



HAL
open science

Influence du couplage physique-biologie sur la dynamique des écosystèmes pélagiques et la distribution du plancton marin

Sakina-Dorothee Ayata

► **To cite this version:**

Sakina-Dorothee Ayata. Influence du couplage physique-biologie sur la dynamique des écosystèmes pélagiques et la distribution du plancton marin. Biodiversité et Ecologie. Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), 2017. tel-04022865

HAL Id: tel-04022865

<https://hal.science/tel-04022865>

Submitted on 10 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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE
Habilitation à Diriger des Recherches
Faculté Terre, Environnement, Biodiversité - UFR 918

Présentée par

Sakina-Dorothee Ayata

Maître de conférences de l'Université Pierre et Marie Curie
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur mer (LOV - UMR 7093)

Titre du Mémoire :

**Influence du couplage physique-biologie
sur la dynamique des écosystèmes pélagiques
et la distribution du plancton marin**

Soutenue le 30 Juin 2017, à Villefranche-sur-mer. Devant le jury composé de :

Mr Louis LEGENDRE, LOV	Président
Mr Laurent BOPP, LSCE	Rapporteur
Mme Urania CHRISTAKI, LOG	Rapporteur
Mme Véronique GARÇON, LEGOS	Rapporteur
Mme Nathalie NIQUIL, BOREA	Examinatrice
Mr Téléphore SIME-NGANDO, LMGE	Examinateur

Résumé

La rédaction de son mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR) est l'occasion de prendre le temps de réfléchir à ce que nous avons fait, ce que nous faisons, et ce que nous souhaitons faire. C'est aussi l'occasion de réfléchir à notre vision de la "direction de recherches". Dans ce mémoire, je commencerai donc par présenter mon *Curriculum Vitae* détaillé, retraçant mon parcours depuis mes années à l'ENS-Ulm, ma thèse à la Station Biologique de Roscoff, mon post-doctorat au LOCEAN à Paris, et maintenant mes travaux en tant que maître de conférences à l'UPMC, rattachée au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (LOV).

Dans un second chapitre dédié au couplage physique-biologie en écologie planctonique, je présenterai une introduction générale de cette thématique suivie de mes travaux de recherche passés. Ceux-ci incluent mes travaux sur la dispersion larvaire et la connectivité, la modélisation de la production primaire océanique, et l'étude de la biogéographie du zooplancton marin.

Je présenterai ensuite mon projet de recherche pour les années à venir. J'ai intitulé ce projet *Pour une approche fonctionnelle du plancton marin*. J'y proposerai des pistes de recherches pour l'étude de la diversité et de la biogéographie dans un monde changeant, sur l'utilisation des données de séquençage haut débit en écologie planctonique et en particulier pour l'approche fonctionnelle du plancton, sur l'amélioration de la représentation de la diversité planctonique dans les modèles biogéochimiques océaniques, et enfin pour l'étude de la dynamique du plancton arctique.

Pour finir, je conclurai ce mémoire d'HDR en présentant ma vision de l'encadrement, du pilotage de projets et de la recherche en général.

*Homme libre, toujours tu chériras la mer!
La mer est ton miroir; tu contemples ton âme
Dans le déroulement infini de sa lame*

Charles Baudelaire, *L'homme et la mer.*

Préambule

Le hasard fait bien les choses... ou comment je suis devenue océanographe

Contrairement à beaucoup de mes collègues océanographes, et je me dois de le dire ici, enfant, je n'ai jamais rêvé d'étudier la mer. Non, à sept ans je rêvais de devenir égyptologue. Ou volcanologue, à la limite.

Puis vers l'âge de dix ans, enthousiasmée par les chercheurs en blouse blanche du Téléthon puis par la lecture compulsive d'un numéro hors série de Sciences et Vie Junior dédié à la génétique des populations humaines^a, je me suis rêvée chercheuse en biologie. Au lycée, après avoir lu dans le magazine Phosphore une fiche sur l'Ecole Normale Supérieure (ENS), je me suis alors dirigée vers une classe prépa pour tenter le concours des ENS et devenir «chercheur(e) et enseignant(e) à haut niveau».

