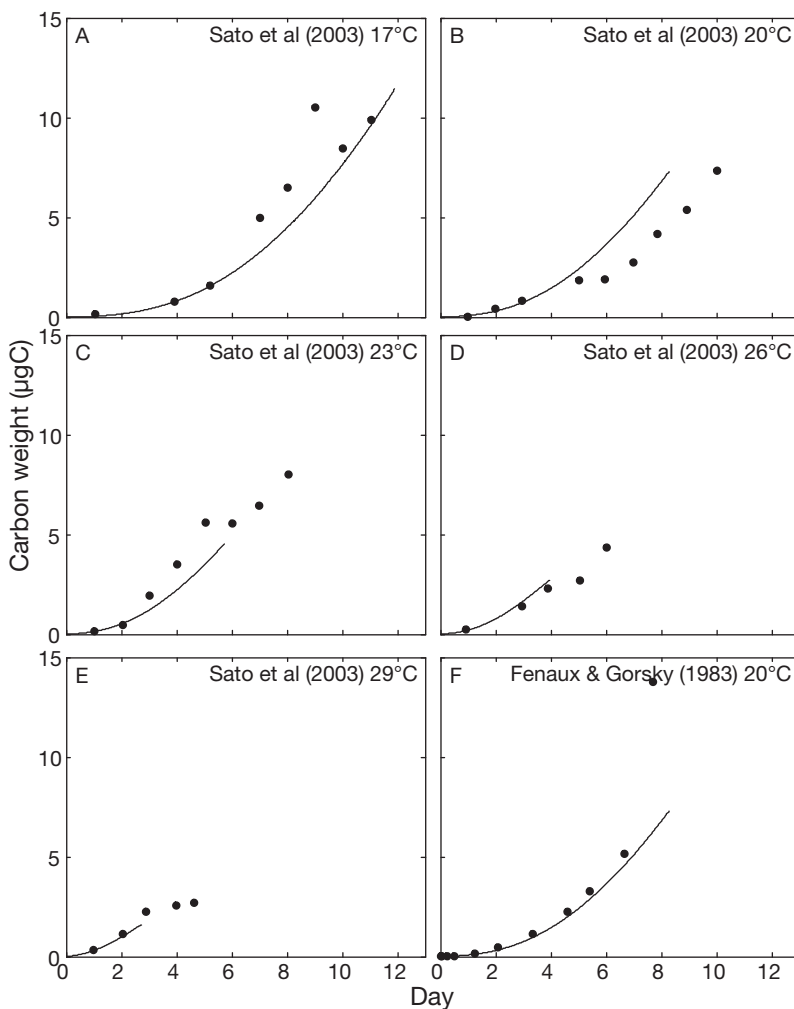


Fig. 1. *Oikopleura longicauda*. Growth curves at different temperatures. Dots: experimental data from Sato et al. (2003) and Fenaux & Gorsky (1983). Lines: model simulations

Growth rates and ecological niches

Over a wide range of stable conditions of food and T , the model simulates similar trends of growth rates for the 4 species (i.e. including *Oikopleura dioica*; Lombard et al. 2009) (Fig. 3) with optimum values observed in mesotrophic conditions and for high T (i.e. 100 to 150 $\mu\text{gC l}^{-1}$, $T > 25^\circ\text{C}$). Of the 4 species, *O. fusiformis* shows the highest growth rate under these optimum conditions. Fig. 3 also indicates the environmental conditions that may support positive growth for the different species. Compared to *O. dioica* (Fig. 3A), the other 3 species (Fig. 3B,C,D) seem to have higher growth at high food concentrations. In addition, *O. longicauda* seems to be strongly growth limited at low T (Fig. 3B) and *O. rufescens* appears only little affected by high food concentrations (Fig. 3D).

The limits within which the growth is positive provide a first indication of the breadth of the fundamental niche according to Levins (1968), who defined the ecological niche as a measure of fitness in a multidimensional space. However, definitions of the fundamental niche may be inappropriate for natural populations because when several species are present, their ecological niches are reduced by competitive exclusion and thus become realized niches

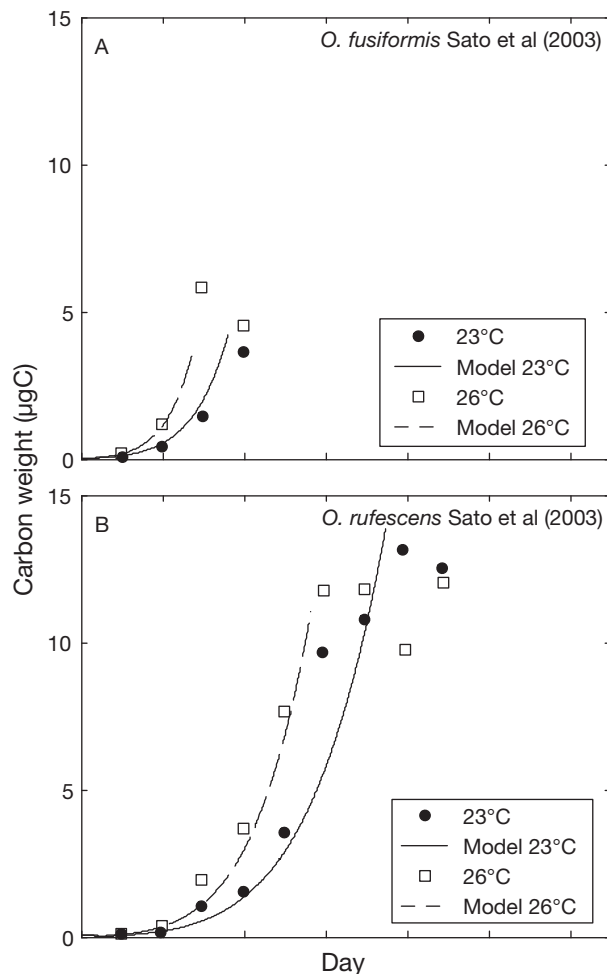


Fig. 2. *Oikopleura fusiformis*, *O. rufescens*. Growth of (A) *O. fusiformis* and (B) *O. rufescens* at different temperature (T). Dots: experimental data from Sato et al. (2003). Lines: model simulations. At 23 and 26°C (*O. rufescens*) and 26°C (*O. fusiformis*), the last experimental points correspond to the end of reproduction period. As these organisms died after spawning, the population stopped increasing in size (plateau); these points were not used in the model calibration

(Hutchinson 1957). We obtained a simplified estimation of the realized niche breadth for each of the 4 species by comparing their growth rates, and thus determined which species has the highest growth rate under a set of environmental conditions. This approach is implemented in Fig. 4 and is, as far as we know, the first estimation of the realized niches of appendicularian species related to their physiology and growth ability as a function of T and food concentration.

Using this simplified representation of the realized niche of each species, we defined, with due consideration of the limitations of the approach (Hutchinson 1961, Wilson 1990), the environmental conditions within which each species has the highest growth rate

and may thus theoretically dominate the assemblage. Fig. 4 shows that *Oikopleura dioica* does well in low- T (<20°C) mesotrophic to eutrophic conditions, *O. longicauda* has higher growth rates than other species in oligotrophic conditions, *O. fusiformis* is dominant in warm (above 20°C) mesotrophic to eutrophic conditions, and *O. rufescens* shows the highest growth rate in highly eutrophic conditions.

The realized niches in Fig. 4 must be considered with caution, because mortality and predation are not represented in the model. There are also other limitations to these ecological realized niches. Firstly, our study considers 4 appendicularian species only, i.e. it does not take into account other appendicularian species or other groups of organisms. Introduction of other appendicularians in the model, such as the typically cold water species *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradorensis* and *Fritilaria borealis*, could reduce the breadth of the realized niche of *O. dioica*, *O. longicauda* and *O. rufescens* in cold waters. Similarly, introduction of organisms belonging to other groups such as salps, copepods and fishes, may significantly reduce the realized niche of appendicularians by competition and predation (Sommer et al. 2003, López-Urrutia et al. 2004, Stibor et al. 2004); hence, especially in the case of clearly limiting conditions (i.e. cold water or low food concentration) where appendicularian growth rates are low, the actual limits of the realized ecological niches could be somewhat different from those in Fig. 4. Secondly, the growth rates we estimated originate from model simulations under constant food and T conditions, and may be different in fluctuating environments, e.g. in cases of rapid changes in T (e.g. wind events, currents) or food concentration (e.g. blooms). Given the high growth rates of all appendicularian species in mesotrophic to eutrophic conditions, the one present in the ecosystem under limiting conditions could rapidly respond to increasing food. Hence, it is possible that the composition of the appendicularian assemblage that dominates during a high-food event is influenced by the species response to food-limited conditions prior to the event. Thirdly, our model only takes into consideration T and food concentration, and does not consider other environmental conditions such as salinity. It is known that some appendicularian species can have different behaviour under different salinity conditions (Sato et al. 2001, López-Urrutia et al. 2005), but as the effects of salinity on physiological rates are poorly known, it was preferable to not include them in our model.

Despite these limitations, the realized niches of the 4 species in Fig. 4 are consistent with field observations. Indeed in the ocean, *Oikopleura dioica* is found in temperate waters, and *O. longicauda*, *O. fusiformis* and *O. rufescens* are common in warm waters (López-

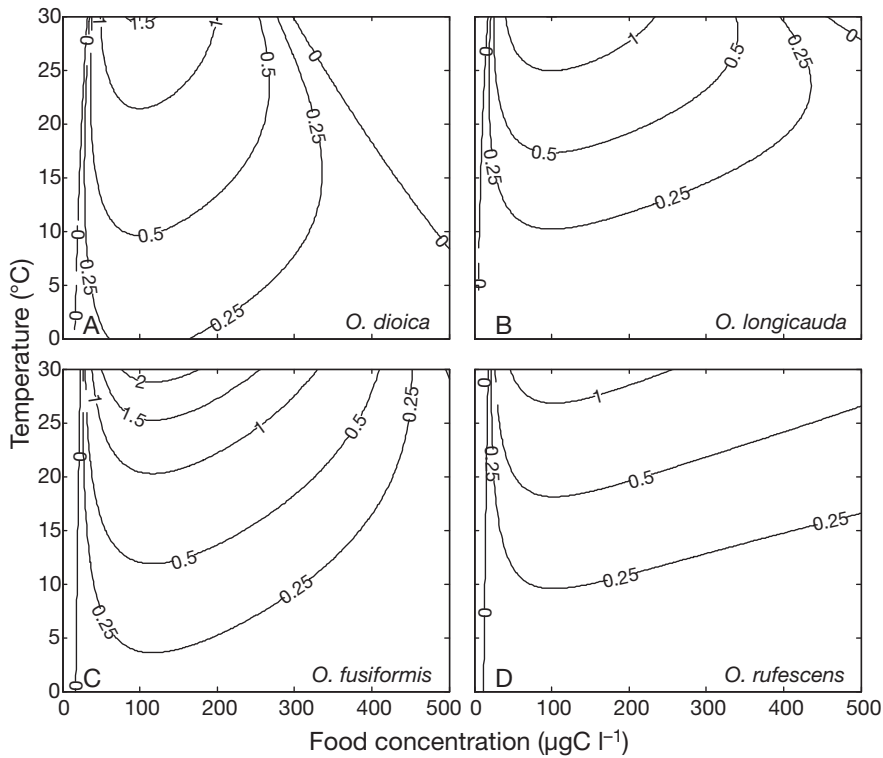


Fig. 3. *Oikopleura* spp. Daily growth rates (d^{-1}) of (A) *O. dioica*, (B) *O. longicauda*, (C) *O. fusiformis* and (D) *O. rufescens* as a function of temperature and food concentration

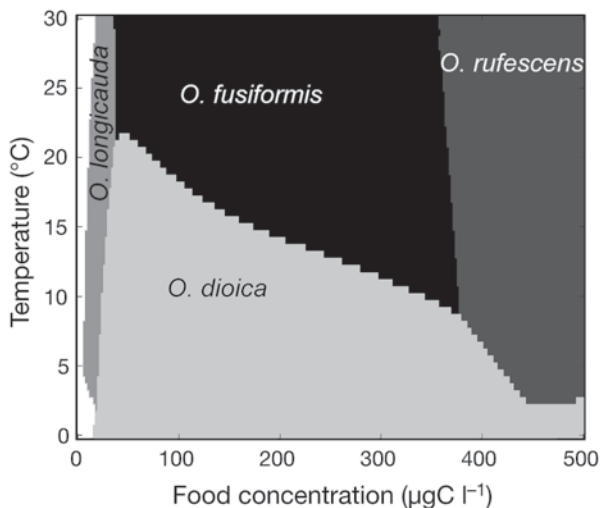


Fig. 4. *Oikopleura* spp. Realized ecological niches of the 4 appendicularians obtained by comparing their respective growth rates as a function of temperature and food concentration

Urrutia et al. 2005). Moreover, in warm oligotrophic systems, *O. longicauda* was observed to be dominant, whereas *O. fusiformis* occurred only in small numbers (Scheinberg et al. 2005). It follows that our approach can be used to determine the potentially dominant

appendicularian species based on the prevailing T and food concentration observed at sea.

Model validation and application: seasonal species succession

We validated our realized ecological niche approach by running the model with T and potential food observed in the English Channel during 1999–2000 (López-Urrutia et al. 2005). We compared the succession of dominant species predicted by the model with the observed species composition at sea (Fig. 5). Our model applied to the above 4 appendicularian species predict that *Oikopleura dioica* would have the highest growth rate nearly during the whole period and would then be the dominant species except in few time intervals. In April 1999, an intense bloom of phytoplankton was recorded during 3 wk (maximum concentration: $9.8 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-3}$), leading to the prediction of dominance by *O. rufescens*. From the end of July to

October 1999, because of warmer conditions combined with higher food concentration, *O. fusiformis* was predicted to be the dominant species in an alternation with *O. dioica*. In December 1999, low food conditions led the model to estimate that *O. longicauda* could be the dominant species. This predicted seasonal succession is in good agreement with the available observations (López-Urrutia et al. 2005, our Fig. 5). *O. dioica* was the dominant oikopleurid species nearly all the year. From September to October, with a ~ 6 wk delay compared to the first appearance predicted by the model, *O. fusiformis* appear to be the dominant species in an alternative way with *O. dioica*. Finally, *O. longicauda* was dominant from November to December 1999. However, the predicted dominance of *O. rufescens* during 3 wk in April was not observed during the survey.

One potential bias of our approach is that the amount of food available to appendicularians may have been underestimated as it was based only on chl a without including other potential living and non-living food particles. A second limitation is that chl a was only measured at one depth (10 m). Despite these limitations, the model outputs matched the observations quite well. This indicates that the physiological behaviour of appendicularians as a function of T and food

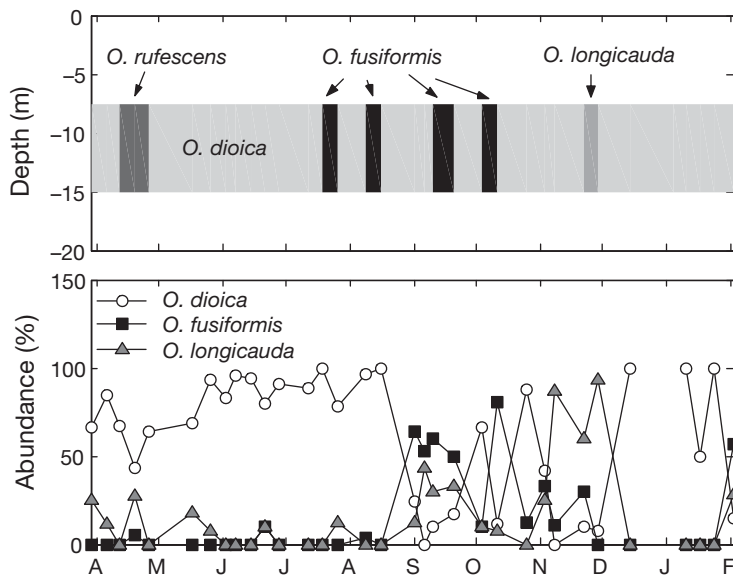


Fig. 5. *Oikopleura* spp. Seasonal succession of appendicularians in the English Channel (upper panel) predicted by our model based on seasonal variations of temperature and food concentration, and observed dominant species at 0–50 m during 1999–2000 (López-Urrutia et al. 2005, lower panel)

concentration can explain the general pattern of the seasonal succession of appendicularian species.

Model application: ocean-wide biogeography of appendicularians

Using the global scale data of T and MODIS satellite derived chl a , we further used our model to predict the worldwide distributions of dominance (i.e. highest growth rate) among the 4 appendicularian species (Fig. 6). This result is, as far as we know, the first attempt to provide a seasonal description of appendicularians ocean-wide biogeography based on sea surface conditions.

In Fig. 6, *Oikopleura dioica* is generally dominant in temperate regions and in coastal ecosystems because of its success at $T < 20^{\circ}\text{C}$ and in meso-eutrophic conditions (Fig. 4). Our model results in temperate and subtropical conditions are consistent with the reported neritic preference of this species, but the model also suggest that *O. dioica* may also be dominant offshore between 30 and 60° latitude in the 2 hemispheres, with an even wider latitudinal distribution in the North. Because information on appendicularian species is, to our knowledge, missing in these regions, the hypothesis of dominance by *O. dioica* offshore needs to be tested by sampling. According to the model, *O. dioica* is also dominant in the coastal upwelling areas of California, Chile, Mauritania and Benguela. The geogra-

phic dominance of *O. dioica* is broadest in winter and spring. During summer, the dominance of *O. dioica* is restricted to a narrow zone along coastlines and is replaced offshore by *O. longicauda*. Species *O. longicauda* is especially successful in oligotrophic conditions (Fig. 4), and its widest zone of dominance is from equatorial to temperate regions (Fig. 6); it can grow and dominate the appendicularian assemblage in oligotrophic offshore areas. In winter, this species is dominant in tropical oligotrophic offshore waters. During summer in the centre of the tropical offshore waters, the food concentration becomes so low that it no longer allows this species to grow, and as the offshore subtropical and temperate zones become more oligotrophic, *O. longicauda* replaces *O. dioica* and becomes dominant. Species *O. fusiformis* is typically successful in warm waters ($>20^{\circ}\text{C}$) and in meso- to eutrophic conditions (Fig. 4). As a consequence, it dominates the appendicularian assemblages in upwelling and coastal areas between 20°N and 20°S, and also dominates during summer in coastal temperate

regions. Because it is mostly successful in highly eutrophic, warm conditions, *O. rufescens* dominates the appendicularian assemblage in a few coastal tropical regions only. In tropical offshore ecosystems, the available food does not seem to be sufficient to support the growth of any of the 4 species. These conclusions are limited by the fact that the amount of food calculated by the model is based on *in situ* chl a concentration, which may have underestimated the total available food. This limitation does not likely cause large discrepancies in mesotrophic and eutrophic conditions, but it could lead to food underestimation in highly oligotrophic conditions where the ratio of phytoplankton carbon to total particulate organic carbon is lower than in richer environments (Legendre & Michaud 1999, their Eqs. 11 & 12).

We compared our model predictions (Fig. 6) with the actual dominance of the 4 species at sea (Table 3, 517 field observations). The results of comparison are (1) model predictions matched 71% of the observations, (2) the dominant species was incorrectly predicted in only 16% of cases, and (3) in 13% of cases, the model predicted that none of the species could grow where *Oikopleura longicauda* was actually recorded. The observed differences between model predictions and observations, such as the prediction of dominance by *O. longicauda* instead of *O. fusiformis* in South European seas during summer and autumn, or the actual dominance of *O. longicauda* in the central Indian Ocean where the model predicted no appendic-

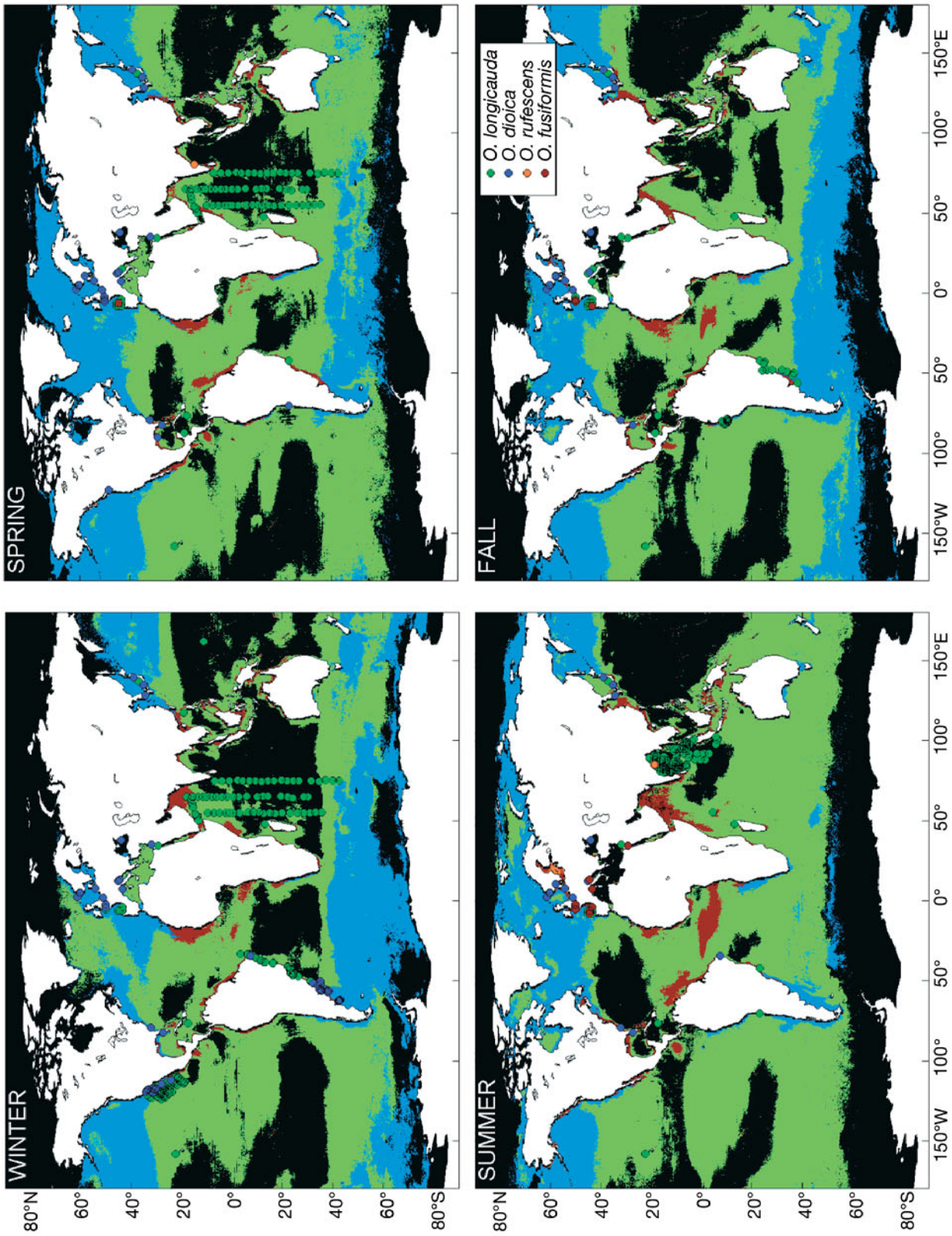


Fig. 6. *Oikopleura* spp. Ocean-wide seasonal distributions of potentially dominant appendicularian species predicted by our model using MODIS satellite seasonal mean sea surface temperature and chl *a*, compared to *in situ* data (dots) from the literature (Table 3). Blue: *Oikopleura dioica*. Green: *O. longicauda*. Brown: *O. fusiformis*. Orange: *O. rufescens*

Table 3. Observations of appendicularian species composition in the World Ocean: location, sampling season (Sp: spring; Su: summer; F: fall; W: winter; All: all seasons; An. Mean: annual mean), number of observations (n) and source

Location	Sampling season	n	Source	Location	Sampling season	n	Source
Atlantic Ocean				Pacific Ocean			
Norwegian fjord	All	4	López-Urrutia et al. (2005)	Orcas Island (WA)	Sp	1	Hansen et al. (1996)
Norwegian fjord	All	4	López-Urrutia et al. (2005)	California	W	1	Landry et al. (1994)
Norwegian fjord	All	4	López-Urrutia et al. (2005)	California	W	1	Passow et al. (2001)
Swedish fjord	Sp & F	2	Vargas et al. (2002)	California coast	W	83	Fenaux & Dallo (1980)
Skagerrak	Su & F	2	Maar et al. (2004)	Inland Sea of Japan	All	4	Uye & Ichino (1995)
North Sea	An. Mean	4	Le Fevre-Lehoerff et al. (1995)	Central Japan	All	4	Itoh (1990)
North Sea	All	4	Greve (2005)	Southern Japan Sea	All	4	Tomita et al. (2003)
English Channel	All	4	Acuña et al. (1995)	Tokyo Bay	All	4	Nomura & Murano (1992)
English Channel	All	4	López-Urrutia et al. (2005)	Korea	All	4	Lee et al. (2001)
Cantabrian Sea	All	4	Acuña & Anadon (1992)	South China Sea	W	1	Yang & Wang (1988)
Cantabrian Sea	Su	36	Acuña (1994)	Eniwetok (Pacific)	W	1	Gerber & Marshall (1974)
Cantabrian Sea	All	16	López-Urrutia et al. (2003)	Hawaii	W & Sp	2	Scheinberg et al. (2005)
Cantabrian Sea	All	12	López-Urrutia et al. (2005)	Hawaii	An. Mean	4	Tagushi (1982)
South Carolina	All	4	Costello & Stancyk (1983)	Peru	F	12	Fenaux (1968)
Mississippi plume	Sp	1	Dagg et al. (1996)	Northern Chile	Su & Sp	2	Vargas & González (2004)
Florida	All	4	Hopkins (1977)	Indian Ocean			
Jamaica	All	4	Hopcroft & Roff (1998)	Bay of Bengal	Su	89	Fenaux (1969a)
Caribbean Sea	Sp & F	2	Osorio (2003)	Bay of Bengal	Sp	1	Madhupratap et al. (1980)
Northeastern Brazil	W & Su	2	Silva et al. (2003)	Bay of Bengal	Su	18	Sreekumaran Nair et al. (1981)
Brazil	An. Mean	4	Valentin et al. (1987)	Indian Ocean	W-Sp	67	Fenaux (1972b)
S America coast	F	45	Fenaux (1967)	Madagascar	All	4	Fenaux (1969b)
Argentina	W	5	Capitanio & Esnal (1998)	Seychelles	Su	1	Fenaux (1980)
S-W Atlantic Ocean	F	12	Esnal & Castro (1977)	Black Sea			
Mediterranean Sea				Black Sea	An. Mean	4	Shiganova (2005)
Adriatic Sea	All	4	Fenaux (1972a)	Red Sea			
Adriatic Sea	Sp	1	Skaramuca (1977)	Gulf of Aqaba	Su	1	Vaissiere & Seguin (1984)
Venice	All	4	Brunetti et al. (1990)	Gulf of Elat	All	4	Fenaux (1979)
Ligurian Sea	All	4	Fenaux (1961)				
Ligurian Sea	All	4	López-Urrutia et al. (2005)				

ularian growth, are probably related to underestimation of real food concentration when taking phytoplankton as the only potential food. Despite this limitation, the model generally predicted correctly the most probable dominant appendicularian species in various offshore and inshore systems, from *T* and food concentration. Our model provides an approach for including appendicularians in ecological-biogeochemical models that consider plankton functional types.

Model application: role of appendicularians in downward carbon flux

During the POMME 3-Leg 2 cruise in the North Atlantic, large numbers of appendicularians were observed with the UVP at Sites 1 (S1) and 4 (S4), with maximum concentrations of 85 and 135 ind. m^{-3} at 65 and 70 m, respectively (Fig. 7). In contrast, few appendicularians were observed at Sites 2 (S2) and 3 (S3),

where the maximum abundance were 2 and 11 ind. m^{-3} , respectively. Moreover, the UVP continuous records at depth showed that appendicularians were mostly concentrated near the maximum TPC concentration, below the thermocline. The observed numbers of appendicularians were low compared to some coastal regions where they can exceed 10 000 ind. m^{-3} (Taguchi 1982, Ashjian et al. 1997, Hopcroft & Roff 1998, Fernández & Acuña 2003, Maar et al. 2004, Scheinberg et al. 2005). This is consistent with the fact that appendicularians generally bloom in mesotrophic or eutrophic coastal conditions, whereas the POMME 3 observations were made in offshore oligotrophic conditions.

The data on the vertical distribution of appendicularians abundance and on *T* and TPC were used to determine the species with the highest potential growth rate. Our model predicted that *Oikopleura dioica* was the best candidate for the whole sampling area (except for the upper 25 m at S1 where *O. fusiformis* was pre-

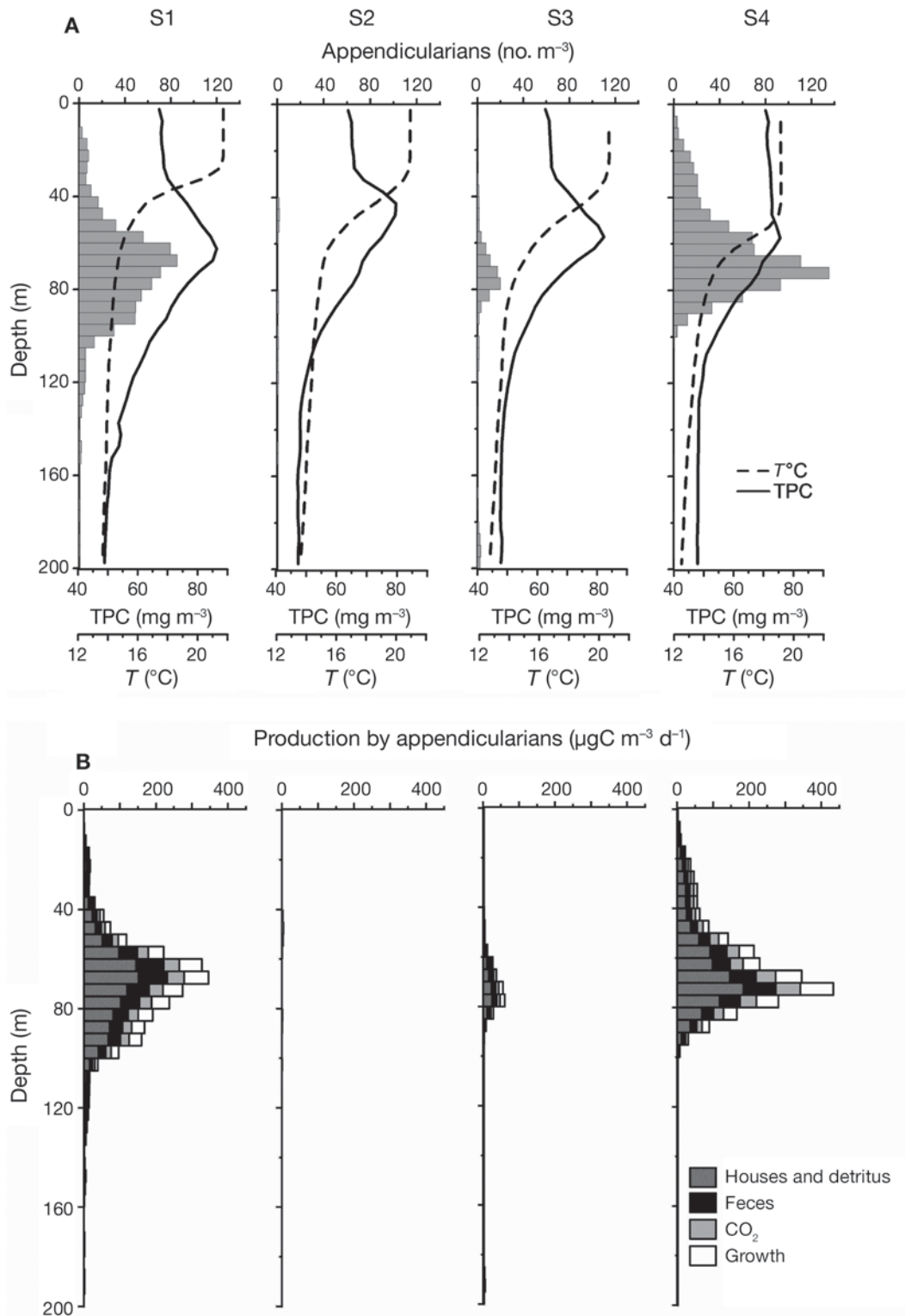


Fig. 7. *Oikopleura* spp. Vertical distributions of observed and modelled variables at 4 sampling sites during the POMME 3 Leg 2 cruise in the North Atlantic in 2001. (A) Observations: appendicularians recorded with the UVP (grey bars), total particulate carbon estimated from bio-optical profiles (TPC, solid lines) and temperature (T , dashed lines). (B) Modelled daily production of appendicularian detritus (faecal pellets and discarded houses with food particles trapped inside), body mass and CO₂ (respiration). The amount of small particles filtered by appendicularians is the sum of the different production estimates

dicted to be the dominant species). Consequently, we hypothesized that *O. dioica* was the main appendicularian species in the POMME area in late summer 2001. This output of the model was confirmed by direct identification of appendicularian houses on the UVP profiles, and from WP2 net samples where most appendicularians were *O. dioica*. On the basis of appendicularian abundances and environmental conditions, we simulated the whole life cycle of *O. dioica* in order to estimate their daily effect on the consumption and aggregation of particulate matter and the fluxes of biogenic carbon (Fig. 7). Because appendicularians are present in largest numbers below the thermocline, their impact on carbon fluxes should also be greatest there. Appendicularians in the POMME area had a relatively small effect on TPC consumption (sum of respiration, growth, faecal pellets and discarded houses productions, Fig. 7), i.e. only 0.6% of the total stock of TPC was grazed daily by appendicularians at the station and depth where their concentration was highest (S4, 70 m). The TPC consumed was used with low efficiency by appendicularians for growth, i.e. at the depth of maximum appendicularian concentration, 65% of the TPC grazed was lost in the form of large aggregates (i.e. discarded houses and faecal pellets), 14% was remineralised through respiration and only 21% was used for growth. As the aggregates are generally produced by appendicularians mostly under the thermocline and have sinking rates of 50 to 120 m d⁻¹ (Gorsky et al. 1984a, Alldredge 2005, Dagg & Brown 2005), they can reach a depth of 200 m within 1 to 3 d in low turbulence conditions. Hence, we could compare the production of aggregates by appendicularians with the total flux of particulate organic carbon (POC) from sediment traps moored at 200 m (Fig. 8). Fig. 8 shows that the amount of sinking matter sampled at 200 m did not correspond to the production of aggregates by appendicularians, i.e. the latter was lower than the sediment trap flux at S2 and S3, and higher at S1 and S4. The low production at S2 and S3 reflects the low concentrations of appendicularians. The situation at S1 and S4 requires further discussion.

Our study is not the first to predict a production of particulate matter by appendicularians that exceeds the observed total sinking flux, e.g. in the literature, calculated production of discarded houses represented only 12 to 83% of the total POC flux in sediment traps at depths <200 m (Alldredge 2005), and the flux of faecal pellets did exceed the total POC flux at 25 and ~300 m depths (Dagg & Brown 2005, Deibel et al. 2005). The difference between simulated aggregate production and the observed flux in traps may reflect the relatively low efficiency of sediment traps, as observed during the POMME cruise for traps at 400 m (19 to 53% efficiency measured using thorium-230 iso-

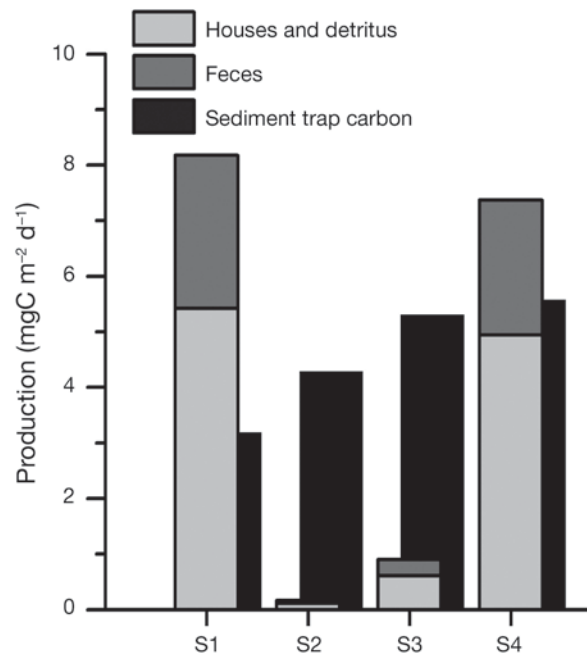


Fig. 8. *Oikopleura* spp. Comparison of the integrated production of detritus by appendicularians (faecal pellets and discarded houses with food particles trapped inside) estimated from our model with the observed particulate organic carbon flux in sediment traps at 200 m

tope; Guieu et al. 2005). Indeed, discarded houses are sticky and may potentially have a different trapping efficiency compared to other material (faecal pellets). In addition, visual determination of particles collected in the traps showed that appendicularian detritus made up only a small fraction of the total. Hence, the difference between our model estimates of particulate matter produced by appendicularians and the flux of matter in sediment traps may also be due to rapid degradation or consumption of appendicularian aggregates above the depths of traps. There is evidence from other studies for these 2 effects, as discussed next.

Observations in a Swedish fjord showed that in sediment traps located at different depths, 70% of the discarded houses observed at 10 m disappeared between 10 and 30 m (Vargas et al. 2002). The POMME 3 cruise was undertaken at the end of the summer oligotrophic phase, when phytoplankton were largely dominated by pico- and nanophytoplankton (Claustre et al. 2005) and appendicularian faecal pellets would mainly contain this type of plankton. Hansen et al. (1996a) showed that the faecal pellets of *Acartia tonsa* eating a nanoflagellate algal diet were more rapidly degraded by bacteria than those from a diatom diet, and lost more than 50% of their volume in only 9 h. In the case of thaliacean faecal pellets (*in situ* sampling), a 50% decrease in carbon

content was observed within 30 h due to bacterial activity (Pomeroy et al. 1984). Hence, during the transit down to 200 m, a large fraction of the appendicularian faecal pellets could have been degraded by bacteria. The same might have applied to discarded houses, but their degradation rate is unknown and may be enhanced by the microbial community, including ciliates, present in the food concentrating filters (Davoll & Silver 1986, Hansen et al. 1996b).

In addition to degradation, the aggregates, including freshly filtered particles in the houses and only partially digested organic matter in the faecal pellets, can be grazed upon by a large number of zooplankton species during the oligotrophic period. For example, cyclopoid copepods belonging to the genus *Oithona* are known to be coprophagous (González & Smetacek 1994), and coprorhexy has been observed for several calanoid copepods (Lampitt et al. 1990). In addition, copepods of the genera *Oncaea* and *Calanus* and euphausiids can all feed intensively on discarded houses (Alldredge 1972, 1976, Dagg 1993, Ohtsuka et al. 1993, Dilling et al. 1998). All these taxonomic groups were present during the POMME cruise (V. Andersen & L. Mousseau, pers. comm.) Hence, the aggregates produced by appendicularians could have been partly recycled by the food web instead of being exported to the deeper waters.

CONCLUSIONS

From the conditions of T and food concentration existing in different oceanic environments, a physiological model was used to estimate the realized niches of 4 appendicularian species, predict their seasonal succession, provide a seasonal ocean-wide biogeography of their distribution, and compare their predicted production of aggregates with the flux of POC within sediment traps. It was shown that this model can provide first-order estimates of the most probably present appendicularian species. The next stage of model development would be to include the biology of populations, which would take into account niche overlaps of the different species, simulating the effect of a fluctuating environment and the abundance of the different appendicularian species. However, most population biology processes (i.e. predation on appendicularians, mortality and fecundity) are still poorly documented at sea and thus need focussed research. Another improvement of the model would be the inclusion of key processes of degradation/consumption of the particles produced by appendicularians in order to estimate particle changes during their downward transit. However, most of these processes are not presently known under field conditions.

Acknowledgements. We thank A. Lopez for providing the data from the English Channel, L. Bopp for providing outputs of the PISCES model, and P. Nival, D. Deibel, J. L. Acuña, C. Poggiale, F. Carlotti, L. Stemmann and E. Urban for constructive discussions. We thank the 4 anonymous reviewers for their constructive comments that allowed us to improve the manuscript. We also thank the EC FP6 SESAME project Contract No. GOCE-2006-036949, the French ZOOPNEC program, the MARBEF, EUR-OCEANS European Networks of Excellence and the Marie Curie Intra-European Fellowship No. 221696 for financial support.

LITERATURE CITED

- ✚ Acuña JL (1994) Summer vertical distribution of appendicularians in the Central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *J Mar Biol Assoc UK* 74:585–601
- ✚ Acuña JL, Anadon R (1992) Appendicularian assemblages in a shelf area and their relationship with temperature. *J Plankton Res* 14:1233–1250
- ✚ Acuña JL, Bedo AW, Harris RP, Anadon R (1995) The seasonal succession of appendicularians (Tunicata: Appendicularia) off Plymouth. *J Mar Biol Assoc UK* 75:755–758
- ✚ Alldredge AL (1972) Abandoned larvacean houses: a unique food source in the pelagic environment. *Science* 177: 885–887
- Alldredge AL (1976) Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. *Limnol Oceanogr* 21: 14–23
- Alldredge AL (2005) The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 309–326
- ✚ Ashjian C, Smith S, Bignami F, Hopkins T, Lane P (1997) Distribution of zooplankton in the Northeast Water Polynya during summer 1992. *J Mar Syst* 10:279–298
- ✚ Aumont O, Bopp L (2006) Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochem Cycles* 20, GB2017, doi:10.1029/2005GB002591
- ✚ Benfield MC, Davis CS, Wiebe PH, Gallager SM, Lough RG, Copley NJ (1996) Video plankton recorder estimates of copepod, pteropod and larvacean distributions from a stratified region of Georges Bank with comparative measurements from a MOCNESS sampler. *Deep-Sea Res II* 43: 1925–1945
- Brunetti R, Baiocchi L, Bressan M (1990) Seasonal distribution of *Oikopleura* (Larvacea) in the lagoon of Venice. *Boll Zool* 57:89–94
- Capitanio FL, Esnal GB (1998) Vertical distribution of maturity stages of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in the frontal system off Valdes Peninsula, Argentina. *Bull Mar Sci* 63:531–539
- ✚ Claustre H, Babin M, Merien D, Ras J and others (2005) Toward a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: a case study in the North Atlantic. *J Geophys Res* 110, C07S12, doi:10.1029/2004JC002634
- ✚ Costello J, Stancyk SE (1983) Tidal influence upon appendicularian abundance in North Inlet estuary, South Carolina. *J Plankton Res* 5:263–277
- Dagg MJ (1993) Sinking particles as a possible source of nutrition for the copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res I* 40:1431–1445

- Dagg MJ, Brown SL (2005) The potential contribution of fecal pellets from the larvacean *Oikopleura dioica* to vertical flux of carbon in a river dominated coastal margin. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 293–308
- ✱ Dagg MJ, Green EP, McKee BA, Ortner PB (1996) Biological removal of fine-grained lithogenic particles from a large river plume. *J Mar Res* 54:149–160
- Davis CS, Gallager SM, Berman MS, Haury LR, Strickler JR (1992) The video plankton recorder (VPR): design and initial results. *Arch Hydrobiol: Ergeb Limnol* 36:67–81
- ✱ Davoll PJ, Silver MW (1986) Marine snow aggregates: life history sequence and microbial community of abandoned larvacean houses from Monterey Bay, California. *Mar Ecol Prog Ser* 33:111–120
- Deibel D, Saunders PA, Acuña JL, Bochsansky AB, Shiga N, Rivkin RB (2005) The role of appendicularian tunicates in the biogenic carbon cycles of three Arctic polynyas. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 327–356
- ✱ Dennett MR, Caron DA, Michaels AF, Gallager SM, Davis CS (2002) Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. *J Plankton Res* 24:797–805
- ✱ Dilling L, Wilson J, Steinberg D, Alldredge A (1998) Feeding by the euphausiid *Euphausia pacifica* and the copepod *Calanus pacificus* on marine snow. *Mar Ecol Prog Ser* 170:189–201
- ✱ Esnal GB, Castro RJ (1977) Distributional and biometrical study of appendicularians from the west South Atlantic Ocean. *Hydrobiologia* 56:241–246
- Fenaux R (1961) Existence d'un ordre cyclique d'abondance relative maximale chez les Appendiculaires de surface (Tuniciers pélagiques). *CR Hebd Seances Acad Sci Paris* 253:2271–2273
- Fenaux R (1967) Campagne de la Calypso au large des cotes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961–1962). Première partie. 5. Appendiculaires. *Ann Inst Oceanogr* 45:33–46
- Fenaux R (1968) Algunas apendicularias de la costa Peruana. *Bol Inst Mar Peru* 9:536–552
- ✱ Fenaux R (1969a) Les appendiculaires du golfe du Bengale. *Mar Biol* 2:252–263
- Fenaux R (1969b) Les appendiculaires de Madagascar (région de Nosy-Bé). Variations saisonnières. *Cah ORSTOM Ser Oceanogr* 7:29–37
- ✱ Fenaux R (1972a) Variations saisonnières des appendiculaires de la region nord Adriatique. *Mar Biol* 16:310–319
- Fenaux R (1972b) Les appendiculaires de la partie centrale de l'océan Indien. *J Mar Biol Assoc India* 14:496–511
- Fenaux R (1976) Cycle vital d'un appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol, 1872 description et chronologie. *Ann Inst Oceanogr* 52:89–101
- Fenaux R (1979) Preliminary data on ecology of appendicularians in Gulf of Elat. *Isr J Zool* 28:177–192
- Fenaux R (1980) Les appendiculaires des Séchelles. Composition de la population. Etudes biométriques des espèces principales. *Rev Zool Afr* 94:795–806
- Fenaux R (1986) Influence de la maille du filet sur l'estimation des populations d'appendiculaires *in situ*. *Rapp PV Reun Comm Int Explor Sci Mer Mediterr* 30:203–204
- ✱ Fenaux R, Dallot S (1980) Répartition des appendiculaires au large des côtes de Californie. *J Plankton Res* 2:145–167
- Fenaux R, Gorsky G (1983) Cycle vital et croissance de l'appendiculaire *Oikopleura longicauda* (Vogt), 1854. *Ann Inst Oceanogr* 59:107–116
- ✱ Fenaux R, Palazzoli I (1979) Estimation *in situ* d'une population d'*Oikopleura longicauda* (Appendicularia) à l'aide de deux filets de maille différente. *Mar Biol* 55:197–200
- Fenaux R, Bone Q, Deibel D (1998) Appendicularian distribution and zoogeography. In: Bone Q (ed) The biology of pelagic tunicates. Oxford University Press, Oxford, p 251–264
- Fernández D, Acuña JL (2003) Enhancement of marine phytoplankton blooms by appendicularian grazers. *Limnol Oceanogr* 48:587–593
- ✱ Fernández D, López-Urrutia A, Fernández A, Acuña JL, Harris R (2004) Retention efficiency of 0.2 to 6 µm particles by the appendicularians *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis*. *Mar Ecol Prog Ser* 266:89–101
- Flood PR (2005) Toward a photographic atlas on special taxonomic characters of oikopleurid Appendicularian (Tunicata). In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 59–85
- ✱ Flynn KJ, Davidson K, Leftley JW (1994) Carbon–nitrogen relations at whole-cell and free-amino-acid levels during batch growth of *Isochrysis galbana* (Prymnesiophyceae) under conditions of alternating light and dark. *Mar Biol* 118:229–237
- ✱ Gallienne CP, Robins DB (2001) Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *J Plankton Res* 23:1421–1432
- ✱ Geider RJ, MacIntyre HL, Kana TM (1997) Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 148:187–200
- Gerber RP, Marshall N (1974) Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll. *Limnol Oceanogr* 19:815–824
- ✱ González HE, Smetacek V (1994) The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar Ecol Prog Ser* 113:233–246
- Gorsky G, Fenaux R (1998) The role of Appendicularia in marine food webs. In: Bone Q (ed) The Biology of Pelagic Tunicates. Oxford University Press, Oxford, p 161–169
- ✱ Gorsky G, Fisher NS, Fowler SW (1984a) Biogenic debris from the pelagic tunicate, *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transfer of a transuranium element. *Estuar Coast Shelf Sci* 18:13–23
- Gorsky G, Palazzoli I, Fenaux R (1984b) Premières données sur la respiration des appendiculaires (tuniciers pélagiques). *CR Hebd Seances Acad Sci* 298:531–534
- Gorsky G, Aldorf C, Kage M, Picheral M, Garcia Y, Favole J (1992) Vertical distribution of suspended aggregates determined by a new underwater video profiler. *Ann Inst Oceanogr* 68:275–280
- ✱ Gorsky G, Flood PR, Youngbluth M, Picheral M, Grisoni JM (2000a) Zooplankton distribution in four western Norwegian fjords. *Estuar Coast Shelf Sci* 50:129–135
- ✱ Gorsky G, Picheral M, Stemmann L (2000b) Use of the Underwater Video Profiler for the study of aggregate dynamics in the North Mediterranean. *Estuar Coast Shelf Sci* 50:121–128
- Greve W (2005) Biometeorology of North Sea appendicularians. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 277–290

- Guieu C, Roy-Barman M, Leblond N, Jeandel C and others (2005) Vertical particle flux in the northeast Atlantic Ocean (POMME experiment). *J Geophys Res* 110, C07S18, doi:10.1029/2004JC002672
- Halliday NC, Coombs SH, Smith C (2001) A comparison of LHPR and OPC data from vertical distribution sampling of zooplankton in a Norwegian fjord. *Sarsia* 86:87–99
- Hansen B, Fotel FL, Jensen NJ, Madsen SD (1996a) Bacteria associated with a marine planktonic copepod in culture. II. Degradation of fecal pellets produced on a diatom, a nanoflagellate or a dinoflagellate diet. *J Plankton Res* 18: 275–288
- Hansen JLS, Kiørboe T, Alldredge AL (1996b) Marine snow derived from abandoned larvacean houses: sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. *Mar Ecol Prog Ser* 141:205–215
- Hopcroft RR, Roff JC (1995) Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *J Plankton Res* 17:205–220
- Hopcroft RR, Roff JC (1998) Production of tropical larvaceans in Kingston Harbour, Jamaica: Are we ignoring an important secondary producer? *J Plankton Res* 20:557–569
- Hopcroft RR, Roff JC, Chavez F (2001) Size paradigms in copepod communities: a re-examination. *Hydrobiologia* 453:133–141
- Hopkins TL (1977) Zooplankton distribution in surface waters of Tampa Bay, Florida. *Bull Mar Sci* 27:467–478
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22:415–427
- Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *Am Nat* 95:137–145
- Itoh H (1990) Seasonal variation of appendicularian fauna off Miho Peninsula, Suruga Bay, central Japan. *Bull Plankton Soc Japan* 36:111–119
- Lampitt RS, Noji T, von Bodungen B (1990) What happens to zooplankton faecal pellets? Implication for material flux. *Mar Biol* 104:15–23
- Landry MR, Peterson WK, Fagerness VL (1994) Mesozooplankton grazing in the Southern California Bight. I. Population abundances and gut pigment contents. *Mar Ecol Prog Ser* 115:55–71
- Le Fevre-Lehoerff G, Ibanez F, Poniz P, Fromentin JM (1995) Hydroclimatic relationships with planktonic time series from 1975 to 1992 in the North Sea off Gravelines, France. *Mar Ecol Prog Ser* 129:269–281
- Lee JH, Chae J, Kim WR, Jung SW, Kim JM (2001) Seasonal variation of phytoplankton and zooplankton communities in the coastal waters off Tongyeong in Korea. *Ocean Polar Res* 23:245–253
- Legendre L, Michaud J (1999) Chlorophyll *a* to estimate the particulate organic carbon available as food to large zooplankton in the euphotic zone of oceans. *J Plankton Res* 21:2067–2083
- Levins R (1968) *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Lombard F, Sciandra A, Gorsky G (2005) Influence of body mass, food concentration, temperature and filtering activity on the oxygen uptake of the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Mar Ecol Prog Ser* 301:149–158
- Lombard F, Sciandra A, Gorsky G (2009) Appendicularians ecophysiology. II. Reproducing clearance, growth, respiration and particles production of the appendicularian *Oikopleura dioica* by modeling its ecophysiology. *J Mar Sys* 78:617–629
- López-Urrutia A, Acuña JL (1999) Gut throughput dynamics in the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Mar Ecol Prog Ser* 191:195–205 (Erratum in *Mar Ecol Prog Ser* 193:310, 2000)
- López-Urrutia A, Irigoien X, Acuña JL, Harris R (2003) *In situ* feeding physiology and grazing impact of the appendicularian community in temperate waters. *Mar Ecol Prog Ser* 252:125–141
- López-Urrutia A, Harris RP, Smith T (2004) Predation by calanoid copepods on the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Limnol Oceanogr* 49:303–307
- López-Urrutia A, Harris RP, Acuña JL, Båmstedt U and others (2005) A comparison of appendicularian seasonal cycles in four distinct European coastal environments. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) *Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians*. GB Scientific Publisher, Paris, p 255–276
- Maar M, Nielsen TG, Gooding S, Tonnesson K and others (2004) Trophodynamic function of copepods, appendicularians and protozooplankton in the late summer zooplankton community in the Skagerrak. *Mar Biol* 144: 917–934
- Madhupratap M, Devassy VP, Sreekumaran Nair SR, Rao TSS (1980) Swarming of pelagic tunicates associated with phytoplankton bloom in the Bay of Bengal. *Indian J Mar Sci* 9:69–71
- Merien D (2003) Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans l'Atlantique nord-est: interprétations biogéochimiques. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris
- Moore C (1994) *In-situ*, biochemical, oceanic, optical meters. *Sea Technol* 35:10–16
- Morel A, Berthon JF (1989) Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications. *Limnol Oceanogr* 34:1545–1562
- Nomura H, Murano M (1992) Seasonal variation of meso- and macrozooplankton in Tokyo Bay, central Japan. *Mer (Paris)* 30:49–56
- Norrbinn MF, Davis CS, Gallager SM (1996) Differences in fine-scale structure and composition of zooplankton between mixed and stratified regions of Georges Bank. *Deep-Sea Res II* 43:1905–1924
- Ohtsuka S, Kubo N, Okada M, Gushima K (1993) Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *J Oceanogr* 49:115–120
- Osorio IAC (2003) Appendicularians (Tunicata) of Banco Chinchorro, Caribbean Sea. *Bull Mar Sci* 73:133–140
- Passow U, Shipe RF, Murray A, Pak DK, Brzezinski MA, Alldredge AL (2001) The origin of transparent exopolymer particles (TEP) and their role in the sedimentation of particulate matter. *Cont Shelf Res* 21:327–346
- Pomeroy LR, Hanson RB, McGillivray PA, Sherr BF, Kirchman D, Deibel D (1984) Microbiology and chemistry of fecal products of pelagic tunicates: rates and fates. *Bull Mar Sci* 35:426–439
- Purcell JE, Sturdevant MV, Galt CP (2005) A review of appendicularians as prey of invertebrate and fish predators. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) *Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians*. GB Scientific Publisher, Paris, p 359–435
- Remsen A, Hopkins TL, Samson S (2004) What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, optical plankton counter, and shadowed image particle profiling evaluation recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res I* 51:129–151
- Robison BH, Reisenbichler KR, Sherlock RE (2005) Giant larvacean houses: rapid carbon transport to the deep sea floor. *Science* 308:1609–1611

- Samson S, Hopkins T, Remsen A, Langebrake L, Sutton T, Patten J (2001) A system for high resolution zooplankton imaging. *IEEE J Oceanic Eng* 26:671–676
- Sato R, Tanaka Y, Ishimaru T (2001) House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *J Plankton Res* 23:415–423
- Sato R, Tanaka Y, Ishimaru T (2003) Species-specific house productivity of appendicularians. *Mar Ecol Prog Ser* 259: 163–172
- Sato R, Tanaka Y, Ishimaru T (2005) Clearance and ingestion rates of three appendicularian species, *Oikopleura longicauda*, *O. rufescens* and *O. fusiformis*. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D (eds) Response of marine ecosystems to global change: ecological impact of appendicularians. GB Scientific Publisher, Paris, p 189–206
- Scheinberg RD, Landry MR, Calbet A (2005) Grazing of two common appendicularians on the natural prey assemblage of a tropical coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 294:201–212
- Shiganova T (2005) Changes in appendicularian *Oikopleura dioica* abundance caused by invasion of alien ctenophores in the Black Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 85:477–494
- Silva TA, Neumann-Leitão S, Schwamborn R, Gusmão LMO, Nascimento-Vieira DA (2003) Diel and seasonal changes in the macrozooplankton community of a tropical estuary in Northeastern Brazil. *Rev Bras Zool* 20:439–446
- Skaramuca B (1977) Distribution of *Oikopleura longicauda* and *Oikopleura fusiformis* (Appendicularia) in the Adriatic Sea. *Rapp PV Réun Comm Int Expl Sci Mer Méditerranée* 24:147–148
- Sommer F, Hansen T, Feuchtmayr H, Santer B, Tokle N, Sommer U (2003) Do calanoid copepods suppress appendicularians in the coastal ocean? *J Plankton Res* 25: 869–871
- Sreekumaran Nair SR, Nair VR, Achuthankutty CT, Madhupratap M (1981) Zooplankton composition and diversity in western Bay of Bengal. *J Plankton Res* 3:493–508
- Stemann L, Youngbluth M, Robert K, Hosia A and others (2008) Global zoogeography of fragile macrozooplankton in the upper 100–1000 m inferred from the underwater video profiler. *ICES J Mar Sci* 65:433–442
- Stibor H, Vadstein O, Lippert B, Roederer W, Olsen Y (2004) Calanoid copepods and nutrient enrichment determine population dynamics of the appendicularian *Oikopleura dioica*: a mesocosm experiment. *Mar Ecol Prog Ser* 270: 209–215
- Taguchi S (1982) Seasonal study of fecal pellets and discarded houses of Appendicularia in a subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaii. *Estuar Coast Shelf Sci* 14:545–555
- Tomita M, Shiga N, Ikeda T (2003) Seasonal occurrence and vertical distribution of appendicularians in Toyama Bay, southern Japan Sea. *J Plankton Res* 25:579–589
- Uitz J, Claustre H, Morel A, Hooker SB (2006) Vertical distribution of phytoplankton communities in Open Ocean: an assessment based on surface chlorophyll. *J Geophys Res-Oceans* 111, C08005, doi:10.1029/2005JC003207
- Uye S, Ichino S (1995) Seasonal variations in abundance, size composition, biomass and production rate of *Oikopleura dioica* (Fol) (Tunicata: Appendicularia) in a temperate eutrophic inlet. *J Exp Mar Biol Ecol* 189:1–11
- Vaissiere R, Seguin G (1984) Initial observations of the zooplankton microdistribution on the fringing coral reef at Aqaba (Jordan). *Mar Biol* 83:1–11
- Valentin JL, Monteiro-Ribas WM, Mureb MA, Pessotti E (1987) Sur quelques zooplanctons abondants dans l'upwelling de Cabo Frio (Brésil). *J Plankton Res* 9: 1195–1216
- Vargas CA, González HE (2004) Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. I. Bacteria, microprotozoans and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. *Aquat Microb Ecol* 34:151–164
- Vargas CA, Tönnesson K, Sell A, Maar M and others (2002) Importance of copepods versus appendicularians in vertical carbon fluxes in a Swedish fjord. *Mar Ecol Prog Ser* 241:125–138
- Warren JD, Stanton TK, Benfield MC, Wiebe PH, Chu D, Sutor M (2001) *In-situ* measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES J Mar Sci* 58:740–749
- Wilson JB (1990) Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from the New Zealand plant communities. *NZ J Ecol* 13:17–42
- Yang G, Wang Y (1988) Preliminary study on Appendicularia of the northern part of the South China Sea. In: Xu G, Morton B (eds) Proc 1st Symp on Marine Biology of the South China Sea. China Ocean Press, Beijing, p 143–154
- Zubkov MV, López-Urrutia A (2003) Effect of appendicularians and copepods on bacterioplankton composition and growth in the English Channel. *Aquat Microb Ecol* 32: 39–46

Appendix 1. Model formulation (see Lombard et al. 2009). Variables: x : Food concentration available in the water; H , Dh , Fp , R : cumulative amount of matter produced respectively in the form of houses, detritus in houses, faecal pellets and respiration. Aw , Sb and G are respectively appendicularian weight and fraction of this weight invested in structural biomass or gonads. Fluxes: F , I and A : quantity of food respectively filtered, ingested and assimilated. i and ae are ingestion and assimilation efficiency. f_g is the fraction of assimilated food invested in gonads and depends on the maturity indicator mi . Other symbols are defined in Table 1

Embryogenesis ($H < th Aw$)		
Derivative equations		
$\frac{dx}{dt} = 0$	$\frac{dH}{dt} = h_0 t_{10}^T Sb^p$	
$\frac{dDh}{dt} = 0$	$\frac{dR}{dt} = r_{tot}$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dSb}{dt} = -r_{Sb} - h \\ \frac{dG}{dt} = -r_G \end{array} \right.$
$\frac{dFp}{dt} = 0$	$\frac{dAw}{dt} = -r_{tot} - h$	
With		
$r_{tot} = r_1 t_{10}^T Aw^a$	$r_{Sb} = r_{tot} \frac{Sb}{Aw}$	$r_G = r_{tot} \frac{G}{Aw}$
Growth ($H > th Aw$)		
Derivative equations		
$\frac{dx}{dt} = -F$	$\frac{dH}{dt} = f_h A$	
$\frac{dDh}{dt} = (1-i) F$	$\frac{dR}{dt} = r_{tot}$	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dSb}{dt} = (1-f_h-f_g) A - r_{Sb} \\ \frac{dG}{dt} = f_g A - r_G \end{array} \right.$
$\frac{dFp}{dt} = (1-a) I$	$\frac{dAw}{dt} = (1-f_h) A - r_{tot}$	
With		
$F = f t_{10}^T Aw^b \frac{x}{k_f + x}$	$mi = \frac{G}{Aw}$	If $mi > St$: Spawning
$i = 1 - i_{max} \frac{x}{k_i + x}$	$fg = p \frac{mi^{b1}}{mi^{b1} + k1^{b1}} + (1-f_h-p) \frac{mi^{b2}}{mi^{b2} + k2^{b2}}$	
$I = i F$		
$ae = 1 - a_{max} \frac{x}{k_a + x}$	$r_{tot} = r_2 t_{10}^T Aw^a$	$r_{Sb} = r_{tot} \frac{Sb}{Aw}$ $r_G = r_{tot} \frac{G}{Aw}$
$A = ae I$		

Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach

F. Lombard^{1,3*}, L. Labeyrie¹, E. Michel¹, L. Bopp¹, E. Cortijo¹, S. Retailleau², H. Howa², and F. Jorissen²

¹LSCE/IPSL, laboratoire CEA/CNRS/UVSQ, LSCE-Vallée, Bât. 12, avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette CEDEX, France

²Laboratory of Recent and Fossil Bio-Indicators (BIAF), Angers University, UPRES EA 2644, 2 Boulevard Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

³Technical University of Denmark, National Institute for Aquatic Resources, Oceanography Section, Kavalergården 6, 2920 Charlottenlund, Denmark

* now at: Université de la Méditerranée, CNRS, Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique, LOPB – UMR 6535 Campus de Luminy, Case 901, 13288 MARSEILLE Cedex 9, France

Received: 6 October 2010 – Published in Biogeosciences Discuss.: 4 January 2011

Revised: 11 March 2011 – Accepted: 23 March 2011 – Published: 8 April 2011

Abstract. We present an eco-physiological model reproducing the growth of eight foraminifer species (*Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinella siphonifera* and *Orbulina universa*). By using the main physiological rates of foraminifers (nutrition, respiration, symbiotic photosynthesis), this model estimates their growth as a function of temperature, light availability, and food concentration. Model parameters are directly derived or calibrated from experimental observations and only the influence of food concentration (estimated via Chlorophyll-*a* concentration) was calibrated against field observations. Growth rates estimated from the model show positive correlation with observed abundance from plankton net data suggesting close coupling between individual growth and population abundance. This observation was used to directly estimate potential abundance from the model-derived growth. Using satellite data, the model simulate the dominant foraminifer species with a 70.5% efficiency when compared to a data set of 576 field observations worldwide. Using outputs of a biogeochemical model of the global ocean (PISCES) instead of satellite images as forcing variables gives also good results, but with lower efficiency (58.9%). Compared to core tops observations, the model also correctly reproduces the relative worldwide abundance and the diversity of the eight species when using either satellite data either PISCES

results. This model allows prediction of the season and water depth at which each species has its maximum abundance potential. This offers promising perspectives for both an improved quantification of paleoceanographic reconstructions and for a better understanding of the foraminiferal role in the marine carbon cycle.

1 Introduction

Planktic foraminifers occur at low abundance in marine waters compared to both protozoans and zooplankton (e.g., Albaina and Irigoien, 2007). After gametogenesis or death of the organism, their calcite tests sink through the water column with high sinking rates (Takahashi and Bé, 1984), and accumulate at the sea floor, contributing significantly to the marine carbonate flux (Schiebel, 2002). Fossil shells are commonly used in paleoceanography to reconstruct past climatic conditions and variability through the use of different proxies such as species assemblage composition or shell chemistry (e.g. Waelbroeck et al., 2009). However, interpretation of these proxies requires a precise knowledge of the environmental conditions (season and/or depth) of shell calcification. Unfortunately, environmental and biological studies cover only a small geographic range of the world ocean (e.g., Field, 2004; Schiebel et al., 2001) and laboratory observations are scarce (Bijma et al., 1990). The observed composition of the analysed shells is explained on the basis of a statistical comparison between modern surface hydrology and shells extracted from sediment core tops (Imbrie and Kipp, 1971; Kucera et al., 2005) without consideration



Correspondence to: F. Lombard
(lombardfa@gmail.com)

of biological mechanisms such as seasonality or potential deeper habitat in the water column (e.g. Cleroux et al., 2007; King and Howard, 2005). Planktic foraminiferal seasonality and depth preferences in the ocean waters, as well as growth under laboratory conditions, are strongly linked to environmental conditions, mainly temperature, light (for species with symbionts) and food availability (Bijma et al., 1990; Kuroyanagi and Kawahata, 2004; Lombard et al., 2009b; Schiebel et al., 2001; Spero and Parker, 1985). Thus the physiological adaptation of the different species may explain, in part, the environmental range under which each species exhibits an optimal growth (Lombard et al., 2009b), as well as their seasonal and vertical distribution. The environmental control of foraminifer physiology may be described by a model, which takes into account the sensitivity of each physiological process with respect to various environmental factors. In the past years, several models of foraminifer abundance have been developed based on environmental parameters (Fraile et al., 2008; Žarić et al., 2006). Recently, Fraile et al. (2008) presented a model simulating the abundance of six different species, using parameters which have been calibrated empirically by field measurements.