La discipline n'était alors pas claire... A l'époque, j'étais intéressée par les sciences en général : les maths, la physique, la chimie, la biologie, et les sciences de la terre. J'ai donc choisi une filière me permettant de continuer toutes ces matières à la fois. Une bonne décision puisqu'il s'est avéré plus tard que c'est grâce aux maths que j'ai réussi à intégrer l'ENS de la rue d'Ulm à Paris! Je me suis alors passionnée pour l'écologie et j'ai découvert, presque par hasard je l'avoue, l'océanographie à travers un cours hébergé à l'Institut Océanographique de Paris - Fondation Albert 1^{er}, prolongé par des cours à la Station Biologique de Roscoff puis à l'Observatoire Océanographique de Villefranche sur mer. L'océanographie m'a alors séduite par son interdisciplinarité. Et océanographe, ça valait bien volcanologue sur l'échelle des métiers de rêve. Je souhaitais néanmoins prendre le temps pour me former à une autre discipline scientifique avant de continuer en océanographie biologique. Après un an de licence d'informatique, et toujours intéressée par les maths et les outils numériques en général, j'ai cherché à réaliser des stages à l'interface de l'océanographie, de l'écologie marine, et de la modélisation. L'un a conduit à ma thèse. Le second à mon post-doc. Et, nous le verrons, le troisième m'inspirera peut-être pour la suite...

Mes travaux de recherche portent ainsi sur l'impact des interactions physique-biologie en écologie marine, et en particulier sur l'impact du forçage physique sur les organismes planctoniques. Je me suis intéressée à des objets d'étude variés : la dispersion larvaire, la production primaire, et la biogéographie. Néanmoins, tous ces travaux ont un point commun : l'utilisation d'outils numériques pour répondre à des questions d'écologie. Ainsi, l'utilisation d'approches numériques, qu'il s'agisse de modélisation ou d'analyses statistiques, peut être perçue comme un fil conducteur de mes recherches. Mais je crois qu'elle reflète avant tout mon attrait pour les

^aSciences et Vie Junior, Hors Série N° 18 : Hérité, le pouvoir des gènes. 01/10/1994.

mathématiques, les chiffres et l'abstraction. Ces outils ont également l'avantage de nous permettre d'avancer petit à petit vers plus de complexité, de nous forcer à conceptualiser et à prendre du recul sur notre objet d'étude et parfois à réfléchir en dehors des cadres prédéfinis. Néanmoins (et mes quelques escapades du côté des informaticiens modélisateurs m'ont confortée dans cette direction), ces approches nécessitent une très bonne connaissance des processus écologiques et biogéochimiques que l'on cherche à représenter/étudier.

C'est aussi pourquoi, lorsque ceci a été possible, je me suis attelée à mieux comprendre mes objets d'étude à travers l'observation *in situ* et les outils plus «classiques» de la biologie marine. J'ai ainsi organisé et participé à des campagnes en mer pour échantillonner des organismes planctoniques, puis je les ai comptés et identifiés au microscope, et j'ai aussi extrait leur ADN pour le séquencer (même si ceci a été moins couronné de succès, probablement en raison des primers utilisés), tout ça pour mieux comprendre les facteurs environnementaux responsables de la distribution du méroplancton et de la biogéographie des espèces marines. Je suis donc bien une «modélisatrice», mais je me qualifie avant tout comme une «biologiste» (car oui, j'ai déjà fait des PCR) et surtout une «écologue», puisque ce sont des questionnements écologiques qui motivent mes recherches. Et peut-être même, une «océanographe».

Mon objet d'étude est donc le plancton marin. Avant tout car je le trouve fascinant. Personne ne peut discuter le sens esthétique qui émane des formes des organismes planctoniques. Une kyrielle d'êtres transparents, flottant, ne ressemblant en rien à ce que nous côtoyons sur la terre ferme. Le plancton stimule notre imaginaire. Petite chose perdue dans l'immensité des océans, voguant au grès des courants. Je trouve le plancton poétique et l'océan représente pour moi un espace des possibles, une porte ouverte sur le rêve et l'imagination. Une source inépuisable de curiosité et de questionnements, pour nous, chercheurs.