In this study, we used a physiological formulation to model the growth of foraminifers for the most abundant planktic foraminifer species living in the ocean surface and subsurface waters. The presented FORAMCLIM growth model is based on the assumption that the presence or absence of species is linked to their ability to grow, depending on the environmental conditions. The model reproduces the physiological rates involved in the growth of planktic foraminifers, based on metabolic processes observed under controlled laboratory experiments. The calibration has been made following two steps: First we attempt to reproduce observed growth under laboratory conditions as a function of temperature and light intensity. Second, we attempt to reproduce observed abundance in field conditions, for which hydrological parameters have been measured. The model has been validated against both global plankton tows and sediment core tops observations independent of the dataset used for the calibration. The model reproduces the relative abundances of the different species on a global scale, and the season and depth of the maximal potential abundance of each species is estimated.

2 General growth model conception and calibration

In the first part, we will present the model, which describes the growth of an individual foraminifer. Construction of the growth model is based on observed processes during laboratory experiments or observations and is kept as simple as possible by taking in consideration only well calibrated processes. Eight planktic foraminiferal species are considered: *Neogloboquadrina pachyderma* (sinistral), *Neogloboquadrina incompta* (*N. pachyderma* dextral cf. Darling et al., 2006), *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerina bul-*

loides, *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinella siphonifera* and *Orbulina universa*. The species are among the most abundant species in the marine ecosystem and are most used in both laboratory experiments and paleoclimate reconstruction.

2.1 Individual foraminifer growth

The model simulates the growth of the foraminiferal organic component (cytoplasm), but does not yet consider test growth. The growth model simulates foraminifer organic weight increase (ΔW , $\mu\text{gC d}^{-1}$) as a function of the main physiological processes: nutrition (N , $\mu\text{gC d}^{-1}$), respiration (R , $\mu\text{gC d}^{-1}$) and, for species with symbionts, photosynthesis (P , $\mu\text{gC d}^{-1}$). Those processes depend on variables like temperature (T , °K), light availability (L , $\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and food concentration (F , $\mu\text{gC l}^{-1}$). Variables, parameters and units are described in Table 1.

2.1.1 Nutrition

Foraminifers are poikilotherms protozoans and thus do not regulate their temperature. Poikilotherms feeding processes such as the speed of prey capture and digestion generally depend on water temperature (Kooijman, 2000). Moreover, at extreme low or high temperatures, a sharp decrease in the growth rates is observed in foraminifers (Bijma et al., 1990; Lombard et al., 2009b). Moreover, Bé et al. (1981) have shown that the growth rate of *G. sacculifer* is a saturating function of feeding frequency. In the model, we use a Michaelis-Menten kinetics to reproduce this saturation of feeding as a function of food availability, and the temperature dependence follows a mechanistic formulation derived from Arrhenius rate kinetics. The nutrition rate N is expressed as a function of temperature T (in Kelvin) and food concentration (F):

$$N(T, F) = N_{\max}(T_1) \frac{\exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right)}{1 + \exp\left(\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right) + \exp\left(\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right)} \frac{F}{F + k_n} \quad (1)$$

where k_n ($\mu\text{gC l}^{-1}$) is the half saturation constant for the Michaelis-Menten relationships; $N_{\max}(T_1)$ ($\mu\text{gC d}^{-1}$) is the maximum nutrition rate for an arbitrary chosen temperature T_1 (20 °C or 293 °K in this study); T_A is the Arrhenius temperature for nutrition rate; T_L and T_H are the lower and upper boundaries of the enzymes tolerance range and T_{AL} and T_{AH} are the Arrhenius temperatures for the rate of decrease at both boundaries. All T are taken to be positive and generally $T_{AH} > T_{AL} > T_A$. By using this relationship the model reproduces simultaneously the nutrition saturation at high food concentration, the nutrition increase with temperature, and a sharp decrease of growth observed for extreme temperatures, which results in an asymmetrical bell shaped curve (Lombard et al., 2009b).

Table 1. Symbols, description and units of the different variables and parameter used in the model.

Symbol	Description	Unit
Forcing variables		
T	Temperature	$^{\circ}\text{K}$
L	Light availability	$\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$
F	Food concentration	$\mu\text{g C l}^{-1}$
dl	Day length	d^{-1}
State variables		
W_f	Final foraminifer organic weight	$\mu\text{g C ind}^{-1}$
ΔW	Organic weight increase	$\mu\text{g C d}^{-1}$
μ	grow rate	d^{-1}
Fluxes		
N	Nutrition	$\mu\text{g C d}^{-1}$
R	Respiration	$\mu\text{g C d}^{-1}$
P	Symbiont photosynthesis	$\mu\text{g C d}^{-1}$
Parameters		
W_i	Initial foraminifer organic weight (size 250 μm)	$\mu\text{g C ind}^{-1}$
Nutrition		
$N_{\text{max}}(T_1)$	Maximum nutrition rate at T_1	$\mu\text{g C d}^{-1}$
k_n	Half saturation constant for nutrition	$\mu\text{g C l}^{-1}$
T_{AH}	Arrhenius temperatures for the rate of decrease at upper boundary	$^{\circ}\text{K}$
T_{H}	Upper boundary of the enzymes tolerance range	$^{\circ}\text{K}$
T_{AL}	Arrhenius temperatures for the rate of decrease at lower boundary	$^{\circ}\text{K}$
T_{L}	Lower boundary of the enzymes tolerance range	$^{\circ}\text{K}$
T_{A}	Arrhenius temperature for nutrition rate	$^{\circ}\text{K}$
Respiration		
T_{Ar}	Arrhenius temperature for respiration rate	$^{\circ}\text{K}$
$R_{\text{max}}(T_1)$	Respiration rate for a 250 μm sized foraminiferan at T_1	$\mu\text{g C d}^{-1}$
Photosynthesis		
$P_{\text{max}}(T_1)$	Maximum photosynthesis rate per symbiont at T_1	$\mu\text{g C d}^{-1}$
k_p	Half saturation constant for photosynthesis	$\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$
T_{Ap}	Arrhenius temperature for photosynthesis rate	$^{\circ}\text{K}$
s_{nb}	Symbiont number for a 250 μm sized foraminiferan	nb ind^{-1}
$\%p$	Photosynthesis fraction used for the foraminifera-symbiont complex growth	–

2.1.2 Photosynthesis and respiration

Photosynthesis is carried out by symbionts and therefore depends on the number of symbionts hosted by the foraminifer. Thus photosynthesis is calculated on a per symbiont basis multiplied by the symbiont number of a 250 μm sized foraminifer (s_{nb}). Photosynthesis also depends on light availability (L , $\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and reaches saturation for high light intensities (Jørgensen et al., 1985; Köhler-Rink and Kühl 2005; Spero and Parker, 1985). The model reproduces this process by using a Michaelis-Menten relationship as a function of the light availability. Warming also increases the photosynthesis rate following an Arrhenius kinetics (Lombard et al., 2009a). The combined effect of light

intensity and temperature can thus be estimated as:

$$P(T, L) = s_{\text{nb}} P_{\text{max}}(T_1) \exp\left(\frac{T_{\text{Ap}}}{T_1} - \frac{T_{\text{Ap}}}{T}\right) \frac{L}{L + k_p} \quad (2)$$

where k_p ($\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) is the half saturation constant for the Michaelis-Menten relationships; $P_{\text{max}}(T_1)$ ($\mu\text{g C d}^{-1}$) is the maximum photosynthesis rate per symbiont for the arbitrarily chosen temperature T_1 and T_{Ap} ($^{\circ}\text{K}$) is the Arrhenius temperature for photosynthesis rate.

Table 2. Parameters values for the different foraminifer species.

	<i>O. universa</i>	<i>G. sacculifer</i>	<i>G. siphonifera</i>	<i>G. ruber</i>	<i>N. dutertrei</i>	<i>G. bulloides</i>	<i>N. incompta</i>	<i>N. pachyderma</i>	Units
Nutrition									
$N_{\max}(T_1)$	0.21	0.29	0.19	0.19	0.17	0.31	0.18	0.19	$\mu\text{g C d}^{-1}$
k_n	1.73	1.32	1.19	0.51	1.00	6.84	3.33	4.70	$\mu\text{g C l}^{-1}$
T_{AH}	74 313	102 000	39 284	47 496	32 319	52 575	51 836	23 802	$^{\circ}\text{K}$
T_{H}	305	305	302	303	304	299	296	281	$^{\circ}\text{K}$
T_{AL}	31 002	51 870	270 000	44 807	103 000	202 000	164 000	20 900	$^{\circ}\text{K}$
T_{L}	287	289	285	291	281	281	277	260	$^{\circ}\text{K}$
T_{A}	5598	3523	10 427	7852	8536	9006	8347	3287	$^{\circ}\text{K}$
Respiration									
T_{Ar}	10 293	10 293	10 293	10 293	10 293	10 293	10 293	10 293	$^{\circ}\text{K}$
$R_{\max}(T_1)$	0.0822	0.0822	0.0822	0.0822	0.0822	0.0822	0.0822	0.0822	$\mu\text{g C d}^{-1}$
Photosynthesis									
$P_{\max}(T_1)$	0.00054	0.00054	0.00054	0.00054	–	–	–	–	$\mu\text{g C d}^{-1}$
k_p	120	120	120	120	–	–	–	–	$\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$
T_{Ap}	9026	9026	9026	9026	–	–	–	–	$^{\circ}\text{K}$
s_{nb}	716	1160	720	1104	–	–	–	–	$\text{nb (250 }\mu\text{m)ind}^{-1}$
$\%_p$	0.46	0.40	0.30	0.37	–	–	–	–	fraction
Abundance									
a	0.40	1.40	0.37	8.21	0.10	0.57	0.07	1.65	scaling factor
b	1.63	5.89	11.20	2.79	34.99	15.85	55.36	32.13	scaling factor

In a similar way, foraminifer respiration increases with temperature following an Arrhenius kinetics (Lombard et al., 2009a) and respiration can be defined as:

$$R(T) = R(T_1) \exp\left(\frac{T_{\text{Ar}}}{T_1} - \frac{T_{\text{Ar}}}{T}\right) \quad (3)$$

where $R(T_1)$ ($\mu\text{gC d}^{-1}$) is the respiration rate for a $250 \mu\text{m}$ sized foraminifer at the arbitrary chosen temperature T_1 and T_{Ar} ($^{\circ}\text{K}$) is the Arrhenius temperature for respiration rate.

2.1.3 Foraminifer growth

To simulate the growth rate, all species are defined with the same initial organic weight (W_i ; $0.73 \mu\text{gC}$) corresponding to a $250 \mu\text{m}$ sized foraminifer (Michaels et al., 1995). This foraminifer size was chosen in order to correspond to most growth and physiological rate observations in laboratory experiments. The final organic weight W_f is then simulated by the model on a daily basis by taking into account the foraminifer ecophysiology (respiration, photosynthesis, and nutrition) for a W_i weight.

In case of symbiont bearing foraminifers, the model simulates growth of the symbiont/foraminifer complex, without differentiation between symbiont and foraminifer growths.

Photosynthesis only takes place during day length (dl , d^{-1}) and we assume that only a fraction ($\%_p$) of the symbiont photosynthesis potentially contributes to the growth of the foraminifer/symbiont complex (Lombard et al., 2009a). The weight increment ΔW , which serves to calculate W_f is calculated on a daily basis such as:

$$\Delta W = N + \%_p dl P - R \quad (4)$$

The growth rate (μ , d^{-1}) is calculated on a daily basis assuming an exponential growth of foraminifer organic content and using the following formulation:

$$\mu = \ln(W_f/W_i) \quad (5)$$

2.1.4 Data from culture experiments and growth model calibration

Parameters are listed and described in Table 1, and values taken either from bibliography or from calibration are listed in Table 2. Because temperature have a similar effect among species on respiration and photosynthesis, parameters $R(T_1)$, T_{Ap} and T_{Ar} are directly issued from Lombard et al. (2009a) and are assumed to be the same for all species. Symbiont number (s_{nb}) for a $250 \mu\text{m}$ size for *O. universa* and *G. siphonifera* were estimated in Spero and Parker (1985) and Faber et al. (1988), respectively. As *O. universa*, *G. sacculifer* and *G. ruber* have the same symbiont type (Hemleben et al., 1989), they are assumed to produce photosynthesis in the same way. s_{nb} for *G. sacculifer* was estimated from Jørgensen et al. (1985) (foraminifer size $<300 \mu\text{m}$) with photosynthesis re-evaluated for comparison at 25°C , and compared to the photosynthesis rate of one individual symbiont observed for *O. universa* at 25°C (Spero and Parker, 1985). The same estimation was done for *G. ruber* by using photosynthesis results from Lombard et al. (2009a), and Gastrich and Bartha (1988). $P_{\max}(T_1)$ and k_p were estimated by combining results from Jørgensen et al. (1985), Spero and Parker (1985), and Rink et al. (1998) re-evaluated to the reference temperature of 20°C , and on a per symbiont basis.

Parameters $N_{\max}(T_1)$, T_{A} , T_{L} , T_{H} , T_{AL} , T_{AH} , and $\%_p$ were calibrated by using growth observations from Lombard

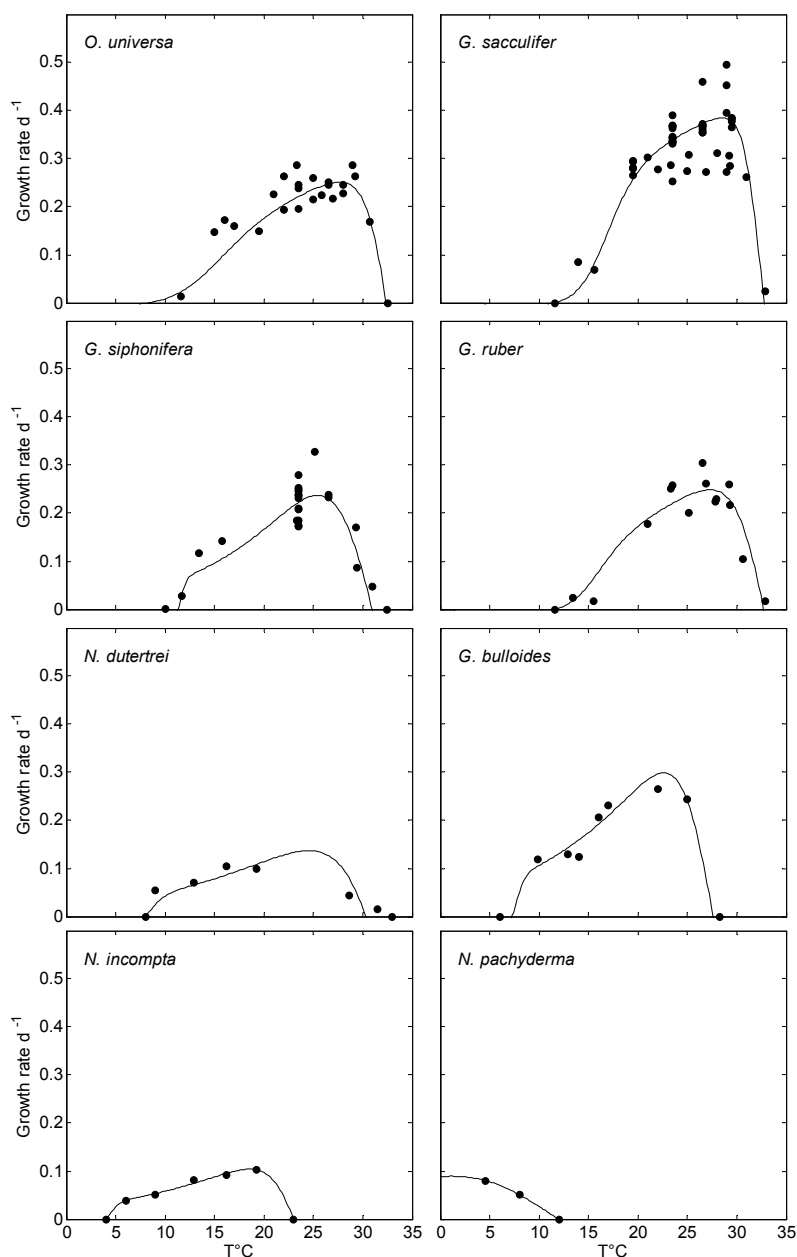


Fig. 1. Observed growth rate in laboratory experiments (Lombard et al., 2009b) for the different species (dots) compared to model outputs (line) after calibration under saturating food and light conditions. Resulting model parameters are listed in Table 2.

et al. (2009b). Because all observations from Lombard et al. (2009b) were conducted within illuminated conditions, we also assume that the mean light intensity corresponding to these observations is near to the saturating light level ($200 \mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Knowing that these data were obtained for specimens fed every day or every two days, and that foraminifer in natural conditions should obtain one prey every 4–5 days (Hemleben et al., 1989), we assumed that these observations correspond to food saturated conditions (i.e. $F/(F + k_n) \approx 1$) and then the parameter k_n did not

need to be calibrated at this step. The parameters were then estimated by a least square minimisation (Nelder-Mead simplex method) of the overall model compared to the empiric data on growth.

After calibration, by combining nutrition, respiration, and photosynthesis, the model simulates with a high confidence the individual growth pattern for the eight species observed under laboratory conditions (Fig. 1; all coefficient of determination between model simulations and observations are higher than 0.88, but for *N. dutertrei*; $R^2 = 0.76$). Except

for the half saturation constant for nutrition k_n , all the parameters were thus calibrated with culture experiments, and the results for the different parameters are given in Table 2.

2.2 Species abundance in natural conditions

2.3 Strategy: from individual growth rate to population abundance

Extending individual growth rates to population growth in natural conditions, for the eight different species, using the mechanistic approach, would require precise biological knowledge on feeding preferences, food availability of the different food types, reproduction, and mortality of foraminifers. Not all the necessary information is currently available. Planktic foraminifers feed on various types of food including zooplankton, protozoans, and phytoplankton (Hemleben et al., 1989). However, except of limited in situ observations, the abundance of different prey items is rarely available together with foraminifer observations. The different outputs of a general ecosystem model may be used to solve this issue (e.g. Fraile et al., 2008). However, prey preference of different foraminifer species is only poorly known, and, because of the lack of data, could be calibrated neither with laboratory experiments nor in situ observations. In addition, whereas Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) is generally well constrained in ecological models, the other outputs (zooplankton, protozoans, and detritus) are not yet sufficiently constrained. Taking into account these limitations we use the Chl-*a* concentration as a general productivity indicator, and as food concentration available to foraminifers. This is a reasonable hypothesis knowing that copepods, which are prey of spinose tropical foraminifers (*O. universa*, *G. siphonifera*, *G. ruber*, *G. sacculifer*; Hemleben et al., 1989), are generally correlated in abundance with Chl-*a* (Gasol et al., 1997). Non-spinose species are mostly herbivorous or detritivorous (Hemleben et al., 1989) and feed on prey that contains Chl-*a*. Choosing Chl-*a* as food has different advantages: (1) Plankton net sampling of foraminifers was sometimes conducted together with measurements of Chl-*a* concentration. The model may therefore be calibrated on real observations. (2) Chl-*a* is observed by a large number of satellites, which give a confident estimation of food level in the oceans upper meters on a global scale. (3) Chl-*a* is the best constrained and validated biological variable in global ecosystem models, which gives also confidence in the use of these models. Besides food availability, the other processes necessary to model population growth, mortality, reproduction, and predation, have been studied only in a few cases (Schiebel et al., 1997; Schiebel and Hemleben 2000) and thus are mostly unknown for foraminifers and would need further observations to be calibrated efficiently.

We chose to generalize the model with a progressive adjustment of the half saturation constant for nutrition (k_n) to get the best model output fit when compared to observed

species abundance in plankton multinet samples collected in known conditions. As already discussed, the parameter k_n is the only parameter that we could not calibrate using culture experimental data.

2.3.1 Calibration data set: multinet data

The calibration data set includes the results from plankton multinet sampling from different studies (Field, 2004; Kuroyanagi and Kawahata, 2004; Schiebel et al., 2001, 2004; Watkins et al., 1996; 1998). These data include foraminifer counts (ind m^{-3}), $T^\circ\text{C}$, and Chl-*a* for each sampled depth. These plankton tows were obtained with mesh size from 63 μm (Kuroyanagi and Kawahata, 2004; Watkins et al., 1996, 1998) to 100 μm (Schiebel et al., 2001, 2004) and 120 μm (Field, 2004). In order to keep the coherence of data, and because juvenile forms of *O. universa* were rarely recognised or counted both in plankton or sediment samples, only adult forms (when indicated) were considered. Only white forms of *G. ruber* were considered because all the laboratory experiments used to calibrate the model were performed on this morphospecies, and, in the Pacific and Indian Ocean, the pink variety is not present.

N. pachyderma needed to be considered separately due to the lack of observations with hydrological constraints. We use data from Schiebel (2002) for this species to increase the observed reference database and outputs from a plankton ecological model PISCES (see below) at the corresponding location, season, and depth as a reasonable forcing for the foraminifer growth model in lack of available direct measurements of environmental variables. Data used as forcing input in the model ($T^\circ\text{K}$, light intensity, and food concentrations) correspond to the same geographical position and same month as the foraminifer collection.

For all data sets, observed Chl-*a* ($\text{mg Chl-}a \text{ m}^{-3}$) concentration was converted to carbon biomass (mgC m^{-3}) by using a variable C:Chl-*a* factor that depends on temperature, light, and nutrient availability (Taylor et al., 1997) as successfully modelled by Geider et al. (1997). To apply this conversion we used outputs of the PISCES model (Aumont et al., 2003; Aumont and Bopp, 2006), which implement the Geider et al. (1997) model on a global scale in order to supply a realistic C:Chl-*a* ratio that takes into account the effect of seasons and hydrology.

Light intensity data were obtained from SeaWiFS satellite data for the corresponding date of sampling. Light intensity at depth z (PAR_z) was calculated from intensity measured at the sea surface and taking into account the observed Chl-*a* concentration in seawater assuming the following relationship:

$$\text{PAR}_z = \text{PAR}_{z-1} \exp(z (-K_{\text{dw}} - K_{\text{dc}}[\text{Chl} - a])) \quad (6)$$

where K_{dw} is the diffuse attenuation coefficient for water alone, estimated around 0.038 m^{-2} by Lorenzen (1972), and K_{dc} is the specific attenuation coefficient due

to Chlorophyll-*a* estimated around $0.016 \text{ m}^2 \text{ (mg Chl-}a\text{)}^{-1}$ (Gallegos and Moore, 2000).

Daylength (dl) was calculated by taking into account latitude and date using the Forsythe et al. (1995) model.

2.3.2 FORAMCLIM model calibration

When using the growth model (k_n unconstrained) to simulate growth under natural conditions, a general positive correlation was observed between the estimated growth rate and the observed abundance of each species. Thus, our results may indicate a close coupling between individual growth rate and population abundance. In the present case, close coupling between individual growth rates and population abundance of foraminifers could have different origins: (??) the low density of the populations (foraminifers generally occur in low abundance compared to other plankton organisms), which means that the environment rarely becomes saturated by foraminifer and competition for resources does not exist and implies no specific predators. (2) The high mortality rate, both during the life cycle and following reproduction (foraminifers decrease after liberation of gametes; Hemleben et al., 1989). (3) A low efficiency of reproduction, especially when growth rates are low. These characteristics specific for foraminifers could induce a short resilience time of populations when conditions are unfavourable, and indicate close coupling between growth rates (controlled by environmental factors) and abundance, with only a small lag between the timing of maximum growth rate and maximum abundance (Fig. 2). If the mismatch would be larger, no correlations would have been observed.

This suggests that the growth rate estimated for each foraminifer species can be used as an abundance indicator. Taking into account these considerations, we tested the hypothesis that the correlation between growth rate (μ) and abundance (*Abund*) follows an exponential relationship with a minimal abundance (0.1 ind m^{-3}) for all species when μ is null and in the form:

$$\text{Abund} = a \mu^b - a + 0.1 \quad (7)$$

In spite of the potential problems, and/or over-simplification of such an approach, we thus decided to use the observed correlation between population density and individual growth rate to model abundance based on food (Chl-*a*) availability, light, and temperature. It is important to note that the transformation from growth rate to abundance represents only an ideal foraminiferal community with a mean potential abundance. This is the only way presently available to represent foraminifer abundance without simulating their population dynamics which would have dramatically increased the model complexity and introduce many unknown processes that are not enough studied yet (mortality, reproduction, predation).

For each species, the half saturation constant for nutrition (k_n) was calibrated in order to maximise the correla-

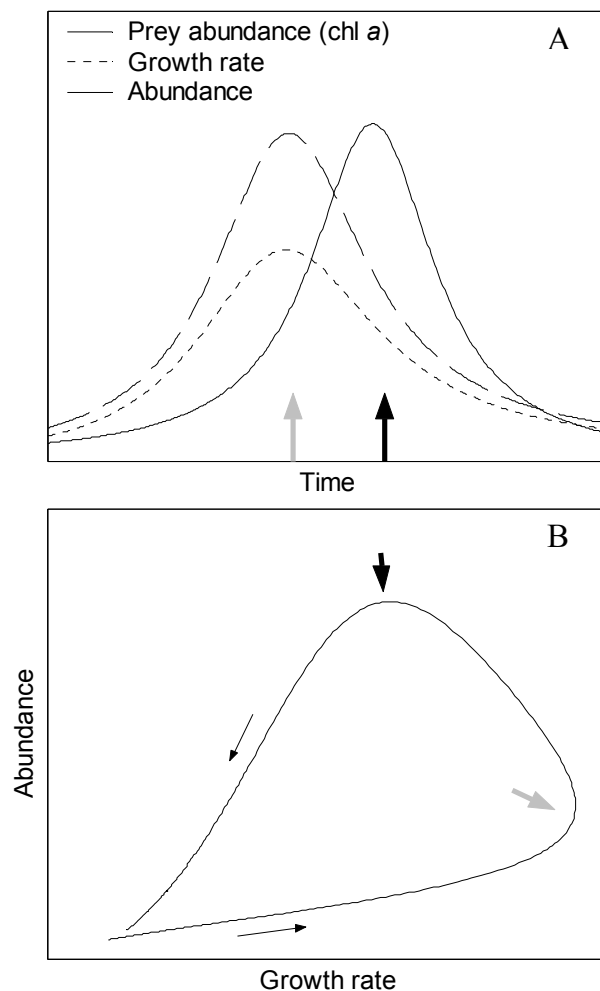


Fig. 2. Schematic explanation of the potential reasons of the growth rate-abundance coupling. (A) When prey abundance is high, individual growth rate is maximal (grey arrow) but there is a time lag between maximum individual growth rate and observed population abundance maximum (black arrow). When this time lag between maximum growth rate and maximum abundance is small, then a potential coupling between growth rate and abundance thus may be observed (B) in which the variability is due to the time lag. The small black arrows represent the time course of an assemblage development.

tion between the model individual growth rate μ and species abundance *Abund* (i.e., increase R^2 of the correlation) in the multinet data.

After calibration, the (7) relationship for which the correlation was maximised is used to transform model growth rate into abundance data. When μ is negative the species abundance is set to zero. The correlation between abundance and growth rate is shown in Fig. 3. The parameters k_n , a , and b are listed in Table 2 for the different species. Due to the scarcity of data on adult *O. universa*, the relationship between growth rate and abundance is weak ($R^2 = 0.017$; F_{stat}

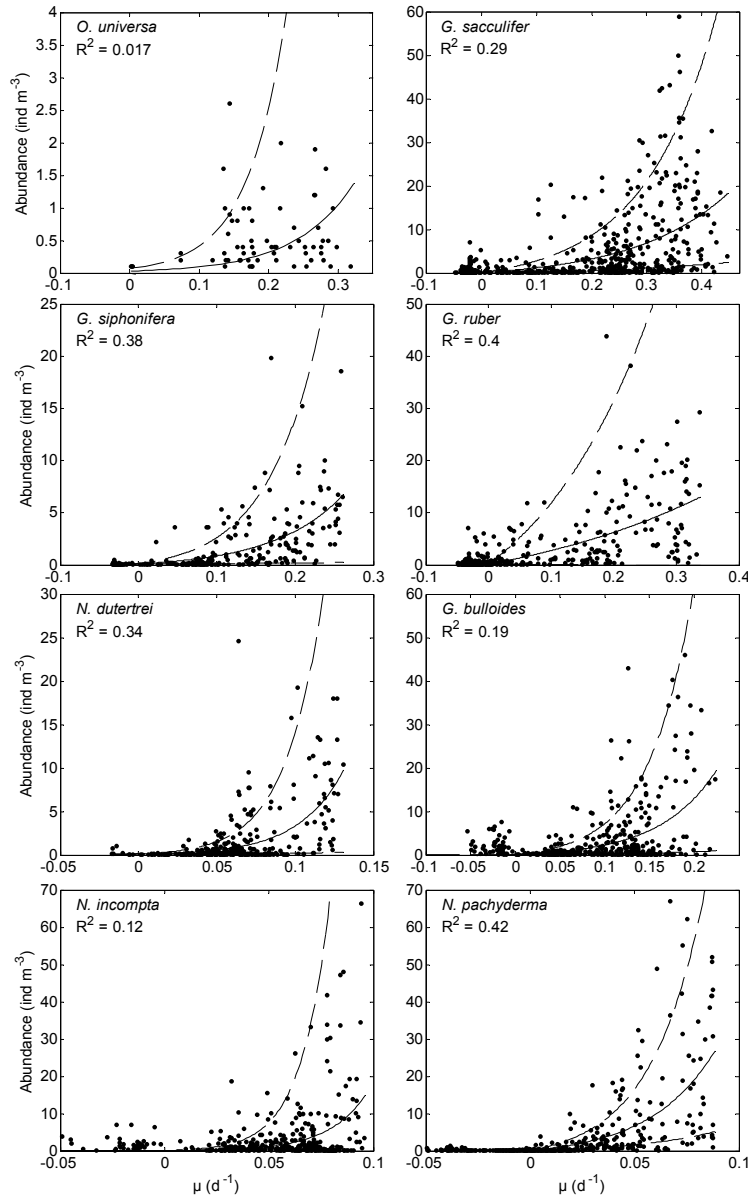


Fig. 3. Observed coupling between observed abundance in multinet samples and model-estimated growth rate (μ) after calibration of the parameter kn . The fit of each relationship between growth rate and abundance (black line) is indicated (see Table 2 for parameters) as well as the 95% confidence limits (dashed line).

$= 7.01$; $0.05 > p > 0.01$). For the other species, the relationships are highly significant (all F_{stat} with $p < 0.001$) despite the large scattering attributed to the small mismatch between the maximum of growth and of abundance (see Fig. 2). The relationship between abundance and modelled growth rate is relatively strong for *G. sacculifer* ($R^2 = 0.29$), *G. siphonifera* ($R^2 = 0.38$), *G. ruber* ($R^2 = 0.4$), *N. dutertrei* ($R^2 = 0.34$) and *N. pachyderma* ($R^2 = 0.42$), and lower for *G. bulloides* and *N. incompta* (R^2 respectively 0.19 and 0.12). This is probably attributable to scarce abundance data of these two species under conditions where the modelled growth rate is negative.

These observations generally correspond to subsurface waters where food is scarce and temperature low, and conditions do not allow significant growth of these species. In fact, the observed foraminifers could originate from individuals that grew under near surface conditions, where the model simulates positive growth, and afterward have been transported to depth both by sinking or advection, process the model cannot reproduce so far.

2.3.3 Model evaluation

In order to validate the model, we tested and compared its results with data bases covering large areas, i.e., foraminifer species dominance from sea surface plankton tows, and foraminifer species proportion in sediment core tops.

Foraminifer total abundance and species dominance (i.e. species having the highest abundance in the foraminiferal assemblage) in sea surface plankton tows (0–10 m) were recovered from Bé and Tolderlund (1971). This study covers the entire Atlantic and Indian Oceans. These data correspond to more than 10 multi-station cruises in different years and seasons. In order to simplify the procedure, we did not determine the sampling season of each sampling point but simply assumed that the dataset represents an annual average of species dominance. In order to simulate these observations with the model, annual means from satellite images from MODIS ($T^{\circ}\text{C}$, $\text{Chl-}a$) and SeaWiFS (Photosynthetically Active Radiations, PAR , $\mu\text{mole photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were used (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Annual means of sea surface results ($T^{\circ}\text{C}$, $\text{Chl-}a$, and PAR) of the general ecosystem model (PISCES model; Aumont and Bopp, 2006) were alternatively used to simulate foraminiferal abundance (annual mean, 0–10 m depth). To do so, we used the standard climatological simulation of PISCES as described and evaluated in Aumont and Bopp (2006). By using the mean annual $T^{\circ}\text{C}$, $\text{Chl-}a$, and PAR observed by satellites (mean annual sea surface conditions), the growth rates of the different species were calculated and converted to abundance data using the growth rate-abundance relationships (Fig. 3). These results were then used to estimate species dominance (i.e. species with the highest abundance). In order to compare the model simulation to the data of Bé and Tolderlund (1971), we assume that if the dominant species is the same in both model simulation and data, the model result is correct. However, for some observations it was not possible to determine which species dominate the assemblage and a co-dominance was attributed to those observations (Fig. 4a). Because the model results cannot give such an exact co-dominance, the model was assumed correct if one of the two observed co-dominants species was reproduced.

Results from core tops foraminifer counts (MARGO database; Barrows and Juggins, 2005; Hayes et al., 2005; Kucera et al., 2005) were also used. This database includes around 3000 samples covering all oceans. Abundance data were converted to relative abundance by considering only the eight species included in the model. Shannon diversity index (H') was calculated from species relative abundances of the eight considered species, (p_i), both from the model and from core tops data, by using the following relationship:

$$H' = - \sum p_i \log(p_i) \quad (8)$$

In order to simulate an equivalence to core tops assemblages, the model was run with two different data sets. Firstly, the model was run using mean monthly $\text{Chl-}a$, $T^{\circ}\text{C}$, and PAR

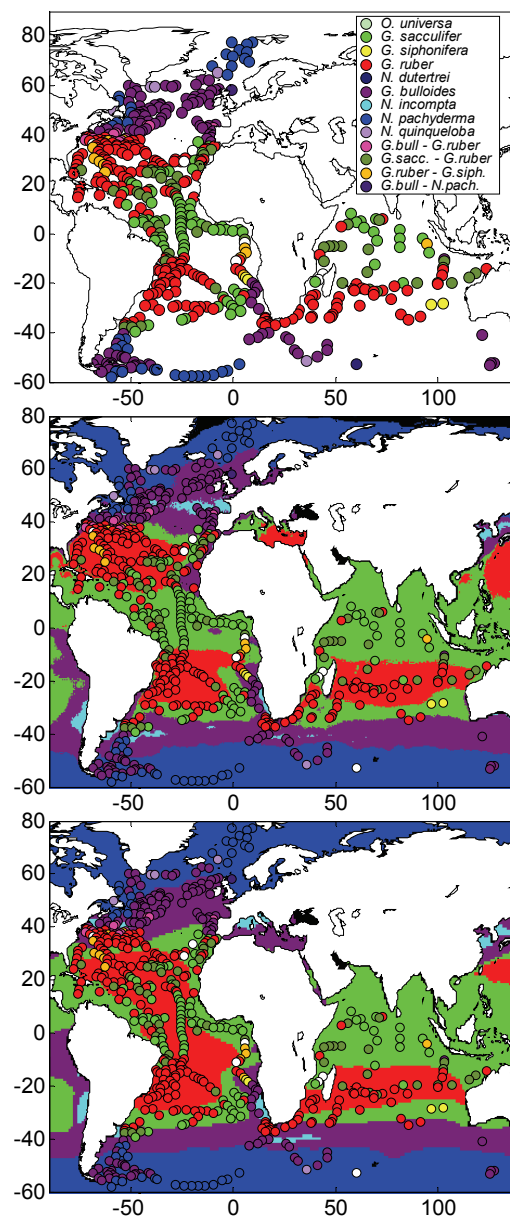


Fig. 4. (Upper panel) Dominant species observed by Bé and Tolderlund (1971) within sea surface conditions (upper 10 m). Each colour represents a different dominant species assemblage (see key for the colour code). Dominant species simulated by the model (background colours) in surface conditions (annual average) by using satellite images (middle panel) or PISCES model (lower panel) as inputs. The model reproduces 70.5% of the 576 observations when using satellite images and 58.9% using PISCES model.

observations derived from satellite images (monthly averages). The abundance of each species was cumulated over months to produce a mean annual estimate and expressed as a fraction (p_i) of the total foraminifer abundance and H' was calculated following Eq. (8). Secondly, the model was forced by outputs from the PISCES model. Monthly $T^{\circ}\text{C}$, PAR ,

and Chl-*a* average were used in a similar way as for satellite data, and their distribution within the upper 200 m of water column simulated by the PISCES model. Abundances of the different species were cumulated with reference to month and water depth.

For all core tops data, deviations between the n observed (x_o) and modelled (x_m) species relative abundance were calculated using coefficient of determination (R^2) and, in order to compare with previous studies, with the root mean squared error (RMSE) which is calculated as follow:

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_{oi} - x_{mi})^2}{n}} \quad (9)$$

These monthly simulations were also used to determine the season and water depth of maximum growth (i.e. season or water depth where the growth rate is maximum in the model) for the different species.

3 Results

3.1 Species dominance

The model successfully reproduces species dominance of foraminifer observed in Atlantic and Indian Oceans by sea surface plankton tows (Bé and Tolderlund, 1971; Fig. 4), with 70.5% of the 576 observations being correctly estimated by the model (Fig. 4). The model reproduces the general biogeography of dominant foraminifers, with *G. ruber* dominating in oligotrophic tropical gyres. *G. sacculifer* dominates in the equatorial area, in the North Indian Ocean and at the limits of temperate regions, except of the Gulf Stream where the assemblage shifts from a *G. ruber* dominance to *G. bulloides* without transition. *G. bulloides* dominates the species assemblage in temperate regions and also in some tropical coastal productive areas such as in the Benguela and Mauritanian upwelling regions. In few locations, *N. incompta* is modelled as the dominant species notably close to the coast in the southern part of the Benguela upwelling system, along the Uruguay coast, and in the northeast of the Atlantic Ocean around 45° N. *N. pachyderma* dominates the ecosystem in polar regions starting from 50° S latitude in the Southern Hemisphere, and from the Canadian coast to Iceland and Norway in the North Atlantic Ocean.

Using the environmental results of the PISCES model (mean annual sea surface conditions), our model simulates a similar geographic distribution in the dominance of the different species, but with lower confidence (58.9% efficiency; Fig. 4). Most of these differences come from the fact that the PISCES model uses a 2° mesh grid, which does not allow reproduction with sufficient confidence of fine scale physical processes such as the Gulf Stream or the equatorial Atlantic upwelling, and most of the discrepancies between observed and modelled dominances are observed

here. For example, in the equatorial Atlantic, the food concentration is slightly lower than observed by satellite images, which results in *G. ruber* dominance instead of *G. sacculifer*. The Gulf Stream region is not sufficiently contrasted hydrographically. Then the model simulates a gradual change in dominance from *G. ruber* to *G. sacculifer* and then to *G. bulloides* rather than the observed direct transition from *G. ruber* to *G. bulloides*. However, excepted for these two locations that were massively sampled, the general pattern of species dominance is correctly reproduced.

3.2 Total abundance in surface waters

The general abundance of foraminifers under different sea surface conditions is simulated by combining the abundance of all the species simulated by the model when forced by satellite derived data. This abundance may be compared to observations of Bé and Tolderlund (1971) (Fig. 5), but with caution. Bé and Tolderlund (1971) reported only three classes of abundance, and used a 200 µm mesh sized plankton tow whereas our model abundance has been calibrated for 64–120 µm mesh size multinet sampling. The range of abundance simulated by the model (0–80 ind m⁻³; Fig. 5) is in the same range as that observed in Atlantic and Indian Oceans (0–100 ind m⁻³). The pattern of abundance of foraminifer species is reproduced by the model with a maximum abundance in the equatorial regions, African upwelling, Arabian Sea, off Uruguay and the Brazil coast, and in the Gulf Stream. Considering the Gulf Stream and the southern Indian Ocean, the simulated maximum abundance is less extended towards the poles than observed.

These differences may have two origins. Firstly, we used mean annual observations to force the model, whereas Bé and Tolderlund (1971) report data from different seasons. Indeed, foraminifer sampling in the subpolar Atlantic and Indian Ocean, correspond generally to summer conditions when the foraminifer abundance is higher than simulated by annual mean conditions. Secondly, the model, derived from available laboratory observations, simulates the abundance of eight of the most abundant species in the world ocean, but misses some of the species which are significant in polar and temperate regions such as *Turborotalita quiqueloba*, *Globorotalia inflata* and *Globigerinita glutinata*. Those were included in Bé and Tolderlund (1971) observations and contribute to a significant fraction of foraminifer assemblage in transitional region. This could explain the smaller poleward extension of the modelled maximum abundance in the Atlantic and Indian than observed by Bé and Tolderlund (1971).

3.3 Relative abundance of the species

Comparison of the simulation data with core tops foraminiferal assemblages from the MARGO data base (Barrows and Juggins, 2005; Hayes et al., 2005; Kucera et al., 2005), recalculated on the basis of eight species, are shown

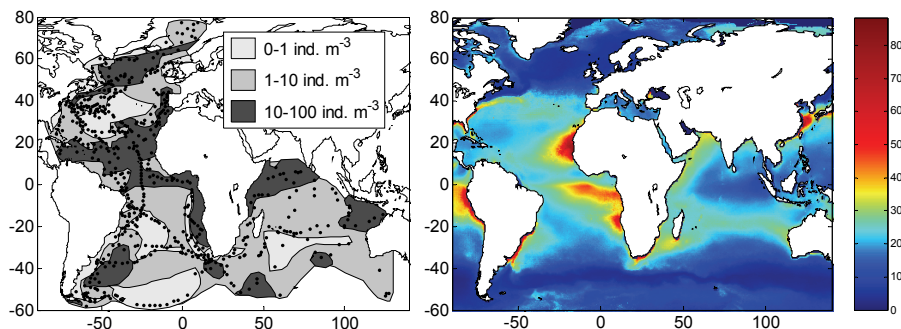


Fig. 5. Total $> 200 \mu\text{m}$ foraminifer abundance (ind m^{-3}) observed within sea surface conditions (Bé and Tolderlund, 1971; left panel) and simulated by the model (right panel) under sea surface condition by using satellite images (annual average).

Table 3. Coefficient of determination (R^2) and in parenthesis, root mean squared error (RMSE) obtained between observed core tops relative abundance of the different foraminifer species and results of the models. Different subsets were used: the whole – worldwide dataset or a subset focused on the Atlantic Ocean. Both results originating from model simulation using satellites subsurface data, that take only seasonality in consideration, or the PISCES model results (data not showed), that take both seasonality and depth in consideration, as forcing variables for the simulation are indicated.

	Satellite images (Seasons)		PISCES (Seasons and depth)					
	Worldwide	Atlantic	Worldwide	Atlantic				
<i>O. universa</i>	0.07	(3.28)	0.11	(2.78)	0.07	(3.24)	0.12	(2.64)
<i>G. sacculifer</i>	0.56	(17.46)	0.65	(12.61)	0.56	(12.38)	0.58	(9.94)
<i>G. siphonifera</i>	0.43	(6.00)	0.55	(5.11)	0.42	(5.29)	0.54	(4.61)
<i>G. ruber</i>	0.46	(17.76)	0.52	(16.49)	0.37	(23.14)	0.39	(21.78)
<i>N. dutertrei</i>	0.09	(17.23)	0.21	(11.82)	0.16	(17.53)	0.34	(13.64)
<i>G. bulloides</i>	0.37	(18.97)	0.57	(13.16)	0.28	(21.02)	0.37	(16.47)
<i>N. incompta</i>	0.39	(14.85)	0.40	(17.95)	0.31	(15.85)	0.28	(19.97)
<i>N. pachyderma</i>	0.85	(12.32)	0.84	(13.70)	0.81	(17.04)	0.80	(19.37)
Diversity	0.50	(0.52)	0.59	(0.43)	0.58	(0.48)	0.69	(0.45)

in Figs. 6 and 7. The model fit is expressed by the coefficient of determination (R^2 ; Table 3) which represent the fraction of data variability explained by the model. The R^2 are shown for the standard simulation (i.e. worldwide dataset using satellite data Figs. 6–7), and for similar simulations done with the PISCES model considering the effect of water depth and season. We also considered a subset of the data focussing on Atlantic Ocean where the data are more numerous.

The R^2 on the standard simulation is comprised between 0.07 and 0.85 for *O. universa* and *N. pachyderma*, respectively, (Table 3), with variations between species that reflects the R^2 variations of the fit between estimated growth rate and abundance in multinet samplings (Fig. 2). The model does not efficiently reproduce *O. universa* and *N. dutertrei* spatial variations on a worldwide coverage and only explains 7–9% of the data variability. The model explains between 37% (*G. bulloides*) to 85% (*N. pachyderma*) of species relative abundance variations, with most species in the 40–55% range. When focussing only on the Atlantic Ocean, the R^2

for all the species is higher than for worldwide comparison, indicating smaller differences between simulated and sampled relative abundance, except for *N. pachyderma* for which the R^2 remains mostly unchanged. In the Atlantic Ocean, the model better reproduce the spatial variations of *O. universa* (11% variability explained) and *N. dutertrei* (20%). Using data that combine seasonal and depths effects, the PISCES model outputs give results in the same range of order, except for *N. dutertrei*, for which the precision is significantly increased (16% of variability explained worldwide; 34% in the Atlantic Ocean).

From a qualitative point of view, the spatial distribution pattern of different species is well represented by the model. As most of the sampling points are concentrated in the Atlantic and Indian Oceans, we focus the description of the spatial distribution patterns to these regions by highlighting the correspondences between the model and observations. *N. pachyderma* is present with high abundance south of 55°S latitude and north of 45°N in the Pacific Ocean,

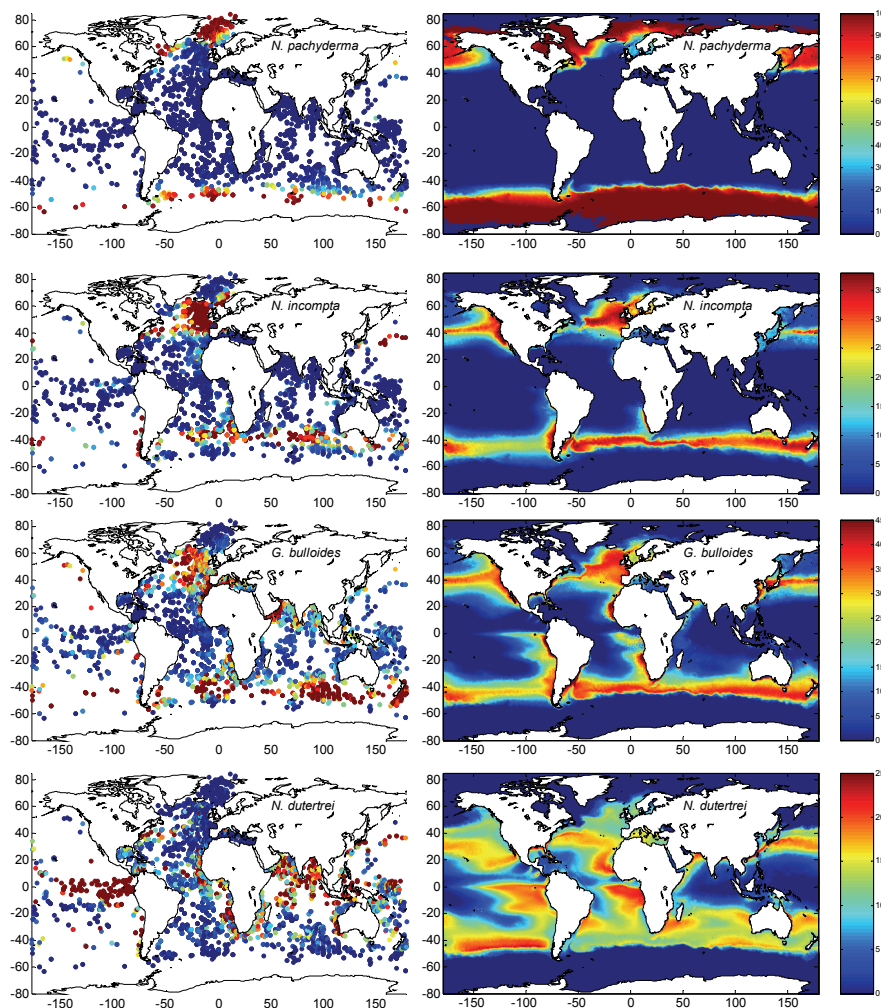


Fig. 6. Relative foraminifer abundance (%) of the different species observed in core tops samples (left panel) calculated on the basis of the eight selected species and estimated by the model (right panel) using satellite images (monthly averages). Root mean squared error (RMSE) calculated between model simulation and estimations are given in Table 3.

and in the Atlantic Ocean from Labrador Sea to Iceland and Cape North. *N. incompta* is abundant in the north-western Atlantic Ocean from a narrow zone in the northern part of the Gulf Stream and in the north-eastern Atlantic Ocean to a zone from Gibraltar to Iceland. Low *N. incompta* abundance is also correctly modelled for the north-western part of the Mediterranean Sea. *N. incompta* is present in the Southern Hemisphere in a circumpolar belt from 40° S to 50° S, and also in some upwelling zones (Benguela, Argentina and to a lesser extent the Mauritanian upwelling). The spatial distribution of *G. bulloides* is relatively similar to *N. incompta*, but is also present to a larger extent in some tropical upwelling such as Mauritanian, Peru, and the Arabian Sea. *N. dutertrei* shows high relative abundance in tropical-productive areas such as the southern part of the Gulf Stream, the Arabian Sea, and equatorial upwelling. *G. ruber* is present mostly

in oligotrophic tropical gyres, and is less abundant in productive areas such as coastal and equatorial upwellings. It is also present in the eastern basin of Mediterranean Sea. *G. siphonifera* has a distribution intermediate between *G. ruber* and *N. dutertrei*. *G. siphonifera* species is present in oligotrophic areas but shows its maximum relative abundance at the limit between oligotrophic areas and tropical upwelling systems. *G. sacculifer* shows maximum abundance in a circum-equatorial belt between 20° N and 20° S. *O. universa* occurs at low abundance from 50° N to 50° S of latitude.

The relative abundance of different species is in general also well reproduced by the model. However, some regional discrepancies can be observed between modelled and observed relative abundance. For *N. incompta*, the model simulates maximum relative abundance around 35% in the North Atlantic Ocean whereas it is higher ($\approx 55\%$) in observations.

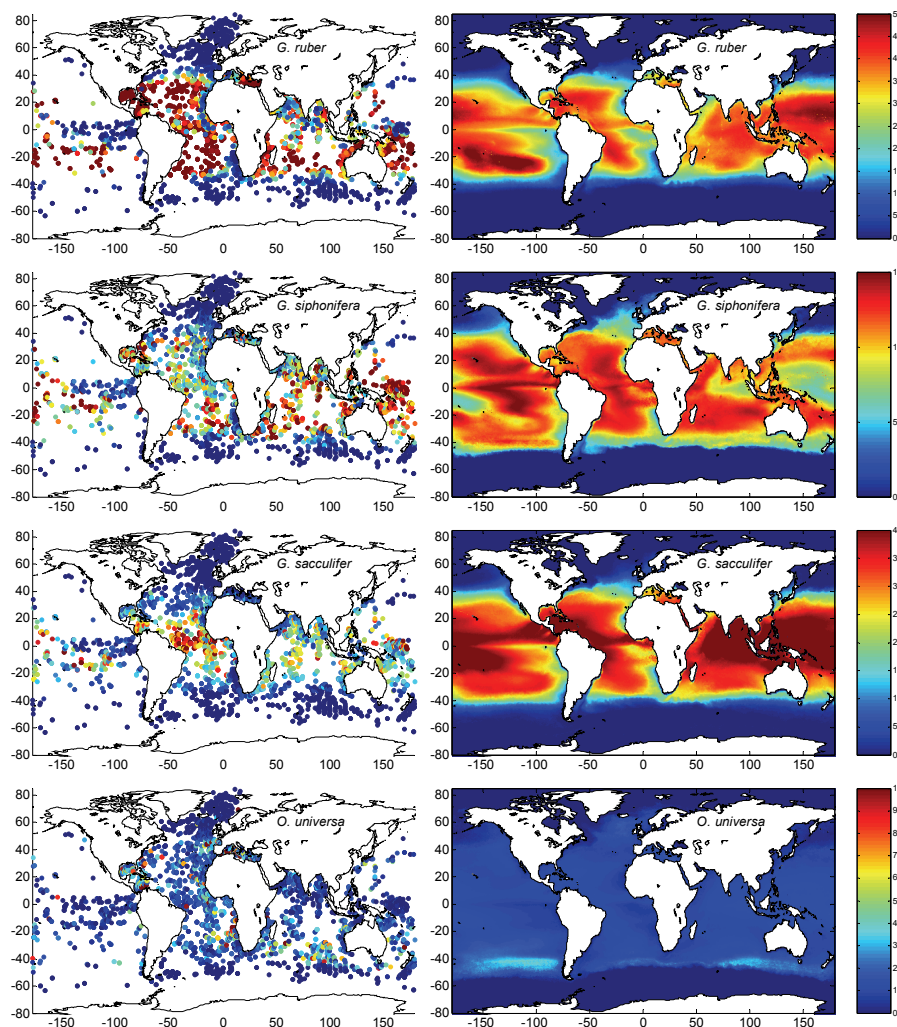


Fig. 7. Same as Fig. 6.

For *G. bulloides*, the modelled relative abundance in the South Atlantic and Indian Oceans is less important than observed. For *N. dutertrei*, the model underestimates the relative abundance in the Arabian Sea, the Bay of Bengal, and in the East Pacific equatorial upwelling whereas it overestimates it in temperate regions. For *G. ruber*, the relative abundance seems to be slightly overestimated by the model in highly oligotrophic regions, while *G. sacculifer* and *G. siphonifera* are underestimated.

To some extent, these discrepancies could be explained by differences between sea surface conditions (observed by satellite images) and favourable conditions in subsurface waters that satellite images can not observe. Some of these discrepancies are reduced by the use of the PISCES model, which integrates both water depths and seasons, rather than satellite images as forcing variables. However, as seen previously, some small scale events are less efficiently reproduced. For example, using PISCES data reduces the bias for

the high abundance of *N. dutertrei* in Arabian Sea, Bay of Bengal and East Pacific equatorial upwelling but do not efficiently capture small scale processes.

3.4 Diversity

The Shannon Diversity index is calculated on both core tops data and model outputs considering only the eight selected species (Fig. 8). The modelled diversity pattern corresponds well to the observations ($R^2 = 0.50$), especially in the Atlantic Ocean ($R^2 = 0.52$) with minimum diversity in polar regions and in the centre of the subtropical oligotrophic gyres. Maximum diversity was calculated at the southern limit of the Gulf Stream, off the west coast of Africa, and in the circumpolar belt around 40° S of latitude, and intermediate diversity in the equatorial part of the Atlantic Ocean. However, some discrepancies can be observed such as the high diversity in the central part of the Indian Ocean, and the low

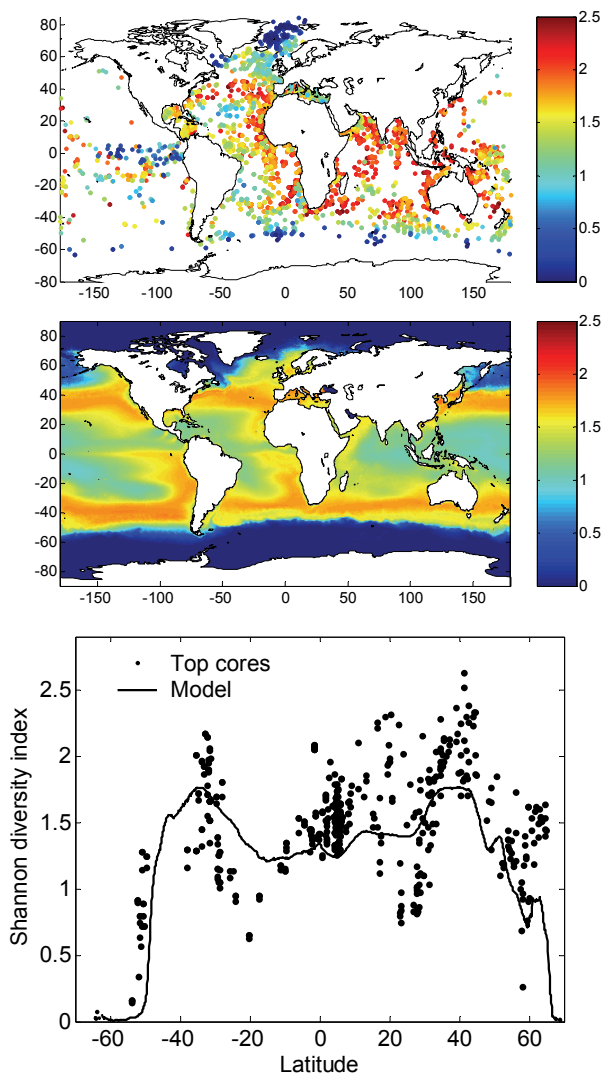


Fig. 8. Shannon diversity index calculated from core tops data using the eight selected species (upper panel) and simulated by the model (middle panel) by using satellite images. Mean model results (lower panel, line) and observations (dots) in the 40°–20° W (Mid Atlantic Ocean) where extracted for a better comparison. Root mean squared error (RMSE) calculated between model simulation and estimations are given in Table 3.

diversity (<1) in the equatorial Eastern Pacific, due to a high abundances of *N. dutertrei*, which are not reproduced by the model (see Fig. 6).

The mean modelled and observed diversity was extracted in a mid Atlantic transect between 25° W and 50° W. The model simulates well the diversity pattern with maximum values at 40° north and south, a sharp decrease in diversity in polar regions around 50° S and more gradually in the northern hemisphere, a minimum diversity in subtropical gyres (20° S and 20° N), and an intermediate diversity around the equator.

However the model seems to smooth the variations in diversity by simulating lower amplitude changes over different regions. In high diversity regions, the model slightly underestimates the diversity whereas it overestimates it in tropical gyres. Using the PISCES model (including species variations with depth) rather than the satellite images as input data for the model gives similar results but with better adequacy with the data (Table 3; R^2 0.58–0.69 for worldwide and Atlantic simulation, respectively).

3.5 Model predictions on season and water depth of maximum growth

In order to estimate the season and depth of the maximum growth potential, and consequently abundance, the model was run using PISCES model outputs combining depths and seasons in order to determine in which season and water depth the maximum of growth potential occurs. For *G. sacculifer*, *G. siphonifera*, *G. ruber*, and *O. universa* the simulation indicates that maximum abundance should systematically be observed in surface waters (0–10 m; data not shown). In this case, we used preferentially satellite images to simulate the influence of seasons (Fig. 9). These four species approximately show the same pattern in their seasonal preferences with maximum growth in August in the northern temperate oceans, in May–June in the western part of north tropical oceans, and in August–September in the eastern part north tropical oceans. In equatorial waters, maximum growth is modelled for October, and from February to March in the tropical and temperate southern marine ecosystems.

For the other species (*N. dutertrei*, *G. bulloides*, *N. incompta* and *N. pachyderma*), maximum abundance could occur at depths, and we used PISCES data to determine the combined depth and season of maximum growth (Fig. 10). For *N. dutertrei*, maximum growth rates were modelled in surface waters for summer in the 30–60° latitude (July–August and February–March for the Northern and Southern Hemisphere, respectively). At the 0–30° latitude range, *N. dutertrei* occurs mostly in spring and exhibits maximum growth at sub-surface waters around 60–80 m and deeper (>100 m) in oligotrophic gyres. *N. incompta* and *N. bulloides* have similar seasonal growth patterns with maximum growth in summer at the 60–40° latitude and maximum in spring in subtropical and tropical areas. Their depth of maximum growth also progressively increases while the waters become more oligotrophic at the surface, and *N. incompta* exhibits generally larger depth of maximum growth than *G. bulloides*. *N. pachyderma* has its maximum growth ability in spring in the 40–60° latitude range and in early summer in higher latitudes. The maximum growth potential is always in surface waters in the North Atlantic Ocean whereas a progressive increase in depth is observed in the northeastern Pacific Ocean. In the Southern Ocean, *N. pachyderma* maximum growth rate is always located in sub-surface waters between 20–30 m in 80–60° S latitudes

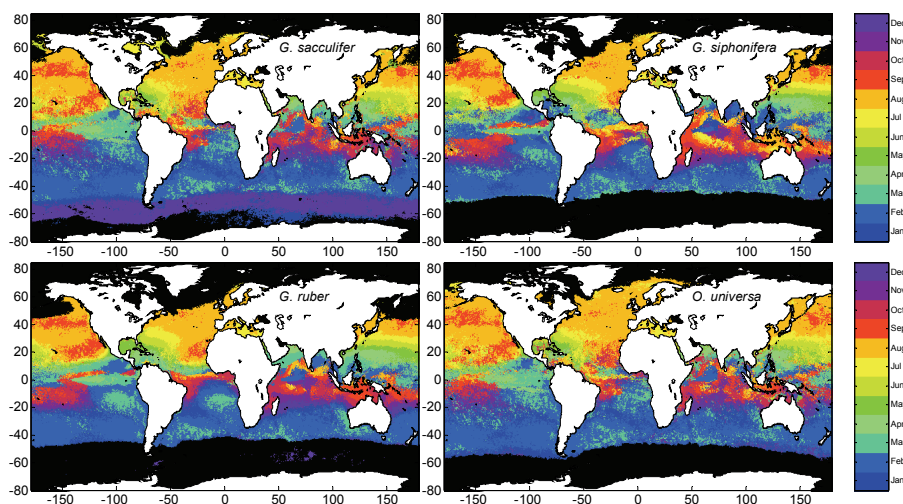


Fig. 9. Estimated season of maximum growth rate for *G. sacculifer*, *G. siphonifera*, *G. ruber* and *O. universa*. These species have been estimated to mainly live within the 0–10 m depth layer (simulation using PISCES data; data not showed) and then monthly average satellite images where used for a better simulation.

and at 60–40° S with a progressive increase in depth down to about 100 m.

It is however important to note that the model only estimate the season and depth for which the growth is maximal and thus does not consider important processes such as the vertical mixing within the stratified layer, possible sedimentation of animals through the thermocline or enhanced potential predation near the surface which can all results in translocation of the individuals to deeper depth than expected by considering temperature and food that are the only parameters taken into account in this study.

4 Discussion

4.1 General considerations:

After calibration of the model against laboratory experiments (Fig. 1) and multinet data (Fig. 3), our model has been validated by comparing the modelled data with various independent data sets obtained with plankton tows and core tops sampling (Figs. 4–8) and succeeds to represent generally more than half of the observed variability. Our work suggests that physiological adaptations control to a large degree the species distribution of foraminifers. Our approach is intermediate between trait based models and habitat suitability models. Trait based models are usually concentrated on simulating a whole variety of traits (i.e. physiological abilities) and afterward define a species by analogy between simulated successful combination of traits and existing species or functional groups of organisms presenting these traits (Bruggeman and Kooijman, 2007; Follows et al., 2007; McGill et al., 2006). In contrast, habitat suitability models, also called

niche models, use field abundance or presence observations in order to statistically estimate the suitable environmental conditions for each species (Hirzel and Le Lay, 2008). Because habitat suitability models are based on observations that could not represent all possible combinations of environmental conditions (Guisan and Thuiller, 2005) or biotic interactions (Davis et al., 1998), it is recognized that a statistical approach could be inappropriate when extrapolating to novel situations, for example, using scenarios of climatic changes (Davis et al., 1998; Kearney and Porter, 2004). Indeed, it has been argued that only mechanistic process based models (e.g. Kearney and Porter, 2004; Morin et al., 2008) can approach the fundamental niche (Guisan and Thuiller, 2005), and, if based on laboratory or field observations of processes, could facilitate good extrapolation within changing environments (Davis et al., 1998; Kearney and Porter, 2009). We have attempted to fulfil this goal by constructing a model, as much as possible, on laboratory observations of foraminiferal physiology. Thus the FORAMCLIM model is particularly relevant for paleostudies and future climate change studies.

However, with little information on the foraminifer population biology (i.e. fecundity, reproduction, mortality, individual sizes), it was not realistic to develop a mechanistic model of the species abundance. Our model does only simulate abundances using the positive correlation between observed abundance and the model-simulated growth rates (Fig. 3). This correlation was then used to directly convert the growth rates, simulated by the mechanistic part of the model, to abundance. Although introducing an empirical part in our model, this procedure has several advantages: It allows simplifying the model without introducing population

biology, for which a large part of the processes are neither quantified nor demonstrated. Consequently, this empirical relationship (Fig. 3) combines all population biology in a simple assumption, and allows its calibration with regard to observed abundance.

4.2 Potential biases of the approach

The discrepancies observed between observations and model simulations may be explained by many factors including different biases both in the data used to simulate the model, and the data used to validate it, but also potential biases due to the model formulation itself.

4.2.1 Bias from in situ observations

The environmental data used to run the model, i.e. hydrological data originating both from satellite sensors or global ecological model, could lead to biases in the comparison between model results and in situ foraminifer distribution. Only in the case of multinet data used for calibration, all hydrological data ($T^{\circ}\text{C}$, Chl-*a*, Light) have been measured simultaneously with foraminifer sampling. For the foraminifer data base used to validate the model (Bé and Tolderlund, 1971; core tops), the corresponding hydrological data are not available, and we could not take into account the effect of inter-annual variability, favourable conditions in subsurface waters compared to surface waters when using satellite data and climate changes since the observation. For the plankton net data originating from Bé and Tolderlund (1971), the season of the sampling is not known and sea surface conditions, observed by satellite images where not yet available. Core tops samples (MARGO data base) integrate several decades to centuries of sedimentation and hydrology might have changed between present times and the mean age of core tops samples.

The existence of cryptic species (Kucera and Darling, 2002), of similar morphotypes and possibly different physiology, could impact the data-model comparison. Most of the morphospecies cover several genetically defined species (Darling et al., 2006; Darling and Wade, 2008; Kucera and Darling, 2002) which could have different physiological adaptations. Those have not been checked in the laboratory studies on which the model is constructed and thus were not taken into account. In addition, due to the different sources of data used to both calibrate and validate the model, taxonomic consistency may also be subject to caution. This is particularly relevant concerning intergrade forms between *N. incompta* and *N. dutertrei*. In the case of model-data discrepancies affecting *N. incompta* and *N. dutertrei*, it is important to note that in the MARGO database, *N. incompta* data (also called *N. pachyderma dextralis*) includes *N. pachyderma* (dex) *sensu stricto* but also the so called “P/D intergrade” which regroups specimens with intermediate forms between *N. pachyderma* (dex) and *N. dutertrei*. This choice

has been made globally over the world ocean but may differ from choices made in other studies, notably multinet samplings used for model calibration. This would explain the underestimation of *N. incompta* and overestimation of *N. dutertrei* by our model (for example in the northern Atlantic Ocean). Therefore, in future studies, the methods of combining the P/D intergrade with *N. dutertrei* or *N. incompta*, or keeping this taxonomical class separated should be compared.