Structure du mémoire

La rédaction de son mémoire d'HDR est l'occasion de prendre le temps de réfléchir à ce que nous avons fait, ce que nous faisons, et ce que nous souhaitons faire. C'est aussi l'occasion de réfléchir à notre vision de la «direction de recherches». Dans ce mémoire, je commencerai donc par présenter mon *Curriculum Vitae* détaillé (chapitre 1). Puis, dans une partie dédiée au couplage physique-biologie en écologie planctonique (chapitre 2), je présenterai une introduction générale (section 2.1) suivie de mes travaux de recherche passés. Ceux-ci incluent mes travaux sur la dispersion larvaire et la connectivité (section 2.2), la modélisation de la production primaire océanique (section 2.3) et l'étude de la biogéographie du zooplancton marin (section 2.4). Je présenterai ensuite mon projet de recherche pour les années à venir (chapitre 3). J'ai intitulé ce projet *Pour une approche fonctionnelle du plancton marin*. Il sera alors question de diversité et de biogéographie dans un monde changeant (section 3.1), de l'utilisation des données de séquençage haut-débit en écologie planctonique et en particulier pour l'approche fonctionnelle (section 3.2), de l'amélioration de la représentation de la diversité planctonique dans les modèles biogéochimiques océaniques (section 3.3) et enfin de la dynamique du plancton arctique (section 3.4). Pour finir, je conclurai ce mémoire en présentant ma vision de l'encadrement, du pilotage de projets et de la recherche en général (chapitre 4).

Table des matières

Préambule	i
Table des matières	iii
Table des figures	iv
1 <i>Curriculum Vitae</i> détaillé	1
1.1 Formation initiale	1
1.2 Parcours de recherche	2
1.3 Participation à des programmes de recherche	3
1.4 Campagnes océanographiques	4
1.5 Encadrement d'étudiants	5
1.6 Enseignement	6
1.7 Responsabilités ou activités collectives	7
1.8 Liste des publications	8
2 Couplage physique-biologie en écologie planctonique	13
2.1 Introduction générale	13
2.2 Connectivité et dispersion larvaire	25
2.3 Production primaire et fonctionnement des écosystèmes pélagiques	37
2.4 Biodiversité et biogéographie du plancton marin	46
2.5 Conclusion des travaux antérieurs	57
3 Perspectives de recherche	59
3.1 Diversité et biogéographie du plancton marin	59
3.2 Utilisation des données de séquençage en écologie planctonique	68
3.3 Comment améliorer la représentation du plancton dans les modèles ?	76
3.4 Dynamique du plancton arctique	81
3.5 Conclusions	85
4 Conclusion générale	87
4.1 Apprendre à diriger des recherches	87
4.2 Ma vision de la direction de recherche	88
4.3 Pour conclure	90
Remerciements	91
Bibliographie	93