Selective sedimentation and dissolution during sedimentation through the water column (Schiebel et al., 2007) of the different species could affect the comparison of model results with the core tops MARGO database. Some species have shells more prone to dissolution (Berger, 1970) notably when CO_3^{-2} concentration is low, such as in the deeper part of Indian and Pacific oceans. For instance, *N. dutertrei* is known as dissolution resistant and, this may explain why the model does not succeed to reproduce the high proportion of this species observed in core tops from the east equatorial Pacific Ocean (Fig. 6).

The assemblage data, expressed in relative abundance, are subject to error propagation both in core top data and model results: a deviation from observations on one species has an influence on the relative abundance of the other species. This is particularly true in oligotrophic zones where a small deviation in the absolute abundance of one species may have a large impact on the relative abundances of all other species because of the generally low abundance of each species.

4.2.2 Possible biases from model construction

Several hypotheses on which the FORAMCLIM model is built may affect its efficiency. The model only considers eight foraminifer species among the most abundant ones both in the water column and in sediment core sampling. Considering more species would certainly change the model results. However, due to the lack of knowledge on their physiology, all foraminifer species could not be considered yet. The model only considers three environmental forcing factors ($T^{\circ}\text{C}$, food concentration, and light availability) whereas other parameters can act on foraminifer abundance such as the salinity (Bijma et al., 1990, Siccha et al., 2009), the depth of the mixed layer (Žarić et al., 2005) or the phase in the lunar cycle (Erez et al., 1991; Schiebel et al., 1997).

Our model, like numerous other habitat suitability models, is a static model implying an assemblage is in pseudo-equilibrium with its environment (Guisan and Theurillat, 2000). Accordingly, the model cannot reproduce events controlled by population biology and hydrology, such as the effect of delayed response to a bloom (e.g. Fig. 2) and the effect of transport of assemblages by oceanic currents. Only bottom-up processes are considered meaning that predation and competition are not taken into account. An empirical relationship has been used to relate the simulated growth rates to estimated abundances (Fig. 3). Whereas a

good correlation exists between these growth rate and abundance, the variability is high and could potentially lead to large biases when comparing model estimations with discrete observations such as plankton tows or sediment trap data. This means that the model only allows to represent a mean ideal foraminifer community, and to calculate a potential abundance.

Despite all these possible biases, the model seems to reproduce efficiently the general pattern of foraminifer species dominance as well as the relative abundance of species, and the total abundance of specimens.

4.2.3 Comparison with previous foraminifer models

Previous existing models are based on abundance observations and statistical relationships, and are constrained by hypothesis on unknown population dynamic parameters (predation, competition, reproduction success) (Fraile et al., 2008; Žarić et al., 2006). In contrast, the FORAMCLIM model calibration is mostly based on parameters derived from physiological laboratory observations, with a model complexity limited to demonstrated processes. For the few comparable results (see below), the FORAMCLIM model reproduces the species relative abundance with higher confidence than previous modelling studies (Fraile et al., 2008; Žarić et al., 2006). For comparison between the FORAMCLIM model outputs, forced by satellite images or the PISCES model, and core tops, all RMSE are between 5 to 23 % (Table 3), a lower deviation than the 22–25% obtained by Fraile et al. (2008). *N. pachyderma* (sin.) is the only species for which our RMSE (12–19%) is larger than that of Fraile et al. (2008) (9%). When compared to the total foraminifer mean abundance from plankton net sampling (Bé and Tolderlund, 1971) (Fig. 5), FORAMCLIM correctly reproduces the observed abundances, with maximum abundance in tropical and equatorial regions, whereas previous modelling studies simulate maximum abundance in temperate zones (Žarić et al., 2006). However, this could be due to the fact that our model simulations and plankton net data correspond to individuals living in surface waters: the abundances of temperate-polar species such as *Turborotalita quinqueloba*, *Globorotalia inflata* and *Globigerinita glutinata* are not simulated, whereas the Žarić et al. (2006) model includes those species and simulates fluxes over the whole surface mixed layer in order to reproduce sediment trap observations. It is therefore possible that, whereas having higher abundance in equatorial zones (Bé and Tolderlund, 1971), maximum flux of shells may be encountered in temperate regions (Žarić et al., 2006).

Whereas previous models estimate the foraminifer assemblages on a 2-D framework reproducing only the mean mixed layer, our model offers the opportunity to estimate foraminifer assemblages over different water depth, when coupled with appropriate data sets of forcing variables (in situ observations or PISCES model). Since some

species are known to occur specifically in sub-surface conditions close or below the deep Chl-*a* maximum (e.g. Schiebel et al., 2001, Kuroyanagi and Kawahata, 2004), this can improve the utility of predictions made by the FORAMCLIM model. For instance, previous attempts to estimate the month of maximum production or the temperature recorded by foraminifers (Fraile et al., 2009a, b) were only considering the euphotic zone as a unique layer, thus ignoring depth localisation of foraminifer species, whereas FORAMCLIM model consider it (Fig. 10), and thus may improve these results.

4.3 Ecological meaning of parameters

Several model parameters are related to the affinities of foraminifer species for their environment. For example, k_n values identified from the calibration allow to describe the affinity for food of different foraminifer species: *G. ruber* is better adapted to oligotrophic conditions ($k_n = 0.51 \mu\text{gC l}^{-1}$), *O. universa*, *G. sacculifer*, *G. siphonifera* and *N. dutertrei* are more adapted to intermediate conditions between oligotrophic to mesotrophic waters (k_n between 1 to $1.75 \mu\text{gC l}^{-1}$), whereas *N. incompta*, *N. pachyderma*, and especially *G. bulloides* need abundant food condition to growth (k_n about 3.33, 4.7, and $6.84 \mu\text{gC l}^{-1}$, respectively). In fact, *G. ruber* is commonly described as an oligotrophic species (Bé and Tolderlund, 1971; Hemleben et al., 1989). *G. bulloides*, *N. pachyderma*, and *N. incompta* are more common in temperate to polar productive waters (Bé and Tolderlund, 1971), and seem to react positively to strong bloom events (Schiebel et al., 1995). *N. dutertrei* is commonly described as occurring in tropical-subtropical upwelling or productive areas (Bé and Tolderlund, 1971) but has a similar k_n to *O. universa*, *G. sacculifer* and *G. siphonifera* that are not considered to be related to enhanced production. This difference should originate in the fact that the three latter species bear symbionts that could help to survive and grow in oligotrophic regions whereas we assumed that *N. dutertrei* is symbiont-barren and, despite a similar k_n , may need more food to grow with a similar rate. The assumption that *N. dutertrei* is symbiont-barren whereas it has been described as a facultative symbiont-bearing species (Hemleben et al., 1989) may also explain some model discrepancies when compared to core top data. Such a shift in behaviour was difficult to implement in our model. If the “symbiont-barren” hypothesis succeeded to reproduce *N. dutertrei* distribution pattern in Atlantic Ocean, it seems that on the contrary, it does not reproduce correctly the high abundance in southern Indian and equatorial Pacific oceans. If bearing symbionts, *N. dutertrei* would display behaviour intermediate between the current one and *G. sacculifer* (data not shown), which would better agree to observation in Indian and Pacific oceans, but will not agree with observations in the Atlantic Ocean. This may indicate that in Southern Indian and equatorial Pacific oceans conditions *N.*

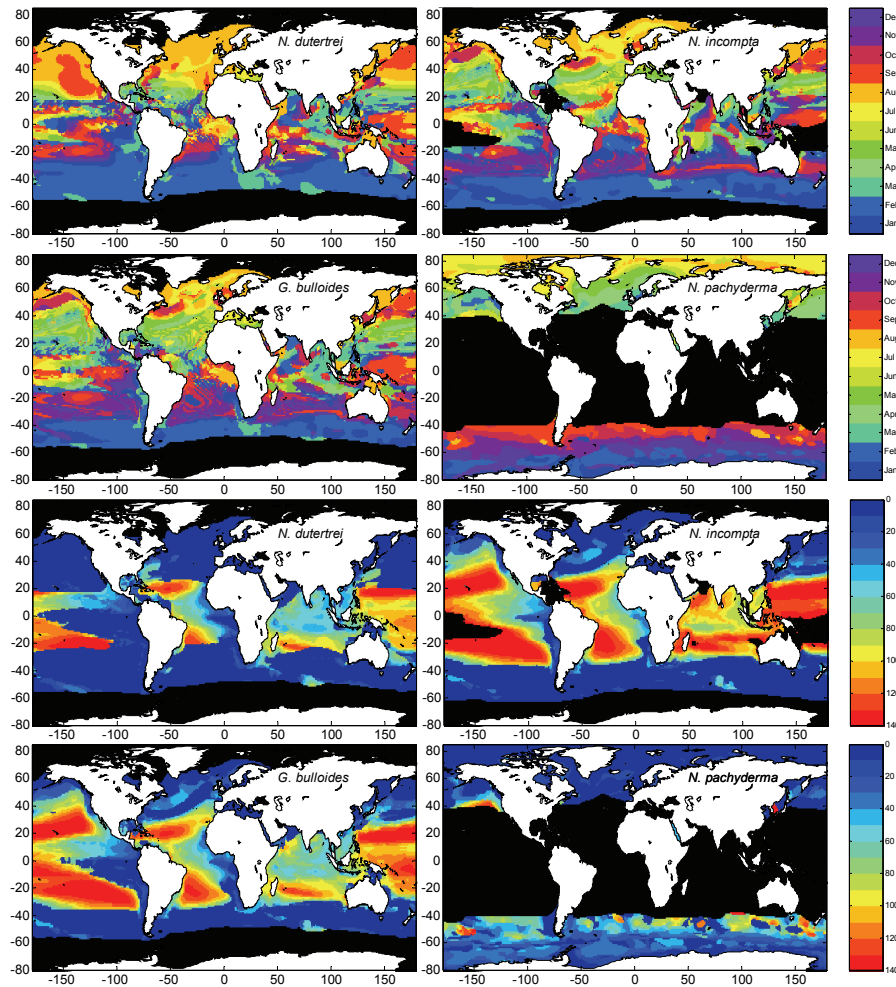


Fig. 10. Estimated season (upper part) and depth location (lower part) of maximum growth rate for *N. dutertrei*, *G. bulloides*, *N. incompta* and *N. pachyderma*. These estimations originate from a simulation using PISCES data.

dutertrei may more frequently use symbionts and then potentially explains the model discrepancies when compared to data.

The $\%_p$ parameter gives information on the proportion of material originating from symbiont photosynthesis which is effectively used for growth of the foraminifer-symbiont complex. The $\%_p$ parameter has been freely calibrated in order to reproduce foraminifer growth observed in laboratory experiment (Fig. 1). For all the symbiotic considered species, this proportion is comprised between 0.3 and 0.46 indicating that more than 50% of the photosynthesis is not used for growth of the foraminifer-symbiont complex. Then the model seems to confirm the hypothesis that photosynthesis produces carbon in excess (Jørgensen et al., 1985), and that only a small fraction effectively serves to growth (Lombard et al., 2009a).

4.4 Current utility and future potential of the model

Due to the fact that our study links foraminifer physiology, growth potential and potential abundance in natural environments, the FORAMCLIM model has different possible applications. First of all, the growth part of the model gives good simulations of the growth rate of different species for given environmental conditions (Fig. 1). This would support future laboratory experiments, and may provide references to estimate the effect of additional environmental parameters when compared to experimental observations. Moreover, the growth model, once integrated in a population dynamics model, and used in combination with temporal surveys such as sediment traps, may also serve in future studies to estimate reproduction and mortality rates. This will potentially allow using the growth model in a more dynamic way, and without using empirical links between growth rate and abundance (Fig. 3). The entire model also provides a good

estimation of the distribution of dominant species and relative abundance of the foraminifer assemblage (Figs. 4–8). Therefore, the model can be used as a tool to give a first-order estimate of the distribution of foraminifer species at a given location and to plan samplings of selected species (Figs. 9 and 10). This can notably offer possibility to target selected locations for sampling, where model and data does not agree, and thus where processes not included in the model (e.g. effect of salinity, presence of cryptic species) may mainly control the foraminifer species assemblage. For instance, two populations may correspond to cryptic species in our study: the abundant *G. bulloides* population observed in the Arabian upwelling, and the possibly symbiont-bearing *N. dutertrei* in southern Indian and equatorial Pacific oceans, that the model does not succeed to reproduce. A direct potential application of this model is also to give an indication on the potential season and depth where each species may exhibit their maximal growth rate and then maximal abundance (Figs. 9 and 10). This indication can be useful for numerous paleoclimatic reconstructions in which depth and season are usually assumed. Our model provides a first-order estimate that may strengthen future climatic reconstructions

Another potential application of this model could be to provide a new way to validate global ocean models. A recognized way to validate models is to simulate them under significantly different climatic regimes, such as during the last glacial maximum (LGM) (Le Quéré et al., 2005). However, available data to validate the LGM simulations cover only a small spatial range, and are often hardly comparable (Bopp et al., 2003), whereas large datasets are available on foraminifer composition during LGM (Waelbroeck et al., 2009).

Finally, if the calcification (Lombard et al., 2010) and dissolution processes that takes place during sedimentation (Schiebel et al., 2007) could be integrated in our model, the latter associated with global-scale models may provide first-order estimates of foraminifer impact on calcite fluxes in present, past (LGM) and future conditions in the context of the current global warming.

Acknowledgements. We greatly thank the members of the Forclim Team, Michal Kucera and Ralf Schiebel for constructive discussions and their improvements of the manuscript, the French program ANR05-BLAN0275-01 “FORCLIM” and ANR-10-PDOC-005-01 “Ecogely”, CEA and CNRS for their support to LSCE, and the Marie Curie Intra-European Fellowship No. 221696.

Edited by: H. Kitazato



The publication of this article is financed by CNRS-INSU.

References

- Albaina, A. and Irigoien, X.: Fine scale zooplankton distribution in the bay of Biscay in spring 2004, *J. Plankton Res.*, 29, 851–870, 2007.
- Aumont, O. and Bopp, L.: Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies, *Global Biogeochem. Cy.*, 20, GB2017, doi:10.1029/2005GB002591, 2006.
- Aumont, O., Maier-Reimer, E., Blain, S., and Monfray, P.: An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations, *Global Biogeochem. Cy.*, 17, 1060, doi:10.1029/2001GB001745, 2003.
- Barrows, T. T. and Juggins, S.: Compilation of planktic foraminifera modern data from the indo-pacific ocean, PAN-GAEA database, doi:10.1594/PANGAEA.227317, 2005.
- Bé, A. W. H. and Tolderlund, D. S.: 6. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian oceans, in: *Micropaleontology of oceans*, edited by: Funnell, B. M. and Riedel, W. R., Cambridge University Press, London, UK, 105–149, 1971.
- Bé, A. W. H., Caron, D. A., and Anderson, O. R.: Effect of feeding frequency on life processes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* in laboratory cultures, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 61, 257–277, 1981.
- Berger, W.: Planktonic foraminifera: Selective solution and the lysocline, *Mar. Geol.*, 8, 111–138, 1970.
- Bijma, J., Faber, W. W. J., and Hemeleben, C.: Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifera in laboratory cultures, *J. Foraminiferal Res.*, 20, 95–116, 1990.
- Bopp, L., Kohfeld, K. E., Le Quéré, C., and Aumont, O.: Dust impact on marine biota and atmospheric CO₂ during glacial periods, *Paleoceanography*, 18, 1046, doi:10.1029/2002PA00810, 2003.
- Bruggeman, J. and Kooijman, S.: A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling, *Limnol. Oceanogr.*, 52, 1533–1544, 2007.
- Cleroux, C., Cortijo, E., Duplessy, J.-C., and Zahn, R.: Deep dwelling foraminifera as thermocline temperature recorder, *Geochem. Geophys. Geosy.*, 8, Q04N11, doi:10.1029/2006GC001474, 2007.
- Darling, K. F. and Wade, C. A.: The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes, *Mar. Micropaleontol.*, 67, 216–238, 2008.
- Darling, K. F., Kucera, M., Kroon, D., and Wade, C. M.: A resolution for the coiling direction paradox in *Neogloboquadrina pachyderma*, *Paleoceanography*, 21, PA2011, doi:10.1029/2005PA001189, 2006.
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., and Wood, S.: Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming, *Nature*, 391, 783–786, 1998.
- Erez, J., Almogi-Labin, A., and Avraham, S.: On the life history of planktonic foraminifera: Lunar reproduction cycle in *Globigerinoides sacculifer* (Brady), *Paleoceanography*, 6, 295–306, 1991.
- Faber, W. W. J., Anderson, O. R., Lindsey, J. L., and Caron, D. A.: Algal-foraminiferal symbiosis in the planktonic foraminifer *Globigerinella aequilateralis*: I. Occurrence and stability of two mutually exclusive chrysophyte endosymbionts and their ultrastructure, *J. Foraminiferal Res.*, 18, 334–343, 1988.

- Field, D. B.: Variability in vertical distributions of planktonic foraminifera in the California current: Relationships to vertical ocean structure, *Paleoceanography*, 19, PA2014, doi:10.1029/2003PA000970, 2004.
- Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Grant, S., and Chisholm, S. W.: Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean, *Science*, 315, 1843–1846, 2007.
- Forsythe, W. C., Rykiel, E. J., Stahl, R. S., Wu, H. I., and Schoolfield, R. M.: A model comparison for daylength as a function of latitude and day of year, *Ecol. Modell.*, 80, 87–95, 1995.
- Fraile, I., Schulz, M., Mulitza, S., and Kucera, M.: Predicting the global distribution of planktonic foraminifera using a dynamic ecosystem model, *Biogeosciences*, 5, 891–911, 2008, <http://www.biogeosciences.net/5/891/2008/>.
- Fraile, I., Mulitza, S., and Schulz, M.: Modeling planktonic foraminiferal seasonality: Implications for sea-surface temperature reconstructions, *Mar. Micropal.*, 72, 1–9, 2009a.
- Fraile, I., Schulz, M., Mulitza, S., Merkel, U., Prange, M., and Paul, A.: Modeling the seasonal distribution of planktonic foraminifera during the Last Glacial Maximum, *Paleoceanography* 24, PA2216, doi:10.1029/2008PA001686, 2009b.
- Gallegos, C. L. and Moore, K. A.: Factors contributing to water column light attenuation, in: Chesapeake bay submerged aquatic vegetation water quality and habitat-based restoration targets: A second technical synthesis, US Environmental protection agency, chesapeake bay program, 35–54, 2000.
- Gasol, J. M., del Giorgio, P. A., and Duarte, C. M.: Biomass distribution in marine planktonic communities, *Limnol. Oceanogr.*, 42, 1353–1363, 1997.
- Gastrich, M. D. and Bartha, R.: Primary productivity in the planktonic foraminifer *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny), *J. Foraminiferal. Res.*, 18, 137–142, 1988.
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L., and Kana, T. M.: Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature, *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 148, 187–200, 1997.
- Guisan, A. and Theurillat, J. P.: Equilibrium modeling of alpine plant distribution: How far can we go?, *Phytocoenologia*, 30, 353–384, 2000.
- Guisan, A. and Thuiller, W.: Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models, *Ecol. Lett.*, 8, 993–1009, 2005.
- Hayes, A., Kucera, M., Kallel, N., Saffi, L., and Rohling, E.: Compilation of planktic foraminifera modern data from the Mediterranean sea, PANGAEA database, doi:10.1594/PANGAEA.227305, 2005.
- Hemleben, C., Spindler, M., and Anderson, O. R.: Modern planktonic foraminifera, Springer-Verlag, New York, USA, 363 pp., 1989.
- Hirzel, A. H. and Le Lay, G.: Habitat suitability modelling and niche theory, *J. Appl. Ecol.*, 45, 1372–1381, 2008.
- Imbrie, J. and Kipp, N. G.: A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: Application to a late pleistocene Caribbean core, in: The late cenozoic glacial ages, edited by: Turekian, K. K., Yale Univ. Press, New Haven, Conn., 71–181, 1971.
- Jørgensen, B. B., Erez, J., Revsbech, N. P., and Cohen, Y.: Symbiotic photosynthesis in a planktonic foraminiferan, *Globigerinoides sacculifer* (Brady), studied with microelectrodes, *Limnol. Oceanogr.*, 30, 1253–1267, 1985.
- Kearney, M. and Porter, W. P.: Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard, *Ecology*, 85, 3119–3131, 2004.
- Kearney, M. and Porter, W.: Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges, *Ecol. Lett.*, 12, 334–350, 2009.
- King, A. L. and Howard, W. R.: Delta O-18 seasonality of planktonic foraminifera from southern ocean sediment traps: Latitudinal gradients and implications for paleoclimate reconstructions, *Mar. Micropaleontol.*, 56, 1–24, 2005.
- Köhler-Rink, S. and Kühl, M.: The chemical microenvironment of the symbiotic planktonic foraminifer *Orbulina universa*, *Mar. Biol. Res.*, 1, 68–78, 2005.
- Kucera, M. and Darling, K. F.: Cryptic species of planktonic foraminifera: Their effect on palaeoceanographic reconstructions, *Philos. T. R. Soc. A*, 360, 695–718, 2002.
- Kucera, M., Weinelt, M., Kiefer, T., Pflaumann, U., Hayes, A., Weinelt, M., Chen, M.-T., Mix, A. C., Barrows, T. T., Cortijo, E., Duprat, J., Juggins, S., and Waelbroeck, C.: Compilation of planktic foraminifera census data, modern from the Atlantic Ocean, PANGAEA database, doi:10.1594/PANGAEA.227322, 2005.
- Kucera, M., Rosell-Melé, A., Schneider, R., Waelbroeck, C., and Weinelt, M.: Multiproxy approach for the reconstruction of the glacial ocean surface (MARGO), *Quat. Sci. Rev.*, 24, 813–819, 2005.
- Kuroyanagi, A. and Kawahata, H.: Vertical distribution of living planktonic foraminifera in the seas around Japan, *Mar. Micropaleontol.*, 53, 173–196, 2004.
- Le Quééré, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Da Cunha, L. C., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., and Wolf-Gladrow, D.: Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Glob. Change Biol.*, 11, 2016–2040, 2005.
- Lombard, F., Erez, J., Michel, E., and Labeyrie, L.: Temperature effect on respiration and photosynthesis of the symbiont-bearing planktonic foraminifera *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa*, and *Globigerinella siphonifera*, *Limnol. Oceanogr.*, 54, 210–218, 2009a.
- Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Spero, H. J., and Lea, D. W.: Modelling the temperature dependent growth rates of planktic foraminifera, *Mar. Micropaleontol.*, 70, 1–7, 2009b.
- Lombard, F., da Rocha, R. E., Bijma, J., and Gattuso, J.-P.: Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in planktonic foraminifera, *Biogeosciences*, 7, 247–255, 2010, <http://www.biogeosciences.net/7/247/2010/>.
- Lorenzen, C. J.: Extinction of light in ocean by phytoplankton, *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 34, 262–167, 1972.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., and Westoby, M.: Rebuilding community ecology from functional traits, *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185, 2006.
- Michaels, A. F., Caron, D. A., Swanberg, N. R., Howse, F. A., and Michaels, C. M.: Planktonic sarcodines (acantharia, radiolaria, foraminifera) in surface waters near Bermuda: Abundance, biomass and vertical flux., *J. Plankton Res.*, 17, 131–163, 1995.

- Morin, X., Viner, D., and Chuine, I.: Tree species range shifts at a continental scale: New predictive insights from a process-based model, *J. Ecol.*, 96, 784–794, 2008.
- Rink, S., Kühl, M., Bijma, J., and Spero, H. J.: Microsensor studies of photosynthesis and respiration in the symbiotic foraminifer *Orbulina universa*, *Mar. Biol.*, 131, 583–595, 1998.
- Schiebel, R.: Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget, *Global Biogeochem. Cy.*, 16, 1065, doi:10.1029/2001GB001459, 2002.
- Schiebel, R. and Hemleben, C.: Interannual variability of planktic foraminiferal populations and test flux in the eastern North Atlantic Ocean (JGOFS), *Deep Sea Res. II*, 47, 1809–1852, 2000.
- Schiebel, R., Hiller, B., and Hemleben, C.: Impacts of storms on recent planktic foraminiferal test production and CaCO₃ flux in the north Atlantic at 47° N, 20° W (JGOFS), *Mar. Micropaleontol.*, 26, 115–129, 1995.
- Schiebel, R., Bijma, J., and Hemleben, C.: Population dynamics of the planktic foraminifer *Globigerina bulloides* from the eastern north Atlantic, *Deep-Sea Res.*, 44, 1701–1713, 1997.
- Schiebel, R., Waniek, J., Bork, M., and Hemleben, C.: Planktic foraminiferal production simulated by chlorophyll redistribution and entrainment of nutrients, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 48, 721–740, 2001.
- Schiebel, R., Zeltner, A., Treppke, U. F., Waniek, J. J., Bollmann, J., Rixen, T., and Hemleben, C.: Distribution of diatoms, coccolithophores and planktic foraminifers along trophic gradient during SW monsoon in the Arabian sea, *Mar. Micropaleontol.*, 51, 345–371, 2004.
- Schiebel, R., Barker, S., Lendt, R., Thomas, H., and Bollmann, J.: Planktic foraminiferal dissolution in the twilight zone, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 54, 676–686, 2007.
- Siccha, M., Trommer, G., Schulz, H., Hemleben, C., and Kucera, M.: Factors controlling the distribution of planktonic foraminifera in the Red Sea and implications for paleoenvironmental reconstructions by transfer functions, *Mar. Micropaleontol.*, 72, 146–156, 2009.
- Spero, H. J. and Parker, S. L.: Photosynthesis in the symbiotic planktonic foraminifer *Orbulina universa* and its potential contribution to oceanic productivity, *J. Foraminiferal Res.*, 15, 273–281, 1985.
- Takahashi, K. and Bé, A. W. H.: Planktonic-foraminifera – factors controlling sinking speeds, *Deep-Sea Res.*, 31, 1477–1500, 1984.
- Takahashi, T., Broecker, W. S., and Bainbridge, A. E.: Supplement to the alkalinity and total carbon dioxide concentration in the world oceans, in: *Carbon cycle modelling, scope*, edited by: Bolin, B., J. Wiley and Sons, Chichester, UK, 159–199, 1981.
- Taylor, A. H., Geider, R. J., and Gilbert, F. J. H.: Seasonal and latitudinal dependencies of phytoplankton carbon-to-chlorophyll a ratios: Results of a modelling study, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152, 51–66, 1997.
- Waelbroeck, C., Paul, A., Kucera, M., Rosell-Melee, A., Weinelt, M., Schneider, R., Mix, A. C., Abelmann, A., Armand, L., Bard, E., Barker, S., Barrows, T. T., Benway, H., Cacho, I., Chen, M. T., Cortijo, E., Crosta, X., de Vernal, A., Dokken, T., Duprat, J., Elderfield, H., Eynaud, F., Gersonde, R., Hayes, A., Henry, M., Hillaire-Marcel, C., Huang, C. C., Jansen, E., Juggins, S., Kallel, N., Kiefer, T., Kienast, M., Labeyrie, L., Leclaire, H., Londeix, L., Mangin, S., Matthiessen, J., Marret, F., Meland, M., Morey, A. E., Mulitza, S., Pflaumann, U., Pisias, N. G., Radi, T., Rochon, A., Rohling, E. J., Saffi, L., Schafer-Neth, C., Solignac, S., Spero, H., Tachikawa, K., Turon, J. L., and Members, M. P.: Constraints on the magnitude and patterns of ocean cooling at the last glacial maximum, *Nat. Geosci.*, 2, 127–132, 2009.
- Watkins, J. M., Mix, A. C., and Wilson, J.: Living planktic foraminifera: Tracers of circulation and productivity regimes in the central equatorial Pacific, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 43, 1257–1282, 1996.
- Watkins, J. M., Mix, A. C., and Wilson, J.: Living planktic foraminifera in the central tropical Pacific ocean: Articulating the equatorial “cold tongue” during la nina, 1992, *Mar. Micropaleontol.*, 33, 157–174, 1998.
- Žarić, S., Donner, B., Fischer, G., Mulitza, S., and Wefer, G.: Sensitivity of planktic foraminifera to sea surface temperature and export production as derived from sediment trap data, *Mar. Micropaleontol.*, 55, 75–105, 2005.
- Žarić, S., Schulz, M., and Mulitza, S.: Global prediction of planktic foraminiferal fluxes from hydrographic and productivity data, *Biogeosciences*, 3, 187–207, 2006, <http://www.biogeosciences.net/3/187/2006/>.

Copepods use chemical trails to find sinking marine snow aggregates

F. Lombard,^{a,b,c,*} M. Koski,^a and T. Kiørboe^a

^aCentre for Ocean Life, National Institute for Aquatic Resources, Section for Ocean Ecology and Climate, Technical University of Denmark, Charlottenlund, Denmark

^bLaboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique–Unité Mixte de Recherche 6535 (LOPB-UMR 6535), Campus de Luminy, Marseille, France

^cUniversité Pierre et Marie Curie-Paris Paris 6, Unité Mixte de Recherche 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Villefranche sur Mer, France

Abstract

Copepods are major consumers of sinking marine particles and hence reduce the efficiency of the biological carbon pump. Their high abundance on marine snow suggests that they can detect sinking particles remotely. By means of laboratory observations, we show that the copepod *Temora longicornis* can detect chemical trails originating from sinking marine snow particles (appendicularian houses). The chemical cue was detected by copepods from a distance of >25 particle radii, with the probability of detection decreasing with distance. The behavior of *T. longicornis* following the trail resembled the behavior of males tracking pheromone trails, although with a lower tracking velocity. Upon finding a house, the copepod would attach for a short period (10–30 s) and feed intensively. Due to short residence times, daily feeding rates were moderate. Our results demonstrate that even *T. longicornis*, a species usually considered a microparticle feeder, is able to detect and feed on marine snow aggregates. If similar behaviors are displayed by the more dedicated aggregate-feeding copepods, a topic that remains unexplored, the effect of copepods on vertical flux attenuation may be significant.

Sinking particles are the main vehicles for the vertical transport of biogenic carbon from the sea surface to the ocean interior and the seafloor (Fowler and Knauer 1986). The downward flux of particles, however, attenuates nearly exponentially with depth due to the degradation of the particulate material as it sinks (Martin et al. 1987). Bacteria and zooplankton are believed to be approximately equally important for the remineralization of sinking particles (Steinberg et al. 2008). Bacteria rapidly colonize sinking particles, facilitated by their chemotactic behavior (Stocker et al. 2008), and account for a surprisingly constant carbon-specific degradation rate of $\sim 0.1 \text{ d}^{-1}$ (Ploug and Grossart 2000). This quantitative understanding of the role of bacteria can be readily incorporated in models of flux attenuation (Buesseler and Boyd 2009). The contribution of zooplankton to flux attenuation is much more variable, and the underlying processes are poorly known (Steinberg et al. 2008). The lack of knowledge of zooplankton processes has been cited as one of the main factors hampering the advances in modeling biogeochemical fluxes (Boyd and Trull 2007).

Zooplankton may occur in high abundances on marine snow aggregates in the upper ocean (Steinberg et al. 1994; Kiørboe 2000), and their grazing on aggregate constituents may be substantial (Koski et al. 2005). Likewise, large sinking particles may be a significant food source for many zooplankters (Dagg 1993). It is unclear, however, how the zooplankters find these particles. Random encounter is an insufficient process to explain observed abundance of zooplankton on aggregates, and remote detection has been invoked to account for the high densities of zooplankton on snow particles (Kiørboe 2000; Kiørboe and Thygesen

2004). Bacterial activity on the surface of sinking particles may cause a substantial leakage of dissolved organic material (Smith et al. 1992), and sinking particles therefore leave an organic solute trail in their wake (Kiørboe 2001). It has been hypothesized that cruising zooplankters may encounter such trails, which, in turn, may lead the zooplankter to large, nutritious particles (Kiørboe and Thygesen 2001). Such behavior has been demonstrated in shrimps (*Acetes sibogae*) that follow scent trails left by sinking food particles (Hamner and Hamner 1977). Copepods are also known to be able to follow chemical trails. This has been demonstrated for copepod males in particular, which follow pheromone trails left by receptive females (Doall et al. 1998), but copepodites and females may also be able to follow artificial trails of amino acids (Kiørboe 2001) or dextrane (Yen et al. 2004).

We here test the hypothesis that copepods may find and follow chemical trails left by sinking marine snow particles. We use discarded appendicularian houses as a source of particles, as it has been demonstrated that the sinking house leaves a trail in its wake (visualized in Lombard and Kiørboe 2010, their fig. 3). Discarded houses are an abundant type of marine snow (Alldredge and Gotschalk 1990), and they may contribute significantly to carbon export from the surface ocean (Robison et al. 2005). Appendicularian houses are loaded with, for instance, algae, bacteria, and ciliates that are concentrated on houses up to two to four orders of magnitude relative to the ambient water (Hansen et al. 1996; Lombard et al. 2010). The houses are thus concentrated packages of food, likely to be of a high nutritional value (similar to its attached particles). Here, we demonstrate that even a typical suspension feeding copepod (*Temora longicornis*) can feed on sinking marine snow, and that it finds the particles by

* Corresponding author: lombard@obs-vlfr.fr

following the scent trail that the marine snow leaves in its wake.

Methods

Origin and culture of animals—Experiments were conducted using both cultivated and freshly collected copepods and appendicularians (“culture” and “wild” conditions). Cultured appendicularians (*Oikopleura dioica*) and copepods (*T. longicornis*), originally collected in the Øresund (56°03'N, 12°39'E), western Baltic Sea, were grown in the laboratory (18°C; salinity 35) for > 10 generations following standard protocols (Lombard and Kiørboe 2010). The appendicularians were fed a mixture of diatoms (*Thalassiosira pseudonana*) and phytoflagellates (*Isochrysis galbana* and *Rhodomonas salina*). Under these conditions, *O. dioica* can produce 7–8 houses d⁻¹ (Fenaux 1985). *T. longicornis* was fed a mixture of *R. salina*, *Thalassiosira weissflogii*, and dinoflagellates (*Prorocentrum minimum* and *Heterocapsa* sp.) in excess, which allowed for relatively high ingestion and egg production rates.

Wild copepods and appendicularians were collected from a pier in the Øresund (55°45'N, 12°35.5'E) 24 h prior to the experiment. Animals were collected with a bucket, which ensured their good condition. Wild animals were only used for behavioral observations. Salinity at the time of collection was 17. All experiments were conducted at 18°C.

Behavioral observations—We recorded the behavior of *T. longicornis* in the presence of sinking houses with a black-and-white Charge-Coupled Device camera (Watex, WAT-535EX, 25 Hz frame rate) equipped with a 35 mm lens to yield a field of view of ~ 5 × 4 cm. The experimental arena consisted of a 500 mL transparent Plexiglas chamber (dimensions 5 × 5 × 20 cm). The chamber was placed in a dark room and illuminated with collimated infrared light from a light-emitting diode that was shone through the chamber towards the camera. This way shadow images of copepods and sinking houses were obtained. Both the camera and the light were mounted on a motorized support, which allowed the whole system to be moved in two dimensions. Individual particles could thus be followed as they were sinking through the water column without modifying the settings (size calibration) of the camera.

For behavioral observations, we used either newly discarded houses (5–10 min), or houses that had aged for 1–2 h. Fresh and aged houses differ in their properties, because houses deflate rapidly once discarded. Thus, fresh houses leak internal water and food particles (Lombard and Kiørboe 2010). Prior to an experiment, the chamber was filled with filtered water from the appendicularian culture (or freshly collected seawater for wild conditions). To start the experiment, 100–200 copepods were added and allowed 24 h to acclimate. The high density of copepods was chosen to increase the number of encounter events during the video recordings and was assumed not to affect the swimming behavior (Dur et al. 2011).

Observations were made by gently introducing appendicularian houses (one at a time, up to 15 times) in the surface

of the chamber, and then following the sinking house and nearby copepods with the camera until the house reached the bottom of the chamber (~5 min). Video sequences were later analyzed using a MatLab script that followed the position of targeted objects frame by frame. The following parameters were retrieved: sizes, sinking trajectories, and speeds of appendicularian houses; swimming trajectories and speeds of copepods that reacted to a house (before and after encountering the chemical plume of the house); and copepod residence time on the houses. In total, 232 copepod reactions were recorded and analyzed.

Feeding experiment—We estimated the feeding of copepods on discarded appendicularian houses by an indirect approach, by quantifying the number of fecal pellets that copepods produced when offered houses. Although dependent on food type, pellet production can be considered to be linearly related to feeding rate (Besiktepe and Dam 2002). Ten adult *T. longicornis* individuals were incubated for 48 h in 600 mL screw-cap bottles in 0.2 μm filtered seawater, containing a variable number of aged houses, 2–3 mm in diameter (0, 5, 10, 20, 30, 40, and 50 houses per bottle). The highest tested densities of houses are in the upper end of the range observed in nature, representing bloom conditions, where densities of appendicularians (each producing 13–26 houses d⁻¹; Sato et al. 2003) may exceed 50,000 m⁻³ (Uye and Ichino 1995). All incubations were done in triplicate. The bottles were mounted on a slowly rotating wheel (1 round per min) and incubated in darkness. Water and houses were changed after 24 h, and the pellets were counted at 24 and 48 h. For each counting, the content of the bottles was gently filtered onto a submerged 10 μm filter, and the copepods were immediately transferred to the new water.

Pellet production was used to qualitatively verify feeding on houses. Pellet production was also converted to a crude quantitative estimate of feeding rate, by assuming a pellet volume of 3.75 10⁵ μm³ (Dutz et al. 2008), a carbon content of 0.052 pg μm⁻³ (González and Smetacek 1994), and a carbon assimilation efficiency of 0.75 (Besiktepe and Dam 2002). The obtained feeding rates should be taken as conservative estimates, since pellets volume and, in particular, carbon content are strongly dependent on copepod diet and could be substantially higher than the values used here (e.g., Ploug et al. 2008). Carbon content of female copepods from our culture was 7.5 μg C individual (ind.)⁻¹ (Dutz et al. 2008).

Results

Behavioral observations—We observed two different reactions of copepods to sinking houses (*see* the Web Appendix, www.aslo.org/lo/toc/vol_58/issue_1/0185a.html): (1) direct encounter of a sinking house by a cruising copepod and subsequent attachment of the copepod to the house (as shown in Video A1), which was observed 86 times; and (2) remote detection and response to the house: When passing directly above the house, the copepod abruptly changes its swimming direction and accelerates downward toward the house, following the presumed scent

trail (as shown in Videos A1 and A2). The position where this happens is considered the detection point. While following the trail, the copepod doubles its swimming speed to 6–8 mm s⁻¹ (Table 1; Fig. 1) and swims in a zigzag course toward the particle. Of the 146 cases of remote detection, the copepods were successful in actually finding and attaching to the particle in only half of these (72).

The positions of detection points (Fig. 1) describe the extension of the chemical trail within which the concentration of attractant exceeds the threshold for detection and response. The length of the trail is about 35 mm, corresponding to more than 25 particle radii, its maximum width is about 4 mm, and it is tapered toward its distal part. If the copepod detects the chemical signal with sensors at the tip of the antennules, then the “real” width of the plume is 2× antennules length (~ 2 × 0.6 mm) less than that suggested by the detection points, i.e., 2–3 mm. The width of the plume can alternatively be estimated from the amplitude of the zigzag behavior (~ 0.7 mm; Table 1) plus 2× antennules length; again ~ 2 mm.

The probability of detection declines hyperbolically with the distance to the particle (Fig. 2). There was no difference in average detection distance between fresh and aged houses, whereas there was a difference between the reactions in wild vs. culture conditions. Houses from wild appendicularians were detected at a shorter distance by wild copepods than cultured copepods detected cultured houses (Table 1).

Copepods that managed to find a house attached to it and fed intensely from its surface, as evidenced by constant activity of the feeding appendages. Sometimes, the copepod would grab the house with its mandibles and apparently attempt to remove part of the house as evidenced by vigorous kicking of the swimming legs (see the Web Appendix). The copepods resided on the house for a relatively short (< 1 min) but intense period, which was more than twice as long for wild than for cultured conditions (Table 1).

Grazing and fecal pellets production—This feeding activity resulted in the production of fecal pellets, and the production of pellets increased with the concentration of houses. Fitting a Holling Type II response to the observations yields a saturated pellet production rate of 34 ± 13 pellets ind.⁻¹ d⁻¹ (Fig. 3). This rate, however, was not reached, even at the highest concentration of houses (83 L⁻¹). The maximum observed pellet production, ~ 15 pellets ind.⁻¹ d⁻¹, corresponds to an ingestion of ~ 0.45 µg C ind.⁻¹ d⁻¹ (6% body weight d⁻¹). The saturated consumption rate of appendicularian houses would then be about 0.9 µg C ind.⁻¹ d⁻¹ (12% body weight d⁻¹), which is a sufficiently high rate to support copepod metabolism while not allowing for a high growth or reproduction rate (Hernandez-León and Ikeda 2005). Thus, even in saturating concentration of houses, they only partly fulfill this copepod requirement.

Discussion

Chemical or hydromechanical cues?—Our results demonstrate that the copepod *T. longicornis* is able to remotely detect sinking appendicularian houses, to subsequently

Table 1. Summary of copepod reactions to sinking aggregates at different experimental conditions: Total number of observations (*n*), number of direct encounters, number of chemical tracking events (including copepods that lose the trail), mean house size and sinking speed, reaction distance of the copepods to the sinking house, mean zigzag amplitude, residence time, and swimming velocity before and after encountering the chemical trail (± SD). Differences between new and old houses have been tested as not significantly different for all observations (*t*-test, *p* > 0.05) except house size (*t*-test, *df* = 230, *p* < 0.001). Differences between “wild” and “cultured” conditions are significant with respect to detection distance (*t*-test, *df* = 148, *p* < 0.001), residence time (*t*-test, *df* = 110, *p* = 0.012), and swimming and tracking velocities (*t*-tests, *df* = 109, *p* = 0.048 and *df* = 108, *p* < 0.001, respectively).

Observation-conditions	Encounter			House size (mm)	House sinking speed (md ⁻¹)	Mean reaction distance (mm)*	Mean zigzag amplitude (mm)	Time on particle (s)	Copepod speed (mms ⁻¹)	
	<i>n</i>	Direct	Chemical (lose)						Before encountering the trail	Following the trail*
Culture										
New	127	50	77(37)	3.5(±0.8)	129	12.7(±8.3)	0.78	11.0(±22.3)	4.1(±1.8)	7.5(±1.4)
Old	35	13	22(9)	2.4(±0.3)	132	12.3(±9.8)	0.62	12.9(±17.4)	4.4(±1.9)	8.0(±2.3)
Total	162	63	99(46)	3.3(±0.9)	130	12.6(±8.7)	0.75	11.3(±21.6)	4.2(±1.8)	7.6(±1.6)
Wild										
New	33	13	20(12)	3.5(±0.4)	48	7.9(±5.6)	0.56	23.2(±16.6)	3.6(±1.4)	6.3(±1.2)
Old	37	10	27(16)	2.8(±0.5)	57	8.6(±6.6)	0.62	27.7(±26.7)	3.5(±1.5)	6.5(±1.6)
Total	70	23	47(28)	3.1(±0.6)	54	8.3(±6.2)	0.60	26.1(±23.7)	3.5(±1.5)	6.5(±1.5)

* only consider chemical reactions

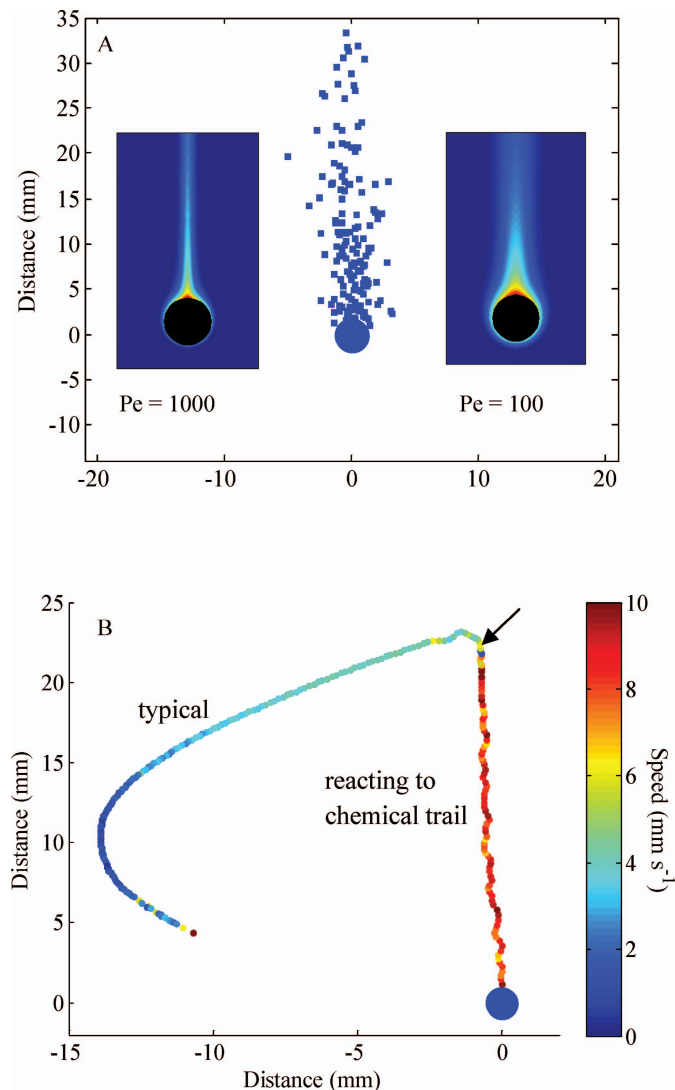


Fig. 1. (A) Relative position of *Temora longicornis* when it reacts to the chemical trail left by a sinking discarded house (represented here as a large dot). The two inserted images represent the theoretical chemical plume assuming two different Péclet numbers (adapted from Kiørboe et al. 2001). (B) Examples of a typical *T. longicornis* swimming pattern and speed (mm s^{-1}) as compared to that of *T. longicornis* reacting to the chemical trail left by a sinking discarded house. Note the increased speed and the zigzagging behavior when following the chemical trail. The detection point is marked with a black arrow.

follow the sinking track to the particle, and eventually to grab the particle and feed on it. To our knowledge, our results constitute the first demonstration of such particle-tracking behavior in a copepod using realistic particles produced both under laboratory and wild conditions. Similar observations have previously been reported for planktonic shrimps tracking sinking detritus (Hamner and Hamner 1977), while the general assumption of the ability of copepods to follow chemical particle trails has until present been mainly based on theoretical considerations (Jackson and Kiørboe 2004).

The detection distance to a sinking house with 0.25 cm radius was up to 3.5 cm at a position that was left by the

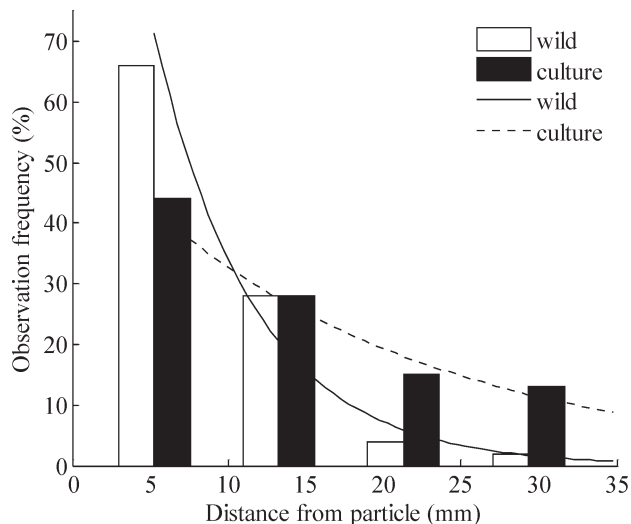


Fig. 2. Frequency distribution of detection distance of *T. longicornis* to the sinking aggregates. Wild and culture conditions were plotted separately since they were significantly different (χ^2 test $p > 0.05$).

particle over 25 s earlier. This strongly suggests that the cue utilized by the copepod is chemical rather than fluid mechanical. All our observations correspond to Reynolds numbers (Re) between 1 to 6. Fluid disturbances at low Re dissipate rapidly due to viscosity; thus, the viscous timescale (L^2/η , where L is the linear dimension of the disturbance, and η is the kinematic viscosity of the water) for a fluid signal of a spatial extension similar to the size of the sinking particles is ~ 6 s. The fluid disturbance also attenuates spatially, and the signal generated by the sinking particle at a distance of 3.5 cm can be estimated assuming Stokes flow for a translating sphere. Using the model

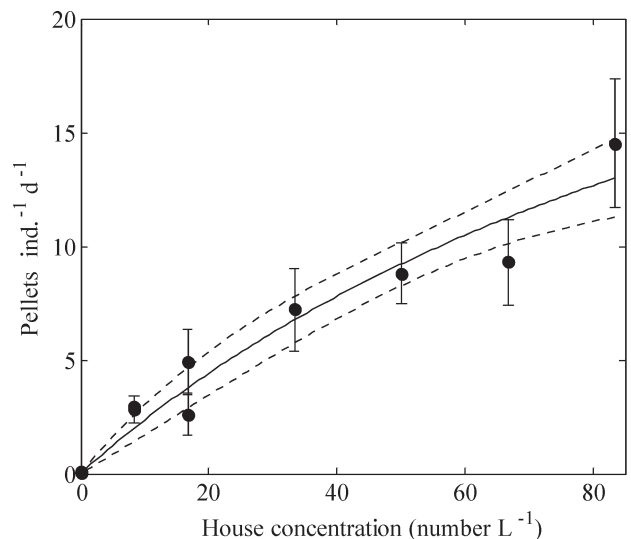


Fig. 3. *T. longicornis* fecal pellet production when offered discarded houses at different concentrations (number L^{-1}). Error bars represent the standard error originating from triplicates. Relationship is: $Y = 33.8 (\pm 13.0)X/(X+133 [\pm 73])$ ($R^2 = 0.84$; $n = 27$). Dotted lines represent the 95% confidence limits intervals of this relationship.

developed by Visser (2001), and assuming that the fluid velocity signal has to be $\geq 100 \mu\text{m s}^{-1}$ to be detected (Kjørboe 2011), the hydromechanical detection distance can be estimated as 0.4 cm; if a $10\times$ smaller detection signal is sufficient, this estimate increases to 1.2 cm.

The behavior of the tracking copepods is consistent with them following a chemical trail. It resembles the behavior described for males tracking pheromone trails deposited by swimming females, although tracking velocities observed here ($< 10 \text{ mm s}^{-1}$; Fig. 1; Table 1) are substantially lower than the swimming speed of female-tracking males of the same species ($15\text{--}40 \text{ mm s}^{-1}$; Doall et al. 1998) and thus cannot be confused. The constant zigzagging along the invisible trail has been termed “casting behavior” (Weissburg et al. 1998). It serves the purpose of constantly checking the radial extension of the trail, and it is a prerequisite for being able to follow the trail. The tracking behavior of the copepods and the weakness of fluid mechanical disturbances generated by the sinking particles lead us to conclude that the cue used by the copepod to detect the sinking particle is chemical.

The spatial extension of the chemical plume, as evidenced by the distribution of detection points, is only partly consistent with that predicted from a model that describes the flow and concentration fields around a sinking sphere that leaks solutes (Kjørboe et al. 2001; see also Fig. 1A). The predicted solute distribution depends mainly on the Péclet number ($Pe = aU/D$, where a is the sphere radius, U is the sinking velocity, and D is the diffusivity of the leaking substance). The slower the particle sinks, and the higher is the diffusivity of the leaked molecules, the broader is the deposited trail. Assuming a diffusivity of $D = 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, which is typical for small biological molecules, and the sinking velocities recorded for the discarded houses (Table 1), we get a Péclet number of about 10^3 , and a predicted solute distribution as shown in Fig. 1A. Obviously, the observed plume is much broader than that predicted, even when accounting for the length of the antennules of the copepods. The distribution rather resembles a situation for a Péclet number of order 100 or less (Fig. 1A). We argue that this is due to a much higher effective diffusivity of leaked substances in our experiments due to the mixing effect of both the swimming copepods and of the unavoidable convection currents in the experimental chamber. Observations and theory become consistent with one another if we assume a 10-fold higher effective diffusivity due to our experimental setup.

Efficiency of particle detection—From our observations, *T. longicornis* individuals have almost twice the chance of remotely detecting a sinking house rather than directly encountering it (146 vs. 86 observations). However, judged from the observed ratio of direct collision encounters to particle encounters facilitated by remote detection of sinking particles (86 vs. 71), remote detection only has a rather modest effect on the efficiency by which copepods can find sinking particles. However, we argue that our experimental design leads to an underestimation of this efficiency due to the mixing effects of the swimming copepods and small convection currents, but also that we can

roughly quantify the error and estimate the real efficiency from our observations.

We use the “moving point source model” of Jackson and Kjørboe (2004) to evaluate our results. According to this model, the length (L), maximum width (d ; derived from Jackson and Kjørboe 2004), and cross-sectional area (A_0) of the plume can be estimated as

$$L = \frac{Q}{4\pi DC^*} \quad (1)$$

$$d = 2.43 \left(\frac{DL}{v} \right)^{0.5} \quad (2)$$

$$A_0 = \frac{0.24}{Dv^{0.5}} \left(\frac{Q}{\pi C^*} \right)^{1.5} \quad (3)$$

where Q (mol s^{-1}) is the rate at which solutes leak from the particle, C^* (mol cm^{-3}) is the threshold concentration for detection, and v (cm s^{-1}) is the sinking velocity of the particle. Equation 2 allows us to estimate the effective diffusivity of the chemical substance from the observed length (3.5 cm) and width (0.2 cm) of the plume and sinking velocity of the particles ($0.05\text{--}0.15 \text{ cm s}^{-1}$). The effective diffusivity thus estimated is about $1\text{--}3 \times 10^{-4} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, i.e., one order of magnitude larger than the molecular diffusivity of small biological molecules, as also proposed herein.

Kjørboe and Thygesen (2001) and Jackson and Kjørboe (2004) compiled empirical evidence to suggest that if the substance to which copepods respond is amino acids, then Q (mol s^{-1}) $\approx 10^{-12}a^{1.5}$ and $C^* \approx 10^{-11} \text{ mol cm}^{-3}$, where a is the radius of the sinking particle (0.15 cm). If we accept these estimates and assume an effective diffusivity of $1\text{--}3 \times 10^{-4} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, then the model predicts a plume length in our experiments of 1.67–5 cm, which is in the range of our observations ($< 3.5 \text{ cm}$). Thus, our experimental observations are internally consistent and moreover consistent with independent estimates of particle leakage rates and copepod chemical sensitivity.

The encounter cross section of the chemical plume can be estimated as

$$A = A_0 + 2SL \quad (4)$$

where S is the length of the antennules (0.6 mm). This may be compared to the encounter cross section of the sinking particle itself ($\pi[a + S]^2$) and used to estimate the enhancement in potential encounter rate due to chemical signals, which are comparable to observed enhancement of encounter irrespectively to copepods or houses concentrations. Using the numbers above and a diffusivity not affected by experimental mixing effect, the enhancement for sinking houses of 2.5 mm diameter is about two orders of magnitude. This estimate does not take into account the decreasing detection probability with increasing distance to the particle (Fig. 2), and it does not consider the effect of turbulent mixing (Visser and Jackson 2004).

One may argue that the starved copepods used in our experiments were particularly responsive to food signals.

As food in the ocean tends to be patchily distributed (Mitchell and Fuhrman 1989), and as starvation tolerance of neritic copepods such as *T. longicornis* is limited (Koski and Klein Breteler 2003), an increased ability of starved copepods to detect food signals would be a relevant trait. However, our study was not designed to investigate the effect of starvation on behavior, but simply to demonstrate that chemical plumes behind sinking particles may significantly increase the possibility for zooplankters to find these nutritious particles.

Feeding on sinking particles—Jackson and Kiørboe (2004) explored the potential for zooplankters to find and feed on large sinking particles using the previous model and parameter values consistent with those estimated here. While copepods are generally thought of as microphagous and mainly feed on microscopic phytoplankton and protozoans, the analysis of Jackson and Kiørboe (2004) suggested that large sinking particles may also be an important source of nutrition. The importance of sinking particles in the nutrition of zooplankton has also been suggested based on the metabolic demands of the zooplankton communities in the mesopelagic zone (Steinberg et al. 2008) and analysis of their gut fatty acid and pigment compositions (Wilson and Steinberg 2010).

The residence times of the copepods on the houses are short, consistent with earlier laboratory observations (Allredge 1972). Reported residence times vary from minutes for pelagic organisms (Shanks and Walters 1997) to hours for semibenthic species (Koski et al. 2005). It has been suggested that the short residence times are the result of a trade-off between the good feeding conditions and the elevated predation risk when attached to an aggregate, and that a copepod should remain on the aggregate only long enough to fill its gut (Kiørboe and Thygesen 2001). From estimated house encounter rates (calculated from the swimming speed of observed copepods, and sizes of particles and chemical trail) and consumption for *T. longicornis*, one can estimate that each house encounter leads to the ingestion of $3\text{--}5 \times 10^{-4} \mu\text{g C}$, and an ingestion rate during attachment of $0.1\text{--}0.2 \mu\text{g C h}^{-1}$. This is a very high instantaneous ingestion rate, but it would still take a copepod about 7–15 min to fill its gut (assumed to be the equivalent of one fecal pellet).

Our observations show that *T. longicornis* feed on discarded houses, but even saturated feeding rates are only 10% of those reported for grazing on phytoplankton (Besiktepe and Dam 2002). The feeding rates ($\sim 4 \times 10^{-4} \mu\text{g C encounter}^{-1}$) extrapolated to natural concentrations of discarded appendicularian houses (e.g., max. 6 L^{-1} in the North Sea; Koski et al. 2007; encounter rate calculated with a normal case of effective diffusivity) would be low, around $0.5 \mu\text{g C ind.}^{-1} \text{ d}^{-1}$. However, appendicularian houses are only one example of sinking particles, and copepods may also feed on other types of marine snow, such as diatom flocks or fecal pellets. Further, the feeding rates observed in the laboratory may underestimate those in the field. As suggested by the difference between cultured and wild copepods in our experiments, the wild copepods were found to more efficiently feed on appendicularian houses.

This may be due to the immediate history of the animals, e.g., hunger level or age, body size, or the different behaviors of the cultured and wild copepods (Tiselius et al. 1995).

T. longicornis is probably not a typical aggregate feeder, and other zooplankters have morphologies and behaviors that make them particularly adapted to feed on marine snow aggregates. Copepods that are typically found on marine snow aggregates are harpacticoids, such as *Microsetella norvegica*, and copepods of the genus *Oncaea* (Shanks and Walters 1997). These species are not able to feed efficiently on suspended food, but they are dependent on aggregates for feeding (Koski et al. 2005), and behavioral observations suggest that they readily feed on appendicularian houses (Ohtsuka and Kubo 1991). *M. norvegica* and semibenthic harpacticoids can have feeding rates ranging from 40% to 200% body weight $^{-1} \text{ d}^{-1}$ on appendicularian houses and settled diatoms (Koski et al. 2005, 2007), thus being considerably more efficient in aggregate feeding than *T. longicornis*.

Published estimates of the effect of copepods on the attenuation of sinking flux suggest potentially high degradation rates, both in and below the euphotic zone, mainly depending on the abundance of potential grazers (Kiørboe 2000; Koski et al. 2005; Steinberg et al. 2008). Calanoid copepods, like *T. longicornis*, are not normally considered feeders on large, sinking particles, and the feeding rates found here were lower than typically observed for *T. longicornis* feeding on suspended food (e.g., diverse phytoplankton). However, the degradation of sinking aggregates due to zooplankton grazing may be intense if typical detritivorous zooplankton exhibit similar aggregate-finding behavior as that reported here for *T. longicornis*. As calculations based on the abundance of some copepod species (typically *M. norvegica* and *Oncaea* spp.) on marine snow suggest that random encounter is not sufficient to explain their high concentrations on aggregates (Kiørboe 2000), this seems likely. An efficient mechanism to find and colonize particles, together with their, at times, high abundances (up to 100 ind. L^{-1} ; Uye et al. 1992) suggest a potentially high effect of particle-colonizing copepods on the attenuation of vertical flux.

We have here demonstrated a mechanism by which copepods may locate sinking marine snow aggregates. This mechanism may account for the high abundances of copepods observed on aggregates, and it is consistent with copepods contributing significantly to the vertical attenuation of particle flux in the ocean. Our observation is one step further in understanding the controls of flux attenuation and suggests that remote detection of chemical cues can enhance the encounter and degradation rates by orders of magnitude from what would be predicted based on the particle sizes and concentrations alone.

Acknowledgments

Funding was provided by a Marie Curie Intra-European Fellowship 221696 award and the French program Agence Nationale de la Recherche ANR-10-PDOC-005-01 “Ecogely” to F.L. The Danish Council for Independent Research provided further support. We thank Martin Lilley for English corrections on the manuscript and the two anonymous reviewers for their improvements on the manuscript.

References

- ALLDREDGE, A. L. 1972. Abandoned larvacean houses: A unique food source in the pelagic environment. *Science* **77**: 885–887, doi:10.1126/science.177.4052.885
- , AND C. C. GOTSCHALK. 1990. The relative contribution of marine snow of different origins to biological processes in coastal waters. *Cont. Shelf Res.* **10**: 41–58, doi:10.1016/0278-4343(90)90034-J
- BESIKTEPE, S., AND H. G. DAM. 2002. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **229**: 151–164, doi:10.3354/meps229151
- BOYD, P. W., AND T. W. TRULL. 2007. Understanding the export of biogenic particles in oceanic waters: Is there consensus? *Prog. Oceanogr.* **72**: 276–312, doi:10.1016/j.poccean.2006.10.007
- BUESSELER, K. O., AND P. W. BOYD. 2009. Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean. *Limnol. Oceanogr.* **54**: 1210–1232, doi:10.4319/lo.2009.54.4.1210
- DAGG, M. 1993. Sinking particles as a possible source of nutrition for the large calanoid copepod *Neocalanus cristatus* in the sub-Arctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I* **40**: 1431–1445, doi:10.1016/0967-0637(93)90121-I
- DOALL, M. H., S. P. COLIN, J. R. STRICKLER, AND J. YEN. 1998. Locating a mate in 3D: The case of *Temora longicornis*. *Phil. Trans. R. Soc. B* **353**: 681–689, doi:10.1098/rstb.1998.0234
- DUR, G., S. SOUSSI, F. SCHMITT, F.-G. MICHALEC, M.-S. MAHJOUR, AND J.-S. HWANG. 2011. Effect of animal density, volume, and the use of 2D/3D recording on behavioral studies of copepods. *Hydrobiol.* **666**: 197–214, doi:10.1007/s10750-010-0586-z
- DUTZ, J., M. KOSKI, AND S. H. JONASDOTTIR. 2008. Copepod reproduction is unaffected by diatom aldehydes or lipid composition. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 225–235, doi:10.4319/lo.2008.53.1.0225
- FENAUX, R. 1985. Rhythm of secretion of Oikopleurid's houses. *Bull. Mar. Sci.* **37**: 498–503.
- FOWLER, S. W., AND G. A. KNAUER. 1986. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the ocean water column. *Prog. Oceanogr.* **16**: 147–194, doi:10.1016/0079-6611(86)90032-7
- GONZÁLEZ, H. E., AND V. SMETACEK. 1994. The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **113**: 233–246, doi:10.3354/meps113233
- HAMNER, P., AND W. M. HAMNER. 1977. Chemosensory tracking of scent trails by planktonic shrimp *Acetes sibogae australis*. *Science* **195**: 886–888, doi:10.1126/science.841313
- HANSEN, J. L. S., T. KIØRBOE, AND A. L. ALLDREDGE. 1996. Marine snow derived from abandoned larvacean houses: Sinking rates, particle content and mechanisms of aggregate formation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **141**: 205–215, doi:10.3354/meps141205
- HERNANDEZ-LEÓN, S., AND T. IKEDA. 2005. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J. Plankton Res.* **27**: 153–158, doi:10.1093/plankt/fbh166
- JACKSON, G. A., AND T. KIØRBOE. 2004. Zooplankton use of chemodetection to find and eat particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **269**: 153–162, doi:10.3354/meps269153
- KIØRBOE, T. 2000. Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: Abundance, scaling, and possible role. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 479–484, doi:10.4319/lo.2000.45.2.0479
- . 2001. Formation and fate of marine snow: Small-scale processes with large-scale implications. *Sci. Mar.* **65**: 57–71, doi:10.3989/scimar.2001.65s257
- . 2011. How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs. *Biol. Rev.* **86**: 311–339, doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x
- , H. PLOUG, AND U. H. THYGESEN. 2001. Fluid motion and solute distribution around sinking aggregates. I. Small-scale fluxes and heterogeneity of nutrients in the pelagic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **211**: 1–13, doi:10.3354/meps211001
- , AND U. H. THYGESEN. 2001. Fluid motion and solute distribution around sinking aggregates. II. Implication for remote detection by colonizing zooplankters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **211**: 15–25, doi:10.3354/meps211015
- KOSKI, M., T. KIØRBOE, AND K. TAKAHASHI. 2005. Benthic life in the pelagic: Aggregate encounter and degradation rates by pelagic harpacticoid copepods. *Limnol. Oceanogr.* **50**: 1254–1263, doi:10.4319/lo.2005.50.4.1254
- , AND W. C. M. KLEIN BRETELER. 2003. Influence of diet on copepod survival in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **264**: 73–82, doi:10.3354/meps264073
- , E. F. MOLLER, M. MAAR, AND A. W. VISSER. 2007. The fate of discarded appendicularian houses: Degradation by the copepod, *Microsetella norvegica*, and other agents. *J. Plankton Res.* **29**: 641–654, doi:10.1093/plankt/fbm046
- LOMBARD, F., D. ELOIRE, A. GOBET, L. STEMMANN, J. DOLAN, AND G. GORSKY. 2010. Experimental and modeling evidence of ciliates-appendicularians interactions. *Limnol. Oceanogr.* **55**: 77–90, doi:10.4319/lo.2010.55.1.0077
- , AND T. KIØRBOE. 2010. Marine snow originating from appendicularian houses: Age-dependent settling characteristics. *Deep-Sea Res. I* **57**: 1304–1313, doi:10.1016/j.dsr.2010.06.008
- MARTIN, J. H., G. A. KNAUER, D. M. KARL, AND W. W. BROENKOW. 1987. VERTEX—carbon cycling in the Northeast Pacific. *Deep-Sea Res. A* **34**: 267–285, doi:10.1016/0198-0149(87)90086-0
- MITCHELL, J. G., AND J. A. FUHRMAN. 1989. Centimeter scale vertical heterogeneity in bacteria and chlorophyll *a*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **54**: 141–148, doi:10.3354/meps054141
- OHTSUKA, S., AND N. KUBO. 1991. Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan (Special Volume)*: 535–551.
- PLOUG, H., AND H. P. GROSSART. 2000. Bacterial growth and grazing on diatom aggregates: Respiratory carbon turnover as a function of aggregate size and sinking velocity. *Limnol. Oceanogr.* **45**: 1467–1475, doi:10.4319/lo.2000.45.7.1467
- , M. H. IVERSEN, M. KOSKI, AND E. T. BUITENHUIS. 2008. Production, oxygen respiration rates, and sinking velocity of copepod fecal pellets: Direct measurements of ballasting by opal and calcite. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 469–476, doi:10.4319/lo.2008.53.2.0469
- ROBISON, B. H., K. R. REISENBICHLER, AND R. E. SHERLOCK. 2005. Giant larvacean houses: Rapid carbon transport to the deep sea floor. *Science* **308**: 1609–1611, doi:10.1126/science.1109104
- SATO, R., Y. TANAKA, AND T. ISHIMARU. 2003. Species-specific house productivity of appendicularians. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **259**: 163–172, doi:10.3354/meps259163
- SHANKS, A. L., AND K. WALTERS. 1997. Holoplankton, meroplankton, and meiofauna associated with marine snow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **156**: 75–86, doi:10.3354/meps156075
- SMITH, D. C., M. SIMON, A. L. ALLDREDGE, AND F. AZAM. 1992. Intensive hydrolytic activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature* **359**: 139–142, doi:10.1038/359139a0
- STEINBERG, D. K., M. W. SILVER, C. H. PILSKALN, S. L. COALE, AND J. B. PADUAN. 1994. Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 1606–1620, doi:10.4319/lo.1994.39.7.1606

- , B. A. S. VAN MOOY, K. O. BUESSELER, P. W. BOYD, T. KOBARI, AND D. M. KARL. 2008. Bacterial vs. zooplankton control of sinking particle flux in the ocean's twilight zone. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 1327–1338, doi:10.4319/lo.2008.53.4.1327
- STOCKER, R., J. R. SEYMOUR, A. SAMADANI, D. E. HUNT, AND M. F. POLZ. 2008. Rapid chemotactic response enables marine bacteria to exploit ephemeral microscale nutrient patches. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **105**: 4209–4214, doi:10.1073/pnas.0709765105
- TISELIUS, P., B. HANSEN, P. JONSSON, T. KIØRBOE, T. G. NIELSEN, S. PRONTKOVSKI, AND E. SAIZ. 1995. Can we use laboratory reared copepods for experiments? A comparison of feeding behavior and reproduction between a field and a laboratory population of *Acartia tonsa*. *ICES J. Mar. Sci.* **52**: 369–376, doi:10.1016/1054-3139(95)80052-2
- UYE, S., I. AOTO, AND T. ONBÉ. 1992. Seasonal population dynamics and production of *Microsetella norvegica*, a widely distributed but little-studied marine planktonic harpacticoid copepod. *J. Plankton Res.* **24**: 143–153, doi:10.1093/plankt/24.2.143
- , AND S. ICHINO. 1995. Seasonal variations in abundance, size composition, biomass and production rate of *Oikopleura dioica* (Fol) (Tunicata: Appendicularia) in a temperate eutrophic inlet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **189**: 1–11, doi:10.1016/0022-0981(95)00004-B
- VISSER, A. W. 2001. Hydromechanical signals in the plankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **222**: 1–24, doi:10.3354/meps222001
- , AND G. A. JACKSON. 2004. Characteristics of the chemical plume behind a sinking particle in a turbulent water column. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **283**: 55–71, doi:10.3354/meps283055
- WEISSBURG, M. J., M. H. DOALL, AND J. YEN. 1998. Following the invisible trail: Kinematic analysis of mate-tracking in the copepod *Temora longicornis*. *Phil. Trans. R. Soc. B* **353**: 701–712, doi:10.1098/rstb.1998.0236
- WILSON, S. E., AND D. K. STEINBERG. 2010. Autotrophic picoplankton in mesozooplankton guts: Evidence of aggregate feeding in the mesopelagic zone and export of small phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **412**: 11–27, doi:10.3354/meps08648
- YEN, J., A. PRUSAK, M. CAUN, M. H. DOALL, J. BROWN, AND J. R. STRICKLER. 2004. Signaling during mating in the pelagic copepod, *Temora longicornis*, p. 149–159. In L. Seuront and P. Strutton [eds.], *Scales in aquatic ecology: Measurements, analysis, modelling*. CRC Press.