Table des figures

2.1	Diversité des organismes planctoniques	14
2.2	Échelle de tailles des organismes phytoplanctoniques	15
2.3	Rôle du plancton marin dans la pompe à carbone biologique	16
2.4	Traits fonctionnels du plancton	17
2.5	Advection et diffusion	19
2.6	Hydrodynamisme et barrières à la dispersion	21
2.7	Provinces pélagiques de l’océan global	22
2.8	Cycle de vie benthopélagique	25
2.9	Transport et dispersion larvaire	26
2.10	Equations de la dispersion larvaire	27
2.11	Distribution du méroplancton dans le Nord du Golfe de Gascogne	30
2.12	Simulation eulérienne de la dispersion larvaire entre récifs d’Hermelles	32
2.13	Simulation lagrangienne de la dispersion larvaire	33
2.14	Conséquences d’une diminution de la durée de vie larvaire	35
2.15	Représentation du plancton dans les premiers modèles biogéochimiques	38
2.16	Représentation schématique de la physiologie du phytoplancton	40
2.17	Variabilité régionale et saisonnière du rapport C/N dans les océans	42
2.18	Cycles saisonniers modélisés par des modèles de complexité croissante	43
2.19	Conséquences de la prise en compte d’un rapport C/N variable	44
2.20	Prise en compte du spectre lumineux dans les modèles de croissance	45
2.21	Importance des copépodes dans les flux biogéochimiques océaniques	47
2.22	Exemple de traits fonctionnels pour les copépodes	49
2.23	Groupes fonctionnels de copépodes identifiés en Mer Méditerranée	50
2.24	Biogéographie du temps de génération et des stratégies de diapause	51
2.25	Biogéographie des groupes fonctionnels de copépodes en Méditerranée	52
2.26	Impact du changement climatique sur la distribution de richesse spécifique	55
2.27	Impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle	56
3.1	Biodiversités et fonctionnement des écosystèmes	60
3.2	Indices de diversité fonctionnelle	62
3.3	Diversité fonctionnelle et phylogénétique des copépodes en Méditerranée	64
3.4	Reconnaissance automatique du plancton	67
3.5	Techniques de séquençage haut débit	69
3.6	Echantillonnage réalisé lors de l’expédition Tara Oceans	70
3.7	Composantes connues et inconnues de la biodiversité du plancton eucaryote	71
3.8	Types fonctionnels planctoniques (PFT)	76
3.9	Schéma général du réseau trophique arctique	82
3.10	Dynamique du bloom phytoplanctonique en Arctique	82
3.11	Flux de carbone et copépodes arctiques	83

Il y a, en nous, un temps intérieur qui s'écoule sans fin.

Jean Claude Ameisen, *Les battements du temps.*

Chapitre 1

Curriculum Vitae détaillé

Sakina-Dorothee AYATA

Maître de conférences en Océanographie biologique à l'UPMC

Née le 16 juillet 1983, à Rennes

Nationalité française

Un enfant (mai 2016)

Adresse professionnelle :

Université Pierre & Marie Curie (UPMC), Sorbonne Universités

Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (LOV, UMR 7093)

Observatoire Océanologique de Villefranche (OOV)

181 chemin du Lazaret

06230 Villefranche-sur-Mer

France

Contacts :

+33 4 93 76 38 63

sakina.ayata@normalesup.org

1.1 Formation initiale

- 2006-2010 : **Doctorat en Océanographie Biologique avec monitorat**, [Université Pierre & Marie Curie \(UPMC\)](#). Mention Très Honorable (thèse soutenue le 8 janvier 2010).
- 2002-2006 : Magistère de Biologie Cellulaire et Physiologie, [ENS Ulm](#), Paris.
- 2006 : Master Recherche Approches Interdisciplinaires du Vivant, mention Modèles et Systèmes en Biologie, [Université Paris7-Diderot](#). Mention Très Bien [17/20].
- 2005 : Licence d'Informatique, [Université Paris 7-Diderot](#). Mention AB [12,6/20]. Première année de Magistère de Mathématiques Fondamentales et Appliquées et Informatique (MMFAI), [ENS-Ulm](#). *Éléments de Probabilité - Langages Formels - Algorithmique - Compilation - Systèmes digitaux.*
- 2004 : Maîtrise de Biologie, [UPMC-Paris 6](#). Mention Bien [14/20]. *Biodiversité Pélagique - Océanographie Biologique - Statistiques - Évolution - Environnement - Biologie Générale - Biologie Cellulaire.*

- 2003 : Licence de Biologie, [UPMC-Paris 6](#). Mention AB [12,25/20]. *Biochimie - Génétique - Écologie et Évolution - Physiologie Animale - Statistiques, Mathématiques et Informatique - Sciences Cognitives*.
- 2002 : **Entrée à l'école Normale Supérieure** (rang d'admission à l'ENS Ulm : 18/22) et admission à l'ENS Lyon, l'ENS Cachan, et l'INA-PG (rangs respectifs : 7/24, 8/30 et 20/350).
- 2000-2002 : Classe préparatoire BCPST (Biologie-Chimie-Physique-Sciences de la Terre), Lycée Chateaubriand, Rennes (Ille et Vilaine).
- 2000 : Baccalauréat Scientifique, spécialité Mathématiques, Lycée de Perseigne, Mamers (Sarthe). Mention Très Bien [18,08/20].