Associate editor: Robert W. Sterner

Received: 01 December 2011

Accepted: 22 July 2012

Amended: 13 August 2012



J. Plankton Res. (2014) 36(6): 1585–1597. First published online September 24, 2014 doi:10.1093/plankt/fbu079

Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*

MARTIN K.S. LILLEY^{1,2,3*}, AMANDA ELINEAU^{3,4}, MARTINA FERRARIS^{3,4}, ALAIN THIÉRY¹, LARS STEMMANN^{3,4}, GABRIEL GORSKY^{3,4} AND FABIEN LOMBARD^{3,4}

¹IMBE UMR CNRS 7263 INSTITUT MÉDITERRANÉEN DE BIODIVERSITÉ ET D'ÉCOLOGIE MARINE ET CONTINENTALE (IMBE), AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ, AVENUE LOUIS PHILIBERT, AIX EN PROVENCE CEDEX 04 BP 67 13545, FRANCE, ²SCHOOL OF BIOLOGICAL AND CHEMICAL SCIENCES, QUEEN MARY UNIVERSITY OF LONDON, LONDON E1 4NS, UK, ³SORBONNE UNIVERSITÉS, UPMC UNIV PARIS 06, UMR 7093, LOV OBSERVATOIRE OCÉANOLOGIQUE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER, VILLEFRANCHE/MER F-06230, FRANCE AND ⁴CNRS, UMR 7093, LOV OBSERVATOIRE OCÉANOLOGIQUE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER, VILLEFRANCHE/MER F-06230, FRANCE

*CORRESPONDING AUTHOR: m.lilley@qmul.ac.uk

Received May 20, 2014; accepted August 12, 2014

Corresponding editor: Marja Koski

The holoplanktonic jellyfish *Pelagia noctiluca* is renowned for periods of high abundance, causing considerable problems to tourism and aquaculture. Little is understood about the drivers of its periodic presence and absence or how it survives unfavourable periods. Studying the effect of starvation, we evaluated the main metabolic expenses (reproduction, respiration and excretion) during those periods. *P. noctiluca* could shrink in size, losing up to 85% of their mass (6.6–7.1% loss day⁻¹), while continuing to release eggs quasi-daily over a 28-day period. Egg production was proportional to size (mean 759 eggs day⁻¹ at 6 cm bell diameter), with up to 19 526 eggs released in a single spawn, thereby providing huge potential for population growth despite undergoing starvation. Small food rations decreased the rate of shrinking to 3.1% day⁻¹, prolonging life (49 days), potentially enhancing the chances of encountering more prey and regrowing. Metabolism increased with wet mass (allometric exponent: 0.93 for respiration, 0.82 for ammonium), however reproduction was the greatest carbon expenditure for individuals larger than 9 cm bell diameter. Temperature (9–29°C) also significantly increased both respiration and, to a greater extent, excretion ($Q_{10} = 2.25$ and 4.76). Consequentially a warming ocean may negatively affect survival rates unless prey abundance balances the increased metabolic demands.

KEYWORDS: metabolism; respiration; ammonium; egg production; degrowth; carbon; optode; mauve stinger

INTRODUCTION

Gelatinous zooplankton including jellyfish are present throughout the world ocean, however trends in the abundance of jellyfish appear to act at a local, rather than a global scale (Brotz *et al.*, 2012; Condon *et al.*, 2013). In the Mediterranean Sea, trends in the abundance of gelatinous zooplankton oscillate between high and low abundances, depending on the taxa and time scale considered (Molinero *et al.*, 2008; Garcia-Comas *et al.*, 2011). Climatic forcing in the Atlantic is closely linked with trends in the Mediterranean, affecting not just the gelatinous zooplankton, but the whole plankton community (Molinero *et al.*, 2008). Despite this, some gelatinous species are only abundant when others are absent (Buecher *et al.*, 1997), suggesting that other physiological or interspecies interactions also influence the local trends. To understand these changes it is important to obtain robust data on ecophysiology, behaviour and spatial patterns of jellyfish within their specific environments (Gibbons and Richardson, 2013) which can then be translated to a wider context.

The scyphozoan jellyfish *Pelagia noctiluca* is considered a nuisance species within the Mediterranean Sea and the wider NE Atlantic Ocean for causing painful stings to thousands of tourists each year (UNEP, 1984; UNEP, 1991; Bernard *et al.*, 2011), and mass mortalities of farmed fish (Doyle *et al.*, 2008). However, little is known of the main factors governing the occurrence and development of blooms of this species. *P. noctiluca* is holoplanktonic, completing its lifecycle within the water column, and the first larval stages are found in the water for up to 9 months of the year (Rottini-Sandrini *et al.*, 1983; Malej and Malej, 1992; Morand *et al.*, 1992). This long reproductive season may guarantee the exploitation of seasonally patchy prey (Malej and Malej, 1992) or buffer the effect of temperature on the survival of ephyrae (Rosa *et al.*, 2013). Metabolic processes such as pulsation and respiration in *P. noctiluca* are also strongly temperature-dependent (Rottini-Sandrini, 1982; Morand *et al.*, 1987; Malej, 1989a), however most studies have only looked at a narrow range of jellyfish sizes and temperatures. Larger *P. noctiluca* may be present in warmer years, but usually in spring not during the summer months (Malej and Malej, 1992; Morand *et al.*, 1992; Rosa *et al.*, 2013). This is logical given that respiration and excretion costs increase considerably with both size and temperature, while growth rates decrease (Lilley *et al.*, in press; Malej, 1989b). Hence, the energetic requirements for metabolic processes appear to vary considerably throughout the year, and it is not known if the availability of food is always sufficient to balance the costs of metabolic needs in various situations.

Historically the Mediterranean population of *P. noctiluca* has undergone cycles of presence and absence with a periodicity of ~ 12 years (Goy *et al.*, 1989; Kogovšek *et al.*, 2010); although in other regions cyclical patterns have not been identified, with the species forming a regular component of the NE Atlantic pelagic ecosystem (Doyle *et al.*, 2008). Since 1994 *P. noctiluca* has been present in the Ligurian Sea nearly-annually (Bernard *et al.*, 2011). Most likely this prolonged period of presence in recent years is a result of more favourable conditions for survival, but could be a result of more frequent observations (Condon *et al.*, 2012). Local physical conditions may also have changed, advecting more animals onshore (Berline *et al.*, 2013), but the key environmental thresholds for the species are still relatively unknown. In other species the polyp stage could provide a refuge during unfavourable periods. Therefore the long-term resilience of *P. noctiluca* certainly depends on its ability to withstand low prey abundances and periods of temperature extremes. Here we describe two experiments designed to test the ability of *P. noctiluca* to survive periods of starvation and quantify significant components of its total metabolic investment. By measuring reductions in size, respiration, egg production and nutrient excretion we have constructed a nutritional budget for *P. noctiluca*. In doing so we describe the extent to which this species is able to survive and reproduce under poor environmental conditions and compare the physiological demands of different seasonal and thermal environments.

METHODS

Collection of jellyfish

Adult *P. noctiluca* were caught individually from the surface using a hand-net, during night-time surveys in the Ligurian Sea on the 11-metre sailing boat “Alchimie”, between 2011 and 2012 (see Ferraris *et al.*, 2012 for survey details). After collection, adults were stored in 15-L buckets of seawater on deck and returned to the laboratory within 6 h. On return the water was changed, jellyfish density decreased to 6–7 individuals per 15 L and gradually acclimatized to the 18°C conditions in the laboratory.

All individuals were weighed and measured within 3 days of capture, typically within 24 h. Bell diameter was measured both over the unfolded lappets and between the forks in the lappets (rhopalia) across the bell centre with the bell upright in a petri dish. Wet mass was obtained to the nearest 0.1 g of drained individuals. CHN analysis followed the process of Larson (1986). Thirty-six (18 male, 18 female) jellyfish for CHN analysis were entirely frozen,

Table 1: Chemical composition of P. noctiluca (n = 36) jellyfish (\pm SD)

Percentage composition		
DM (%WM)	4.56	(\pm 0.49)
CM (%WM)	0.36	(\pm 0.07)
CM (%DM)	7.88	(\pm 0.79)
N (%WM)	0.11	(\pm 0.02)
N (%DM)	2.32	(\pm 0.25)
N (%CM)	29.42	(\pm 1.47)
C:N ratio	3.97	(\pm 0.19)

All percentages are relative to wet, dry or carbon mass, while the C:N ratio is a molar ratio.

lyophilized for 2 days, and dried at 60°C for 3 days before weighing and analysis on a PerkinElmer® 2400 CHN Elemental Analyzer (detectability—0.001–3.6 mg C; 0.001–6 mg N). Starved individuals, in a replicate experiment, were analyzed after 3, 11 and 18 days of starvation for changes in dry mass, carbon and nitrogen composition. The subsequent conversion factors (Table 1) were used to convert wet mass to carbon or nitrogen during the calculation of metabolic budgets.

Starvation and spawning experiments

In May 2011, 15 newly-collected female *P. noctiluca* (8–10 cm) were placed individually into 5 L beakers and five randomly allocated to each of three experimental treatments: Starved—24 h darkness, Starved—12 h light/12 h dark cycle, and Fed—12 h light/12 h dark. Fed individuals were given food once a day, which was left overnight to allow consumption. Each individual received similar amounts of prey and the same prey types each day, but the daily food supply varied depending on the available prey or plankton tows and was not measured quantitatively. Selectivity and assimilation rates of prey were not recorded. The food ration provided to each jellyfish was either fresh mixed zooplankton (WP2 net, 200 μ m mesh, 3 mL of concentrated prey, given on 5 of the days of the experiment), 4–10 *Salpa democratica* (depending on availability, of 1 cm length, on 9 days), fish larvae (4–7 ind. 2 cm long, 5 days) or freshly hatched *Artemia sp.* nauplii (3 mL concentrated, 25 days).

All individuals were kept at $18 \pm 0.5^\circ\text{C}$ for 28–49 days, with 0.2 μ m filtered seawater (salinity of 38) changed daily. *P. noctiluca* spawned daily for \sim 30 min, 3 h after the lights came on in the laboratory. Each spawning individual released strings of eggs, joined by mucus, into the water. Immediately after the conclusion of spawning the entire spawn was gently collected with a 0.5 mm diameter glass pipette. The spawn was scanned with a ZooScan (Gorsky et al., 2010) to count the total number

of eggs and measure the diameter of each egg. Jellyfish bell diameters were only measured on Days 1, 7, 17, 21, 28, 39 and 46 of the experiment to decrease the stress to the jellyfish from regular handling. Size was extrapolated for intermediate dates when necessary, so as to interpret the daily egg production rates as a function of jellyfish size. Experiments were terminated by the death of the observed individuals.

Carbon and Nitrogen content analysis of eggs and total spawn was conducted on Days 3, 10 and 17. On each date four replicates of 100 eggs were separated from their surrounding mucus, placed on 25 mm pre-burned (450°C, 24 h) GFF filters and kept in a drying oven at 60°C for at least 3 days prior to CHN analysis. Composition of the spawn (eggs and mucus) was also carried out, by lyophilizing the entire spawn and measuring elemental mass of carbon and nitrogen. Control samples of seawater were also taken from the same bucket and treated identically in order to account for contamination of spawn samples by particulate organic matter.

Respiration and excretion

During 2012, metabolic experiments were performed on recently-caught (within 2 weeks) *P. noctiluca* weighing between 5.5–364 g wet mass (5.5–137.5 g for Excretion). Jellyfish were incubated individually in custom-made 5.24 L incubators at a range of temperatures from 9–29°C and the ambient salinity of 38, measuring respiration with oxygen optodes (PreSens GmbH, Germany) throughout the experiments (e.g. Tengberg et al., 2006). These optodes have a different fluorescent response to a light pulse depending on oxygen concentration (quenching). After calibration the phase delay of the fluorescence response provides accurate oxygen saturation values in the incubator. Calibration drift is minimal (needing recalibration every 2 months, *pers. obs.*), and temperature and salinity are recorded simultaneously. For each incubation a linear regression was fitted through all the data points when plotting oxygen concentration against time (3–8 measurements per individual) and the slope of the line used as the rate of oxygen consumption. Average background respiration from control measurements was subtracted from experimental measurements.

All incubations ($n = 88$ individuals, range 2.1–22.8 h dependent on temperature) were carried out with filtered seawater (0.2 μ m) at ambient salinity (38) and jellyfish were acclimatized overnight to the experimental temperatures. All incubations were accompanied by a filtered seawater control. Respiration and excretion were measured simultaneously during a series of incubations at fixed temperatures. Ammonium excretion (NH_4^+) was estimated from water samples taken from the incubators

immediately before and after incubation, mixed with a reactant of sodium sulphate, sodium tetraborate, orthophthalaldehyde and MilliQ[®] water (Holmes *et al.*, 1999) and analyzed after 3.5–4.5 h using a fluorometer (Turner Designs). Fifteen standards of ammonium sulphate ((NH₄)₂SO₄) between 0.2–15.35 μM NH₄⁺ were run simultaneously, using the same reactant as experimental samples, to obtain relationships between NH₄⁺ and fluorescence readings; these were then used to obtain experimental concentrations of NH₄⁺.

The rate of respiration or excretion over time (*R*, μmol O₂ or NH₄⁺ day⁻¹) was assumed to vary as a function of individual wet mass (WM, *g*) and temperature (*T*, °C) such as derived by Moloney and Field (1989):

$$R = R_0 WM^b t_{10}^T$$

Where *R*₀ is the theoretical respiration or excretion rate for a 1 g WM individual at 0°C, *b* is the allometric exponent for the effect of individual mass on respiration or excretion rate and *t*₁₀ is the tenth root of the *Q*₁₀ coefficient, which describes by how much a rate changes with a 10°C increase in temperature. Parameters of this equation were identified by a Least Square minimization against results obtained at range of temperatures and individual masses, and afterwards the observed results were normalized to a respiration rate for a 1 g individual (μmol O₂ day⁻¹) or for an individual respiring at 20°C (μmol O₂ day⁻¹) (e.g. Lilley *et al.*, 2014).

RESULTS

Morphometric measurements

We measured 224 mature *P. noctiluca* after collection. The largest individual recorded was female, measuring 21 cm bell diameter across the lappets (BDL) and weighing 648 g wet mass. The largest male measured 19.5 cm and weighed 550 g. BDL accounted for 98% of the variation in wet mass (Fig. 1). It was not important whether the bell diameter was measured between rhopalial (BDR) or over the lappets, because the relationship between the two was consistent (Table II). Standard power curves described the relationship between bell diameter, carbon and dry mass from elemental analysis of 36 individuals (18 male, 18 female, Table II). These robust morphometric conversions meant that only one measurement of body size was sufficient to confidently estimate wet, dry and carbon mass at an ambient salinity of 38 in subsequent laboratory experiments (Table I), thereby reducing the handling required and stress to the jellyfish.

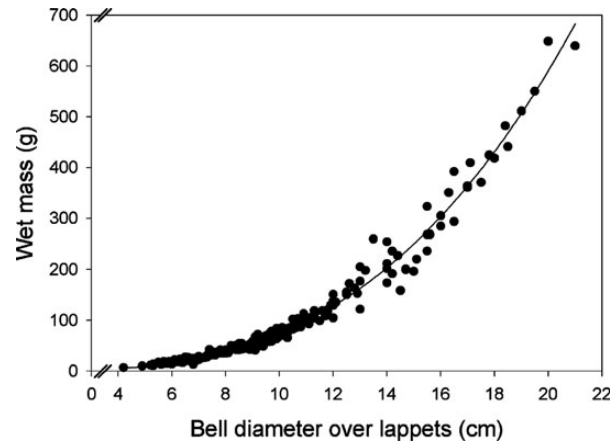


Fig. 1. Relationship between wet mass and bell diameter over the lappets (BDL) for *P. noctiluca* (*n* = 224). See Table II for power curve fit.

Reduction of body size

During a series of related experiments the metabolic changes and requirements of adult female *P. noctiluca* were recorded in the laboratory with the ultimate aim of constructing a metabolic budget for these animals. The estimation of the reproductive investment for female animals was made by the collection of the egg chains released, while males released spermatozooids freely into the water column making estimation difficult.

P. noctiluca were capable of reducing their body size during prolonged isolation, regardless of feeding or light regimes (Fig. 2). All individuals (except one, see below) behaved in a comparable manner from initial mean sizes of 8.8 ± 0.3 cm (starved, 12/12 h diel light cycle), 8.7 ± 0.8 cm (starved, 24 h dark cycle) and 8.8 ± 0.4 cm (fed, 12/12 h diel light cycle). Over 28 days, starved individuals decreased their bell diameter by 50% (12/12 h diel light cycle) or 52% (24 h dark cycle), before dying at 4–5 cm bell diameter, compared with 27.8% reduction for fed jellyfish. All individuals had lost 76–86% of their wet mass at the point of death (Table III). Carbon and nitrogen composition was also observed to decline at a linear rate compared with the overall mass, while the molecular ratio between C and N declined slightly from 4.13 ± 0.14 SD (Day 3) to 3.82 ± 0.18 SD (Day 18). Fed individuals also shrank, but at a slower rate than the starved treatments, suggesting the food ration offered was still insufficient to balance their metabolic demands. Those in the fed treatment had decreased their size by 41% and mass by 77% to Day 46, also dying with a diameter of 4–5 cm on Day 49. On a daily basis, starved individuals lost ~7% of their own body mass per day, while partly-fed individuals only lost 3% day⁻¹, corresponding to negative growth rates of -0.07 and -0.03 day⁻¹ respectively (Table III).

Table II: Relationships between morphometrical measurements of *P. noctiluca*

X-axis	Y-axis	Equation	a	b	X data range	n	r ²	P	F
BD R (cm)	BD L (cm)	$Y = aX^b$	1.295	0.934	0.11–11.6	200	0.999	<0.0001	77156
BD L (cm)	WM (g)	$Y = aX^b$	0.075	2.993	4.2–21	224	0.981	<0.0001	11647
BD L (cm)	DM (mg)	$Y = aX^b$	3.466	3.039	4.2–9.7	36	0.936	<0.0001	499.33
BD L (cm)	CM (mg)	$Y = aX^b$	0.235	3.115	4.2–9.7	36	0.874	<0.0001	236.06

BDL, bell diameter over lappets; BDR, bell diameter between rhopalia. WM, DM, CM are measured wet, dry and carbon masses, respectively.

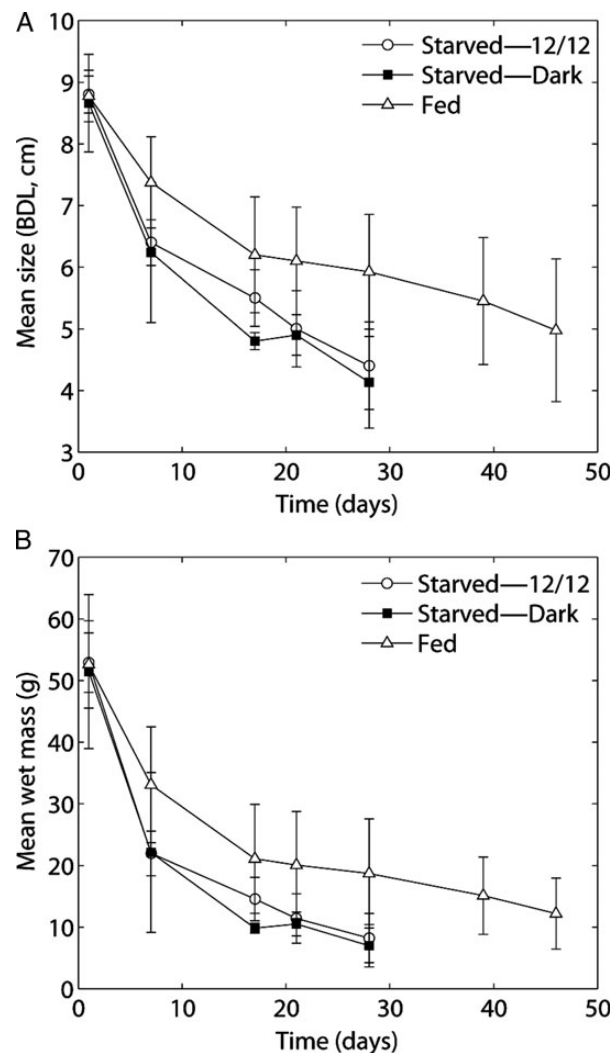


Fig. 2. Reduction in size (A) and mass (B) of *P. noctiluca* kept in isolation under varying light and food regimes in the laboratory ($n = 5$ in each starved treatment; $n = 4$ in fed treatment, see text for details).

The reduction in body size seen by all individuals was partly caused by a transfer of carbon and nitrogen to regular egg production across all treatments while isolated in the laboratory (Fig. 3). We excluded one jellyfish from analysis (from the fed treatment) because it behaved differently, spawning occasionally (27% of the

experimental days), and shrank less compared with the regular nature of the other individuals.

Daily costs—egg production

Eggs were produced synchronously each daytime for a period of ~30 min, 2.5–3.5 h after the start of the light period, despite isolation of individuals and the absence of water-borne cues. Adult males in the laboratory also display this synchronicity when releasing sperm. The rhythm of egg production was related to the conditions, with fed individuals releasing eggs on 99.4% days, while starved individuals spawned on 78 and 59% of days (12/12 h light and 24 h dark cycles, respectively).

Eggs are released in long strings of mucus with eggs individually enclosed and separated from each other. Each female may release several strings at the same time. Individual egg production was highly variable, ranging from 0–19 500 eggs produced per female per day, despite starvation (Fig. 3). It was notable that very little egg production took place in the first couple of days after capture (Fig. 3A), with the most productive day for all individuals immediately following this. The number of eggs produced by each female decreased throughout the experiment with a greater decline observed in starved treatments and a sharp decrease immediately before the death. The difference in egg production between treatments was related to the size of the jellyfish at the time of spawning. Indeed, jellyfish size (interpolated between measurement dates) and daily egg production was not significantly different between the conditions (ANCOVA, $P = 0.07$) and therefore could be considered as a direct relationship with female size (Fig. 3B).

While the number of eggs decreased, the size and elemental content of the eggs produced did not change over the duration of the experiments. Eggs had a mean diameter of $263.9 \mu\text{m}$ (± 13.27 SD, $n = 51$ 533), with a carbon mass of $1.52 \mu\text{gC}$ (± 0.026 , $n = 4$ replicates of 100 eggs) and nitrogen mass of $0.326 \mu\text{gN}$ (± 0.0034 , $n = 4$ replicates of 100 eggs). Eggs represented only about half of the mass of the material spawned (Table III), with the rest of the mass forming the mucus string joining the eggs. It is therefore important to

Table III: Carbon and nitrogen budget for adult female *P. noctiluca* based on experimental data ($n = 5$ in each starved treatment; $n = 4$ in fed treatment, see text for details)

	Carbon mass				Nitrogen mass			
	Starved "12:12"	Starved "dark"	Fed	(Day 46)	Starved "12:12"	Starved "dark"	Fed	(Day 46)
Initial mass (mg) ± standard deviation (SD)	190.8 ± 17.4	185.7 ± 45.1	189.9 ± 25.6		48.1 ± 4.4	46.8 ± 11.4	47.8 ± 6.4	
Mass loss by Day 28 (mg) ± SD	161.2 ± 19.2	170.6 ± 42.2	122.4 ± 17.7	(145.9) ± 25.5	40.6 ± 4.8	43.0 ± 13.6	30.8 ± 4.5	(36.7) ± 6.4
Mass loss by Day 28 (%) ± SD	84.5 ± 7.1	86.4 ± 8.2	64.4 ± 11.8	(76.8) ± 10.8	84.5 ± 7.1	86.3 ± 6.0	65.5 ± 11.8	(77.0) ± 10.8
Daily-specific degrowth rate ($\mu \text{ day}^{-1}$) ^a	0.066	0.071		0.031	0.066	0.071		0.031
Mass loss (%) explained by								
Calculated respiration or excretion	23.08	20.72	42.11	(46.8)	5.16	4.68	9.16	(10.4)
Observed egg production	10.00	7.80	31.48	(30.6)	7.04	5.49	22.16	(21.6)
Total spawn (eggs + mucus)	20.84	16.25	65.58	(63.9)	16.01	12.49	50.37	(49.0)
Total spawn + respiration	43.92	36.96	107.69	(110.7)	21.17	17.17	59.53	(59.4)
Unexplained mass loss (%)	56.08	63.04			78.83	82.83		
Daily investment (% body mass)								
Daily egg production ± SD	0.64 (± 0.70)	0.62 (± 0.57)	0.97 (± 0.84)		0.45 (± 0.49)	0.44 (± 0.40)	0.68 (± 0.59)	
Daily spawn production (eggs + mucus) ± SD	1.33 (± 1.46)	1.29 (± 1.19)	2.02 (± 1.74)		1.02 (± 1.12)	0.95 (± 0.91)	1.55 (± 1.34)	
Daily respiration or excretion ± SD	1.74 (± 0.06)	1.73 (± 0.05)	1.72 (± 0.04)		0.40 (± 0.04)	0.41 (± 0.04)	0.39 (± 0.03)	

Note: ^aEquivalent to percentage daily mass loss (% body mass per day)/100.

include mucus mass when calculating the reproductive investment for this species.

Daily costs—respiration and excretion

In separate experiments, oxygen consumption rates were recorded across a range of temperatures and wet masses to establish the daily costs to an adult jellyfish. Respiration ($\mu\text{mol O}_2 \text{ day}^{-1}$) increased with both wet mass (g) and temperature ($n = 88$, Fig. 4A). A modelled equation describing both parameters was constructed ($r^2 = 0.83$, equation 1), before isolating either wet mass (Fig. 4C) or temperature (Fig. 4E). Respiration was best correlated with a function of wet mass ($R_0 = 1.835$, $b = 0.934 \pm 0.048 \text{ SE}$, $r^2 = 0.87$, $t_{10} = 1.085$; Fig. 4C) when normalized to 20°C. The allometric exponent b of 0.93, however, had sufficient variability that it overlapped with 1 (95% confidence intervals 0.838–1.029). Respiration also increased with temperature ($r^2 = 0.71$, Fig. 4E) when normalized to 1 g WM, with an exponent equivalent to a t_{10} of 1.08 and Q_{10} of 2.25, between 9 and 29°C.

As with respiration, NH_4^+ excretion also increased considerably with wet mass and with temperature ($n = 40$, Fig. 4). By comparison, the difference in NH_4^+

excretion between lighter and heavier individuals was not as great, however, the allometric exponent of $0.82 \pm 0.077 \text{ SE}$ ($r^2 = 0.83$) had confidence intervals below 1 (0.669–0.981) emphasizing an effect of mass on the excretion. The effect of temperature was much more intense for excretion ($r^2 = 0.75$, $t_{10} = 1.169$, $Q_{10} = 4.76$, Fig. 4F) than for respiration over the range of 9–29°C. Excretion was observed between 1.59 and $34.32 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ day}^{-1}$ (normalized to 20°C, $r^2 = 0.82$, Fig. 4D), accounting for 0.36–0.49% of body nitrogen used per day. Most interestingly the relative ratio between respiration and excretion changed with increasing temperature and reflected in changes to the molar oxygen to nitrogen ratio (Fig. 5).

Metabolic budgets

The above data allowed partial carbon and nitrogen budgets to be calculated for the first time for *P. noctiluca*. During starved conditions the loss of body mass must be directly related to the expenditure of carbon or nitrogen incurred by the jellyfish, while during partly-fed conditions it was not possible to quantify the elements assimilated from the food supply in our experiment.

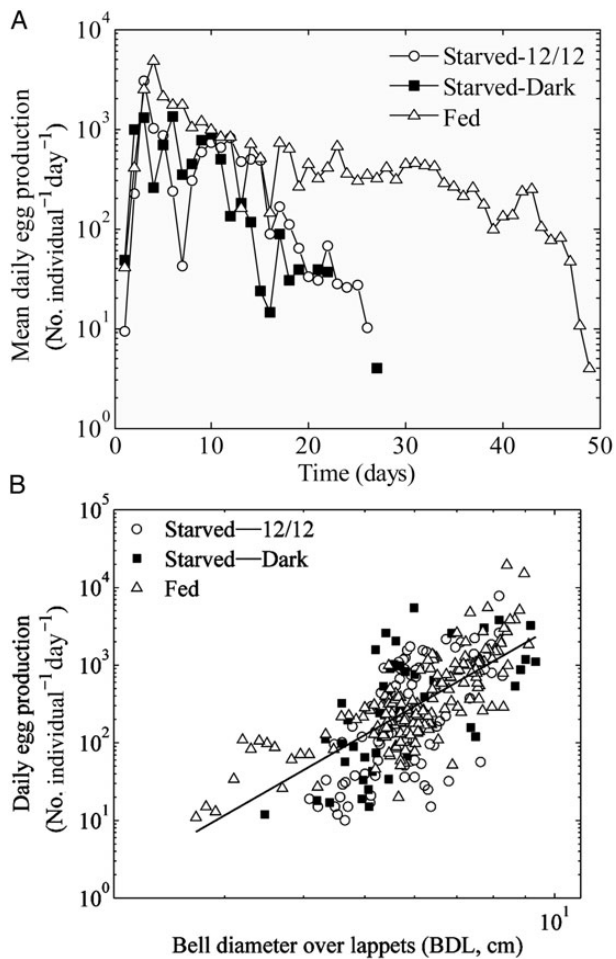


Fig. 3. Daily mean egg production by treatment (A) and Egg production as a function of bell diameter over the lappets (B, excluding data from Days 1–2 and the last 2 days of each treatment) where Egg production (day⁻¹) = 0.07 BDL^{4.66}.

Calculating a carbon and nitrogen budget over the course of 28 days (Table III) it is clear that the production of carbon through respiration is similar to the carbon put into reproduction, assuming a respiratory quotient of 0.8 (Mayzaud *et al.*, 2005) to convert oxygen consumption to carbon. In terms of nitrogen, NH_4^+ was excreted as only one-third of the rate with which it was invested in reproduction. On a daily basis 3% of the jellyfish body carbon was used for sustaining reproduction and respiration together, while only 1.4% of body nitrogen was consumed per day. Measured metabolic rates accounted for 40% of the carbon lost over 28 days, but only 20% of the nitrogen composition. Therefore, it would appear a considerable portion of the mass lost remained unaccounted for and may have been released as dissolved or particulate organic matter into the surrounding water. Notably, the loss of carbon to CO_2 during respiration decreases

inversely with jellyfish size (Fig. 6—1.5% body carbon day⁻¹ at 4 cm, 0.4% C day⁻¹ at 19.5 cm) because of a respiration exponent below 1 ($b = 0.93$, Fig. 4C), however the reproductive investment increases proportionally with size (0.25% C day⁻¹ at 4 cm, 1.7% C day⁻¹ at 19.5 cm). Therefore, during starvation, when the size decreases the relative respiration rates increase and reproduction rates decrease. These calculations seem to agree with the observed contribution of reproduction from our experiment (Table III).

DISCUSSION

Our results provide further information on the metabolic and reproductive capacity of *P. noctiluca* to survive during starvation or high temperature conditions and highlight some of the limitations facing this species. Unlike most scyphozoan jellyfish, the holoplanktonic nature of the lifecycle means there are no polyps to provide a buffer to the population during unfavourable conditions or synchronize a new cohort with the spring bloom. Despite this, the ability of individuals to halt growth in the absence of sufficient food (Lilley *et al.*, in press), or to shrink (this study) may act as a resting stage until environmental conditions improve. Given the observation of individuals 1.4 times larger and 2.9 times heavier than previously recorded (Rosa *et al.*, 2013), metabolic calculations now need to take into account the greater possibilities of carbon storage and proportionately higher prey requirements.

Tolerance of starvation conditions

We have shown that *P. noctiluca* has a considerable capacity to survive under adverse conditions, such as oligotrophic environments, by reducing its body size and using stored resources. The food provided to the fed-treatment moderated the rate of shrinking and increased survival compared with starved individuals, however the food resources available were not sufficient in quality or quantity to meet their requirements.

P. noctiluca is not the only species to be able to shrink in size, with de-growth previously observed in both *Aurelia aurita* and *Rhopilema esculentum* (Hamner and Jenssen, 1974; You *et al.*, 2007), but appears unusual in continuing to spawn during starvation. For example, starved *A. aurita* decreased the size of their gonads first and stopped spawning within 5–8 days (Hamner and Jenssen, 1974), presumably to decrease losses before changing the body structure. Shrinking rates were 3–5% mass loss day⁻¹ (Frandsen and Riisgard 1997). *P. noctiluca* appears to be able to use a similar growth–degrowth cycle to prolong

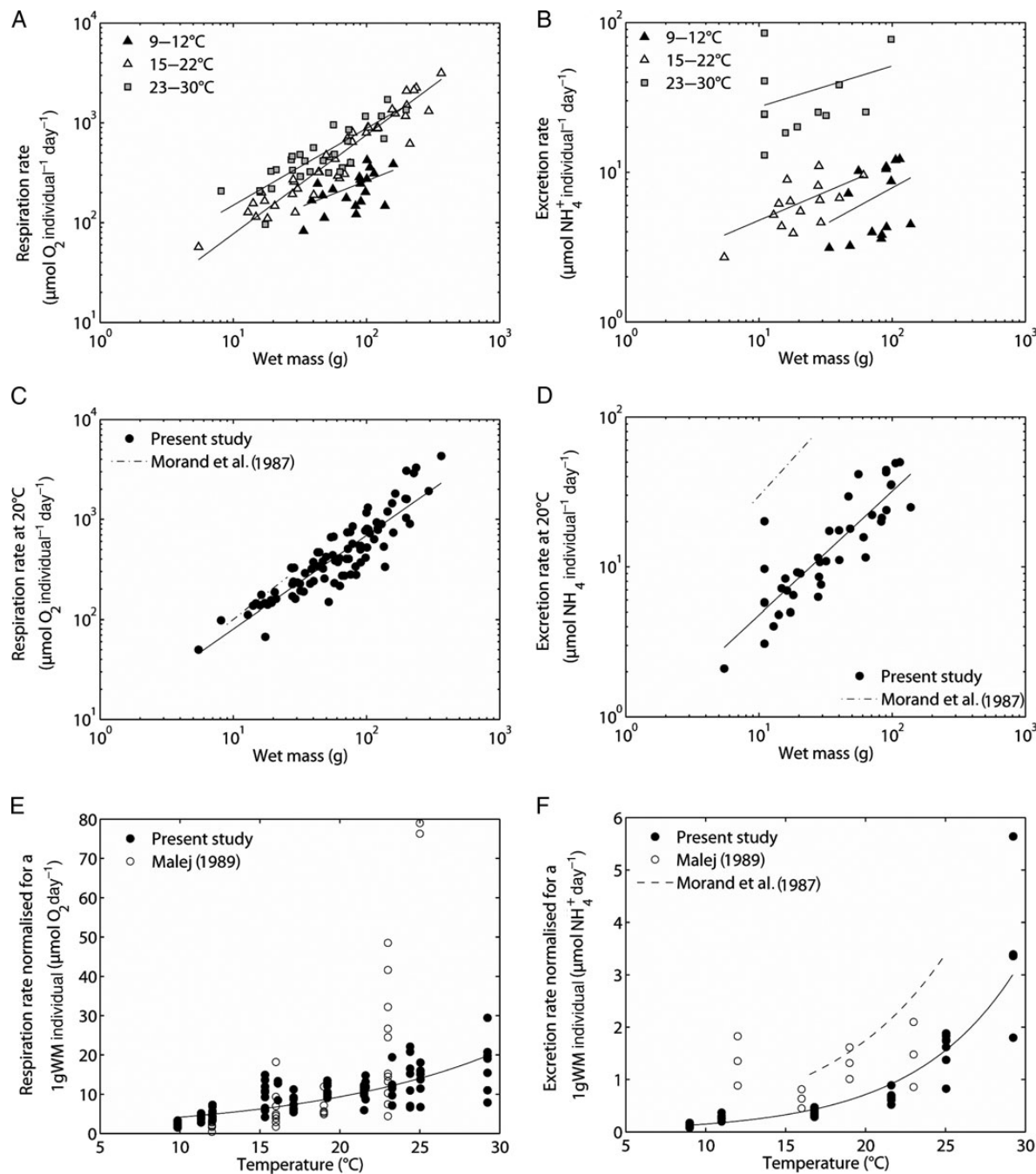


Fig. 4. Respiration (A, C, E) and Ammonium (NH_4^+) excretion (B, D and F) as a function of wet mass (A and B respectively), normalized to 20°C (C and D), and normalized to 1 g WM as a function of temperature (E and F). Data are also presented after Morand *et al.* (1987) and Malej (1989) for comparison.

the life of individuals, with reduction of dry mass of 6–7% day^{-1} (fed-treatment, Fig. 2; see also Lilley *et al.*, in press). However, contrary to *A. aurita*, *P. noctiluca* shrank first and preserved the regular spawning events. *P. noctiluca* therefore appears to prioritize the survival of the population, rather than the individual, by reducing size while continuing propagation.

Reproductive costs

Despite being starved, *P. noctiluca* held in the laboratory produced eggs almost daily (Fig. 3) during spring, which is considered as a good period for growth (Lilley *et al.*, in press). While stress may be cited as a reason for spawning daily, the less-stressed (fed) individuals actually spawned

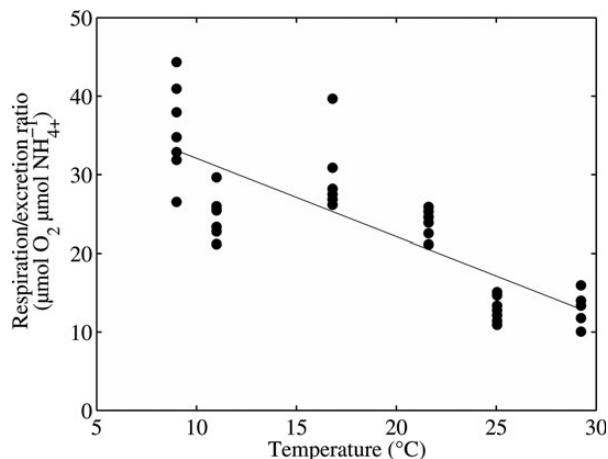


Fig. 5. Ratio of oxygen consumed to ammonium produced between 9–29°C. At low temperatures respiration is proportionately more costly to the metabolism of *P. noctiluca* but can be compensated by lipid and protein catabolism, while at high temperatures only proteins will be catabolised.

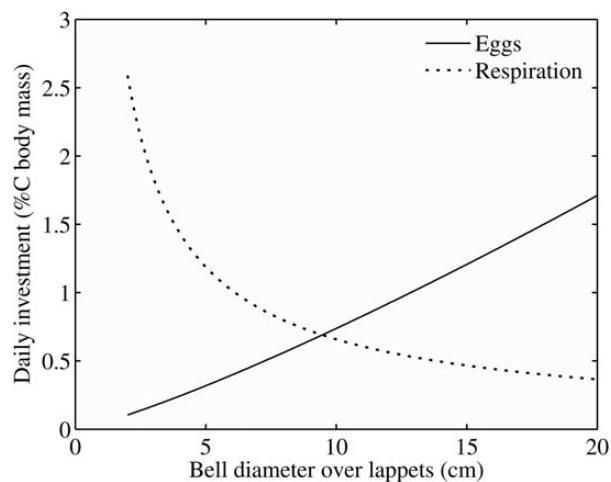


Fig. 6. Daily modelled carbon investment in respiration and reproduction, as a function of body size.

more frequently than the starved (higher-stress) treatment. Further observations found mature individuals collected in late summer and autumn spawned less often (unpublished data), despite being kept in the same laboratory conditions, possibly resulting from poorer body condition or prey availability.

Only around 50% of the carbon and nitrogen invested during reproduction goes into the eggs, with the rest producing a mucus string joining all the eggs together. The mucus presumably enhances the chances of fertilization and may increase the buoyancy of the egg string. The holoplanktonic lifecycle of *P. noctiluca* (Rottini-Sandrini and Avian, 1983) necessitates an unbroken reproductive cycle within the water column. This lifecycle may

possibly be as long as two years, with data suggesting that 230 days continuous growth are required to reach the largest currently-recorded mean size (Lilley *et al.*, in press). Physical factors may help to aggregate gelatinous zooplankton (Graham *et al.*, 2001), as observed with *P. noctiluca* (Zavodnik, 1987), enhancing fertilization and justifying the daily egg investment. In the Ligurian Sea, the Northern Current provides active frontal conditions at which *P. noctiluca* occur in abundance (Ferraris *et al.*, 2012) and may provide favourable feeding conditions, in association with localized patchy concentrations of *Chl-a* observed here (Niewiadomska *et al.*, 2008).

At present the spawning location and time of day in the wild is unknown. Our observations would suggest that systematic spawning at 2.5–3.5 h after the appearance of light in the laboratory is an ingrained behavioural feature, since it occurs during isolation as well as in association with other individuals. Therefore chemical or water-borne cues driving synchronization between individuals are unlikely to be the instigating cue. The descent of wild populations with the onset of light (Franqueville, 1971; Ferraris *et al.*, 2012) means that if wild spawning is synchronous with that observed in the laboratory it should take place during daytime in deep water. This, however, is contrary to the surface spawning observed in captivity, which would require a sunset or moon stimulation. The regular daytime spawning in the laboratory may not occur naturally, however a trial in natural light observed the same daytime spawning ($n = 5$, Lilley unpublished data). Anecdotal observations also reveal that the jellyfish will spawn the same day if caught in the morning, but the following day if captured during the afternoon, suggesting a single daily production, not an immediate release as a result of capture. Avian and Rottini-Sandrini (1991) described a gradual maturation of eggs in *P. noctiluca*, with spawning every 24–48 h around 20°C and less frequently at lower temperatures, comparable to our regular spawning at 18°C. The other species they studied appeared not to have a gradient of maturation, undergoing batch production or periodic investment in egg production rather than a continual process of *P. noctiluca*. This continual process will enhance the frequency of reproduction and possibly enhance fertilization success, but will carry considerable elemental costs, particularly for the largest individuals (Fig. 6).

Metabolic considerations

Carbon expended as CO₂ in respiration was of a similar magnitude to the investment in spawning on a daily basis in the starvation experiments, except during the largest spawning events. By contrast, the rate of nitrogen excreted as ammonium was approximately one-third of the

nitrogen used in reproduction (Table III). These data were based on measurements of metabolic rates after starving for one day and may overestimate the C and N investments in respiration and excretion after a more prolonged starvation. Previous studies have shown a reduction in metabolic rates with starvation in the order of 19–63% depending on the duration of starvation for both gelatinous zooplankton (Kremer, 1982; Costello, 1998) and copepods (Mayzaud, 1976). In each case the greatest losses were always within the first day. In the absence of a robust correction factor for scyphozoan jellyfish, we did not adjust our respiration rates for the duration of starvation.

Normalized respiratory and excretory data emphasized the effect of size and temperature on the metabolic functioning of *P. noctiluca*, although variability meant the allometric exponent b of the respiration rates (equation 1) were not significantly different from unity. Most animal species have an allometric exponent b of 0.66–0.75, but in pelagic species this relationship between respiration and body mass can often be 1:1 and in gelatinous species from 0.6–1.6 (Glazier, 2006). Our respiration rates when plotted against carbon mass ($b = 0.944 \pm 0.042$, data not shown) were found not to be significantly different ($P = 0.06$) from a multispecies analysis conducted by Acuna *et al.* (2011).

In both the respiration and excretion datasets, increases in temperature considerably increased the metabolic rates of *P. noctiluca*, with a more severe effect on the production of ammonium (Fig. 5). This change in the ratio between oxygen and nitrogen reflects the ability of the jellyfish to cope with temperature, although it may also describe the use of different metabolic reserves or a state of starvation (Mayzaud and Conover, 1988). At low temperatures the high ratio is an indication of the slow use of lipid reserves (anabolism) with a lower cost to metabolize (or lower metabolic cost), while higher temperatures result in the less efficient use of tissue proteins (catabolism) in order to rapidly supply the metabolic requirements. These results suggest that the length of time *P. noctiluca* are capable of surviving starvation will decrease in warmer seasons as a result of the rate of resource consumption and larger animals will metabolize a greater mass of carbon and nitrogen. In cooler regions, such as the NE Atlantic, metabolic rates should allow for longer periods of starvation and may explain the annual occurrence of the population (Doyle *et al.*, 2008), compared with the cyclical periods of abundance seen in the Mediterranean Sea (Goy *et al.*, 1989).

Our estimates of oxygen consumption rates are in the same range as those of Malej (range 12–25°C) (Malej, 1989a), except at the higher (25°C) temperature. This difference may be methodological or local differences between the populations of the Adriatic and Ligurian

Seas. Our excretion estimates were also in the same range as Malej (1989a) (Fig. 4F), while Morand *et al.* (1987) obtained an excretion rate ten times higher than this study, for the same size of animals, and a respiration rate approximately two times higher between 16 and 25°C. The quoted O:N ratio from that study (7.5) is very low, describing the extreme catabolism of protein taking place in Morand's study, possibly a result of a long "8 h to 6 days" starvation (Morand *et al.*, 1987). In general the effect of starvation will be more marked with increased temperatures due to the rate of metabolism, leading to lower O:N ratios (Fig. 5).

Metabolic budget

The starved treatments (Figs. 2 and 3), combined with metabolic rate observations (Fig. 4), provide a clear understanding of the jellyfish's total and daily elemental investment as a proportion of the observed mass loss (Table III). Respiration accounted for a greater fraction of the carbon loss (20–23%) compared with reproduction (16–21%); while reproduction was a greater nitrogen loss (12–16%) than ammonium excretion (4–5%, Table III). Mucus production was about 50% of the nitrogen and carbon invested in reproduction.

Among our calculations there are losses of around 60% of the carbon and 80% of the nitrogen of the total mass lost by starved individuals currently unaccounted for (Table III). Assuming we may have overestimated the respiration and excretion rates at the later stages of starvation, these C and N data will have also been underestimated proportionately. Some of these unknown losses may have been the renewal of cnidocysts through regular collisions with the walls of the laboratory tanks and the daily transfer of jellyfish to clean water. Most likely this unaccounted mass loss is due to excretion of dissolved organic material (DOM) that was not measured, but is in the range of previously published values for DOM excretion. These DOM losses are known to be as high as 40–50% of the carbon or nitrogen released by gelatinous zooplankton (Pitt *et al.*, 2009). Certainly dissolved organic carbon (DOC) can be a considerable daily investment, 0.6–2.5% body carbon per day for *A. aurita* (Hansson and Norrman, 1995), and 1–4 times greater than the production of NH_4^+ for *Mnemiopsis* and *Chrysaora sp.* (Condon *et al.*, 2011). Dissolved nitrogen (DON) production was up to 6.9% day^{-1} in the scyphozoan and 18% day^{-1} of ctenophore body nitrogen (Condon *et al.*, 2010), equivalent to the daily nitrogen loss in this study. As with respiration and inorganic excretion, organic excretion could be expected to increase proportionally to body mass and temperature.

Finally, it is possible to quantify the ingestion required per day to meet metabolic requirements ($\sim 7\%$ day⁻¹, Table III), prior to any growth. Our data would suggest that at 18°C an individual of 8 cm BDL would need to consume 10.1–10.9 mgC per day to maintain the same body mass. Previous studies have suggested that *P. noctiluca* predominantly consume copepods (Sabatés *et al.*, 2010), although euphausiids and fish larvae also contributed, assuming capture by plankton tows gives a representative prey selection and quantity. Our findings and experiments suggest that *P. noctiluca* may also feed on gelatinous zooplankton (Lilley *et al.*, in press), for example a 2 cm *Salpa fusiformis* (Madin and Deibel, 1998) could provide 0.65 mgC, 6–9 mm *Muggiaea atlantica* polygastric stages (Purcell, 1982) 130 µgC each, *Doliolletta sp.* at up to 75 µgC L⁻¹ (Deibel, 1985) would offer 24 µgC individual⁻¹, or 105 µm *Clausocalanus furcatus* (Mazzocchi and Paffenhöfer, 1998) which is one of the more abundant copepods species in Mediterranean Sea (Siokou-Frangou *et al.*, 1997) would yield 3.6 µgC each. Assuming an assimilation efficiency of 80% (Möller and Riisgård, 2007), this equates to 19 salps, 77–83 *Muggiaea*, 547 doliolids or 3500 small copepods per day to meet the metabolic requirements. While these predation rates, per prey species and per jellyfish, are considerable, they indicate a break-even point where greater predation would yield surplus carbon for growth and lower predation rates cause shrinkage. Adding growth into the equation, a total of 13% of body mass per day would be required to sustain growth and metabolic functions for an 8 cm *P. noctiluca*, and a 50% increase in predation rates (Lilley *et al.*, in press). A varied diet must be important to *P. noctiluca* to capitalize on all available food sources if high-energy prey are not abundant. For instance a couple of carbon-rich salps each day would decrease the predation on smaller but more abundant prey. Cannibalism of conspecifics within the population of heavily starved *P. noctiluca* has been observed in the laboratory, but does not occur in freshly caught individuals (MKSL *pers. obs.*). Vertical migration may well play an important component in obtaining a wide diet and is known to be used by some species to search for prey layers in the water column (Hays *et al.*, 2012), while surface aggregations of *P. noctiluca* may specifically target prey aggregations such as fish eggs (Gordoa *et al.*, 2013) or ctenophores (Tilves *et al.*, 2013) if they are available. Ultimately, the prey requirements would increase exponentially for larger jellyfish and/or higher temperatures to meet their high carbon requirements, hence it is not surprising that laboratory studies (including this one) fail to provide sufficient prey for the growth of large *P. noctiluca*.

CONCLUSION

We have shown that the physiology of *P. noctiluca* is well-adapted to survival in unfavourable conditions, particularly with the ability to shrink for at least a month while still reproducing, providing potential for population growth. Larger individuals invest more heavily in reproduction, but have proportionally lower metabolic rates than smaller jellyfish at the same temperature. All individuals would be able to survive longer if they were to decrease their reproductive output. Thermal conditions exponentially affect metabolic rates and prey requirements, whereby at high temperatures excretion requires proportionally more molecules of nitrogen to the number of carbon consumed in respiration. Shrinking individuals which do find food may be able to grow and increase their egg production rates. Ultimately the annual success and recruitment of the species will also be dependent on the rate of egg fertilization, the survival of juvenile stages and the sea temperature. The balance between predator growth and prey abundance (which may decrease in warmer conditions) will also determine the positive or negative nature of seasonal and population growth for this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

Logistical support was provided by the Association of Alchimie Méditerranée (<http://www.alchimie-mediterranee.fr>), especially Alain Garcia, Chantal Dumas and Laurent Giletta. Nathalie Leblond provided assistance with the CHN analysis and Florian Feltrini with experiments and maintaining jellyfish within the laboratory. Tom Doyle and four anonymous reviewers all enhanced the manuscript through their suggestions.

FUNDING

M.K.S.L., A.E., A.T. and E.L. were funded by l'Agence Nationale de la Recherche projects "Ecogely" ANR-10-PDOC-005-01 and/or "NanoDeconGels" ANR-12-EMMA-0008. M.E. was supported by a PhD fellowship from the projects JELLYWATCH (Region Provence-Alpes-Côte d'Azur (France) and the FEDER EU fund) and MEDAZUR (Conseil Général Alpes Maritimes (France)).

REFERENCES

- Acuna, J. L., Lopez-Urrutia, A. and Colin, S. (2011) Faking giants: the evolution of high prey clearance rates in jellyfishes. *Science*, **333**, 1627–1629.

- Avian, M. and Rottini-Sandrini, L. (1991) Oocyte development in 4 species of *Scyphomedusa* in the northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, **216**, 189–195.
- Berline, L., Zakardjian, B., Molcard, A. *et al.* (2013) Modeling jellyfish *Pelagia noctiluca* transport and stranding in the Ligurian Sea. *Mar. Pollut. Bull.*, **70**, 90–99.
- Bernard, P., Berline, L. and Gorsky, G. (2011) Long term (1981–2008) monitoring of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) on the French Mediterranean Coasts. *J. Oceanogr. Res. Data*, **4**, 1–10.
- Brotz, L., Cheung, W. W., Kleisner, K. *et al.* (2012) Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, **690**, 3–20.
- Buecher, E., Goy, J., Planque, B. *et al.* (1997) Long-term fluctuations of *Liriope tetraphylla* in Villefranche bay between 1966 and 1993 compared to *Pelagia noctiluca* populations. *Oceanol. Acta*, **20**, 145–157.
- Condon, R. H., Duarte, C. M., Pitt, K. A. *et al.* (2013) Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **110**, 1000–1005.
- Condon, R. H., Graham, W. M., Duarte, C. M. *et al.* (2012) Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *Bioscience*, **62**, 160–169.
- Condon, R. H., Steinberg, D. K. and Bronk, D. A. (2010) Production of dissolved organic matter and inorganic nutrients by gelatinous zooplankton in the York River estuary, Chesapeake Bay. *J. Plankton Res.*, **32**, 153–170.
- Condon, R. H., Steinberg, D. K., Del Giorgio, P. A. *et al.* (2011) Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **108**, 10225–10230.
- Costello, J. (1998) Physiological response of the hydromedusa *Cladonema californicum* Hyman (Anthomedusa: Cladonemidae) to starvation and renewed feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **225**, 13–28.
- Deibel, D. (1985) Blooms of the pelagic tunicate, *Doliolotta gegenbauri*: are they associated with Gulf Stream frontal eddies? *J. Mar. Res.*, **43**, 211–236.
- Doyle, T. K., De Haas, H., Cotton, D. *et al.* (2008) Widespread occurrence of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in Irish coastal and shelf waters. *J. Plankton Res.*, **30**, 963–968.
- Ferraris, M., Berline, L., Lombard, F. *et al.* (2012) Distribution of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *J. Plankton Res.*, **34**, 874–885.
- Frandsen, K. T. and Riisgard, H. U. (1997) Size dependent respiration and growth of jellyfish, *Aurelia aurita*. *Sarsia*, **82**, 307–312.
- Franqueville, C. (1971) Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Tethys*, **3**, 11–56.
- García-Comas, C., Stemann, L., Ibanez, F. *et al.* (2011) Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *J. Mar. Syst.*, **87**, 216–226.
- Gibbons, M. J. and Richardson, A. J. (2013) Beyond the jellyfish joyride and global oscillations: advancing jellyfish research. *J. Plankton Res.*, **35**, 929–938.
- Glazier, D. S. (2006) The 3/4-power law is not universal: evolution of isometric, ontogenetic metabolic scaling in pelagic animals. *Bioscience*, **56**, 325–332.
- Gordoa, A., Acuna, J. L., Farrés, R. *et al.* (2013) Burst feeding of *Pelagia noctiluca* ephyrae on Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) eggs. *PLoS ONE*, **8**, e74721.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M. *et al.* (2010) Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J. Plankton Res.*, **32**, 285–303.
- Goy, J., Morand, P. and Etienne, M. (1989) Long term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean sea—prediction by climatic variables. *Deep Sea Res. A*, **36**, 269–279.
- Graham, W. M., Pages, F. and Hamner, W. M. (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 199–212.
- Hamner, W. M. and Jenssen, R. M. (1974) Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *Am. Zoologist*, **14**, 833–849.
- Hansson, L. and Norrman, B. (1995) Release of dissolved organic carbon (DOC) by the Scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and its potential influence on the production of planktic bacteria. *Mar. Biol.*, **121**, 527–532.
- Hays, G. C., Bastian, T., Doyle, T. K. *et al.* (2012) High activity and Lévy searches: jellyfish can search the water column like fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **279**, 465–473.
- Holmes, R. M., Aminot, A., Kérouel, R. *et al.* (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Can. J. Fisheries Aquat. Sci.*, **56**, 1801–1808.
- Kogovšek, T., Bogunović, B. and Malej, A. (2010) Recurrence of bloom-forming scyphomedusae: wavelet analysis of a 200-year time series. *Hydrobiologia*, **645**, 81–96.
- Kremer, P. (1982) Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mcradyi*. *Mar. Biol.*, **71**, 149–156.
- Larson, R. (1986) Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **99**, 107–120.
- Lilley, M. K. S., Ferraris, M., Elineau, A. *et al.* (in press) Culture and growth of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, doi: 10.3354/meps10854.
- Lilley, M. K. S., Thibault-Botha, D. and Lombard, F. (2014) Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *J. Plankton Res.*, **36**, 831–837.
- Madin, L. and Deibel, D. (1998) Feeding and energetics of Thaliacea. In: Bone, Q. (ed), *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press, Oxford, pp. 81–103.
- Malej, A. (1989a) Behaviour and trophic ecology of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **126**, 259–270.
- Malej, A. (1989b) *Respiration and Excretion Rates of Pelagia Noctiluca (Semaestomeae, Scyphozoa) Proceedings of the 21st EMBS*. Polish Academy of Sciences, Institute of Oceanology, Gdansk. pp. 107–113.
- Malej, A. and Malej, M. (1992) Population dynamics of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775). In: Colombo, G. A. (ed), *Proceedings of the 25th EMBS, Marine Eutrophication and Population Dynamics*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 215–219.
- Mayzaud, P. (1976) Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species. *Mar. Biol.*, **37**, 47–58.
- Mayzaud, P., Boutoute, M., Gasparini, S. *et al.* (2005) Respiration in Marine Zooplankton: The Other Side of the Coin: CO₂ Production. *Limnol. Oceanogr.*, **50**, 291–298.
- Mayzaud, P. and Conover, R. (1988) O: N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **45**, 289–302.

- Mazzocchi, M. G. and Paffenhöfer, G.-A. (1998) First observations on the biology of *Clausocalanus furcatus* (Copepoda, Calanoida). *J. Plankton Res.*, **20**, 331–342.
- Moliner, J. C., Ibanez, E., Souissi, S. *et al.* (2008) Climate control on the long-term anomalous changes of zooplankton communities in the Northwestern Mediterranean. *Global Change Biol.*, **14**, 11–26.
- Möller, L. F. and Riisgård, H. U. (2007) Feeding, bioenergetics and growth in the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae, *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **346**, 167–177.
- Moloney, C. L. and Field, J. G. (1989) General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1290–1299.
- Morand, P., Carre, C. and Biggs, D. C. (1987) Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphomedusae, Semaestomae). *J. Plankton Res.*, **9**, 651–665.
- Morand, P., Goy, J. and Dallot, S. (1992) Recrutement et fluctuations à long-terme de *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa). *Ann. Inst. Oceanogr.*, **68**, 151–158.
- Niewiadomska, K., Claustre, H., Prieur, L. *et al.* (2008) Submesoscale physical-biogeochemical coupling across the Ligurian current (north-western Mediterranean) using a bio-optical glider. *Limnol. Oceanogr.*, **53**, 2210–2225.
- Pitt, K., Welsh, D. and Condon, R. (2009) Influence of jellyfish blooms on carbon, nitrogen and phosphorus cycling and plankton production. *Hydrobiologia*, **616**, 133–149.
- Purcell, J. E. (1982) Feeding and growth of the siphonophore *Muggiaea atlantica* (Cunningham 1893). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **62**, 39–54.
- Rosa, S., Pansera, M., Granata, A. *et al.* (2013) Interannual variability, growth, reproduction and feeding of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria: Scyphozoa) in the Straits of Messina (Central Mediterranean Sea): Linkages with temperature and diet. *J. Mar. Syst.*, **111–112**, 97–107.
- Rottini-Sandrini, L. (1982) Effect of water temperature on the motility of *Pelagia noctiluca* (Forsk.). *Experientia*, **38**, 453–454.
- Rottini-Sandrini, L. and Avian, M. (1983) Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Mar. Biol.*, **74**, 169–174.
- Rottini-Sandrini, L., Avian, M., Axiak, V. *et al.* (1983) The breeding period of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa, Semaestomae) in the Adriatic and central Mediterranean Sea. *Nova Thalassia*, **6**, 65–75.
- Sabatés, A., Pagès, E., Aienza, D. *et al.* (2010) Planktonic cnidarian distribution and feeding of *Pelagia noctiluca* in the NW Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, **645**, 153–165.
- Siokou-Frangou, I., Christou, E., Frangopoulou, N. *et al.* (1997) Mesozooplankton distribution from Sicily to Cyprus (Eastern Mediterranean): II. Copepod assemblages. *Oceanol. Acta*, **20**, 537–548.
- Tengberg, A., Hovdenes, J., Andersson, H. *et al.* (2006) Evaluation of a lifetime-based optode to measure oxygen in aquatic systems. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **4**, 7–17.
- Tilves, U., Purcell, J. E., Marambio, M. *et al.* (2013) Predation by the scyphozoan *Pelagia noctiluca* on *Mnemiopsis leidyi* ctenophores in the NW Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.*, **35**, 218–224.
- UNEP (1984) Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean. In: Programme, U. N. E. (ed). Athens, pp. 221.
- UNEP (1991) Jellyfish blooms in the Mediterranean. In: UNEP (ed), *Proceedings of the II Workshop on Jellyfish in the Mediterranean Sea*. Trieste, pp. 320.
- You, K., Ma, C., Gao, H. *et al.* (2007) Research on the jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) and associated aquaculture techniques in China: current status. *Aquacult. Int.*, **15**, 479–488.
- Zavodnik, D. (1987) Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). *Mar. Biol.*, **94**, 265–269.

Ecophysiologie du zooplancton: de l'étude des processus à petite échelle jusqu'aux implications à grande échelle

Fabien Lombard
HDR, 2016

RESUME

Le plancton est à la base de la chaîne trophique pélagique océaniques et est également un des acteurs principaux des flux de matière. Le plancton comporte une grande diversité taxonomique, trophique, écophysiologique et de préférences environnementales. Le plancton subit donc directement des changements environnementaux et y répondent rapidement. Ces particularités font donc du plancton une très bonne sentinelle pour traquer les changements de l'environnement et comprendre leurs effets sur les modifications de l'écosystème.

Mes travaux de recherche se sont focalisés sur (1) l'étude des réponses physiologiques de différents types de zooplancton en fonction de leur environnement ou sur (2) l'effet de l'environnement sur les changements spatiaux et temporels du zooplancton, que ce soit à l'échelle spécifique ou à celle des communautés.

Mes projets de recherche intègrent mes connaissances sur le plancton en général et leur écophysiologie, mais s'orientent vers l'étude du plancton de manière plus générale à travers différentes méthodes d'analyses d'imagerie quantitative, en cherchant de nouvelles méthodes d'exploitation permettant potentiellement d'en exploiter les résultats de manière plus holistique et de les lier à des informations taxonomique, trophique, génomique et écophysiologique pour étudier le plancton d'une manière moins descriptive, mais plus tournée vers l'écologie trophique, fonctionnelle et biogéochimique.

ABSTRACT

Plankton is at the basis of the oceanic pelagic trophic chain and is also one of the main actors of the matter fluxes. Plankton include a large diversity of taxonomy, trophism, ecophysiological and environmental preferences. Plankton is directly affected by environmental changes and responds quickly to it. These peculiarities therefore make plankton a very good sentinel to track environmental changes and to understand their effects on ecosystem changes.

My research has focused on (1) the study of the physiological responses of different zooplankton types to their environment or (2) the effect of the environment on the spatial and temporal changes of zooplankton, either at the specific or at the community level.

My research projects integrate my knowledge on plankton in general and their ecophysiology, but is oriented towards the study of plankton in a more general way through different methods of quantitative imagery analysis, in a quest for new exploitation methods, potentially analysing the results in a more holistic way and linking them to taxonomic, trophic, genomic and ecophysiological informations to study plankton in a less descriptive but more orientated to trophic, functional and biogeochemical ecology.