1.2 Parcours de recherche

- 2012-Présent : Maître de conférences à l'[UPMC](#). Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer, LOV - UMR 7093, Villefranche-sur-Mer. Couplage physique-biologie, Modélisation, Analyses numériques, Biogéographie, Plankton, Changement climatique, Méditerranée, Ecologie fonctionnelle, Diversité.
- 2010-2012 : Post-doctorat, Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentation et Approches Numériques - LOCEAN/IPSL - UMR 7159, Paris. Financements [INRIA](#) et [CNRS](#). Dir. : M. Lévy, O. Bernard. Formulation de la photosynthèse dans les modèles biogéochimiques océaniques.
- 2006-2010 : Doctorat, Laboratoire Adaptation et Diversité en Milieu Marin, AD2M - UMR 7144, [Station Biologique de Roscoff](#). Dir. : É. Thiébaud, D. Davoult. Importance relative des facteurs hydroclimatiques et des traits d'histoire de vie sur la dispersion larvaire et la connectivité.
- 2006 : Troisième stage de Master 2, Laboratoire de Biologie Moléculaire des Plantes, [CNRS - ENS Ulm](#), Paris. Dir. : C. Bowler, A. Monsant. Étude des protéines impliquées dans le transport membranaire chez les diatomées (3 mois).
- 2006 : Deuxième stage de Master 2, Laboratoire de Biologie des Organismes Marins et Environnement - BOME, [MNHN](#), Paris. Dir. : C. Ellien, É. Thiébaud. Dispersion larvaire et recrutement du polychète récifal *Sabellaria alveolata* en Baie du Mont-Saint-Michel (3 mois).
- 2005 : Premier stage de Master 2, Laboratoire de Contrôle et Modélisation des Systèmes Biologiques, [INRIA Sophia-Antipolis](#), Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer. Dir. : O. Bernard, A. Sciandra. Analyse du modèle de croissance phytoplanctonique de Pahlow (3 mois).
- 2005 : Stage de Licence d'Informatique, Laboratoire de Programmation Contrainte, [INRIA Rocquencourt](#). Dir. : F. Fages. Introduction de l'espace dans la machine biochimique abstraite BIOCHAM (2 mois).
- 2003 : Stage de Maîtrise, Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, LBPA - UMR 5533 [Université Joseph Fourier, Grenoble](#). Dir. : I. Till-Bottraud, F. Nicolé. Démographie d'une plante alpine menacée, l'Astragale queue de renard (2 mois).

1.3 Participation à des programmes de recherche nationaux et internationaux

1.3.1 Comme responsable

- 2017-2018 : PI du Projet **ModelOmics**, financé par Sorbonne Universités dans le cadre de l'appel d'offre Emergence (Budget total : 49 k€). Responsable : **SD Ayata**.
- 2016-2017 : Co-PI du Projet **PlankBioS**, financé par le consortium européen EuroMarine pour organiser un groupe de travail sur la biogéographie actuelle et future du plancton et son lien avec la structure des communautés, le fonctionnement des écosystèmes marins et les services écosystémiques (Budget 2017 : 7,5 k€). Co-Responsables : **SD Ayata**, A Cornils (AWI, Allemagne).
- 2016-2017 : **CRCT - Congé pour Recherches et Conversions Thématiques**, attribué pour un semestre par la section 67 du CNU.
- 2016-2017 : PI du Projet **FunOmics**, financé par les programmes LEFE et EC2CO de l'INSU (Budget total : 19,1 k€). Responsable : **SD Ayata**.
- 2015-2016 : PI du Projet **PlankDiv**, financé par le consortium européen EuroMarine pour organiser un *foresight workshop* sur l'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle et phylogénétique du plancton (Budget 2016 : 7,5 k€). <http://plankdiv.obs-vlfr.fr/> Responsable : **SD Ayata**.
- 2013-2016 : PI du Projet **PlankMed**, financé par le WP5 du chantier MIS-TRALS/MerMeX (Budget 2014-2016 : 10 k€/an). Responsable : **SD Ayata**.

1.3.2 Comme participante

- 2012-2015 : Participation au programme européen **FP7-PERSEUS** au sein du Workpackage de Régionalisation de la Méditerranée. Responsable du WP : P Koubbi.
- 2011-2013 : Participation au programme **Toward AN eddying Global Green Ocean TANGGO** financé par le programme LEFE de l'INSU. Responsable : M Lévy.
- 2010-2012 : Participation à l'**Action de Recherche Collaborative ARC Nautilus** de l'Institut National de Recherche en Informatique et en Automatisation (INRIA). Collaboration entre l'INRIA, le LOV, et le LOCEAN. Responsable : O Bernard.
- 2007-2008 : Participation au projet **Influence de la dispersion sur la distribution de la biodiversité dans la zone de transition biogéographique Manche-Atlantique** du programme EC2CO-PNEC de l'INSU. Responsable : É Thiébaud.
- 2006-2007 : Participation au **Chantier Baie du Mont-Saint-Michel** du *Programme National Environnement Côtier* (PNEC). Responsable : C Le Mao.

1.3.3 Animation de la recherche

- Membre nommé à la CSS 3 de l'IRD (Commission Scientifique Sectorielle *Sciences des Systèmes écologiques*), chargée du recrutement et des avancements (2016-2020).
- Co-Organisation du workshop international *PlankBioS* (Donastia-San Sebastian, Espagne, Juin 2017) financé par EuroMarine.
- Organisation du workshop international *PlankDiv* (Villefranche-sur-Mer, Mars 2016) financé par EuroMarine (36 chercheurs internationaux, dont 8 jeunes chercheurs bénéficiaires d'une bourse de mobilité).
- Co-organisation du workshop "Modélisation climatique régionale intégrée" pour les *Ateliers de Modélisation de l'Atmosphère 2015* (Toulouse, Janv 2015).
- Co-organisation la session "Impact of climate change on marine ecosystems" pour la conférence internationale *IMBER Ocean Science Conference* (Bergen, Norvège, Juin 2014).
- Rapporteur pour l'évaluation de projets scientifiques nationaux et internationaux : Agence Nationale de la Recherche (projet bilatéral), Commission Nationale de la Flotte Côtière, Agence Nationale de la recherche chilienne (Fondecyt program), Agence Nationale de la recherche des États Unis d'Amérique (National Science Foundation, NSF proposal), Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR Working Group).
- Rapporteur pour des journaux de rang A : Biogeosciences, Continental Shelf Research, Diversity & Distributions, Geophysical Research Letters, Global Biogeochemical Cycles, Global Change Biology, ICES Journal of Marine Science, Journal of Biogeography, Journal of Geophysical Research-Biogeosciences, Journal of Plankton Research, Journal of Theoretical Biology, Marine Ecology Progress Series, Marine Environmental Research, Plos-One, Progress in Oceanography, Restoration Ecology.

1.4 Campagnes océanographiques

- En tant que chef de mission :
 - 2008 : Campagnes océanographiques LARVASUD, à bord du *NO Côtes de la Manche* (INSU), Nord du Golfe de Gascogne. Avril-Juin 2008 (3 legs de 10 jours). Échantillonnage de zooplancton et mesures hydrologiques en Mer d'Iroise et dans le Golfe de Gascogne. <http://dx.doi.org/10.17600/8480050>
- En tant que participante :
 - 2013 : Campagnes océanographiques DOWEX, à bord du *NO Thétys* (INSU), chef de mission : V. Taillandier (OOV). Septembre 2013 (une semaine). Biogéochimie en Méditerranée Nord-Occidentale.
 - 2007 : Campagnes océanographiques DEVIL, à bord du *NO Côtes de la Manche* (INSU), chef de mission : P. Lazure (Ifremer). Mars 2007 (2 legs d'une semaine). Échantillonnage de zooplancton en Baie de Vilaine.
 - 2006 : Campagne océanographique PECTOW06, à bord du *NO Côtes de la Manche* (INSU), chef de mission : É. Thiébaud. Mars 2006 (une semaine). Échantillonnage et tri d'invertébrés benthiques en Baie de Seine.

1.5 Encadrement d'étudiants

1.5.1 Thèse

- 2013-2016 : **Co-encadrement de la thèse** de Fabio Benedetti (Co-encadrante : Cécile Guieu), [UPMC, ED 129 Science de l'Environnement d'Ile de France](#), Bourse KIC-Climat. Impacts du changement climatique sur la diversité fonctionnelle du zooplancton, le cas des copépodes planctoniques de Mer Méditerranée. **Thèse soutenue le 2 Décembre 2016.**

1.5.2 Stages

- 2017 : Co-encadrement d'Emile Faure, [Master 2 IMaLiS, ENS-UPMC](#) (6 mois). Co-encadrante : Lucie Bittner. Des données -omics à la modélisation des processus biogéochimiques dans l'océan.
- 2016 : Co-encadrement de Philippe Le Noac'h, [Master 1 de Modélisation, Université de Rennes 1](#) (3 mois). Co-encadrant : Martin Laviale. Modélisation de l'impact du spectre lumineux sur la croissance des microalgues.
- 2016 : Co-encadrement d'Anne-Sophie Benoiston, [Master 2 de Bioinformatique, Université de Nantes](#) (6 mois). Co-encadrants : Lucie Bittner, Lionel Guidi. Etablissement de réseaux génomiques du plancton pour estimer la diversité fonctionnelle.
- 2015 : Co-encadrement d'Alex Dos Santos, [Master 2 d'Océanographie, UPMC](#) (6 mois). Co-encadrant : Léo Berline. Prise en compte du transport Lagrangien dans les modèles de distribution d'espèces.
- 2014 : Co-encadrement d'Adeline Williams, [Master 1 de Modélisation, Université de Rennes 1](#) (2 mois). Co-encadrant : Léo Berline. Régionalisation basée sur la connectivité planctonique en Méditerranée.
- 2014 : Encadrement de Morgane Maillard. [Licence 3 Biologie-Mathématiques, UPMC](#) (1,5 mois). Modélisation de la croissance du phytoplancton.
- 2014 : Co-encadrement de Valérie Le Guennec, [Master 1 d'Océanographie, UPMC](#) (2 mois). Co-encadrant : Ghjuvan Grimaud. Modélisation de l'influence de la température sur la croissance du phytoplancton dans l'océan.
- 2013 : Co-encadrement de Fabio Benedetti, [Master 2 d'Océanographie, UPMC](#) (6 mois). Co-encadrant : Stéphane Gasparini. Distribution et biogéographie du zooplancton en Méditerranée.
- 2010 : Encadrement de Thomas Cochard et Alexandre Margain, [Licence de Physique, UPMC](#) (2 semaines). Importance de la paramétrisation des modèles biogéochimiques océaniques.
- 2009 : Co-encadrement de Robin Stolba, [Master 2 d'Océanographie, UPMC](#) (6 mois). Co-encadrant : Éric Thiébaud Influence des facteurs hydrodynamiques à méso-échelle sur la dispersion.
- 2008 : Encadrement de Kevin Robert, [titulaire d'un Master 2 d'Océanographie, UPMC](#) (6 mois). Distribution du méroplancton et structures hydrodynamiques transitoires.
- 2007 : Encadrement de Débora Héroin, [première année de Diplôme de Technicien Supérieur de la Mer, InTechMer, Cherbourg](#) (1 mois). Distribution du zooplancton en Baie de Vilaine.

1.5.3 Evaluation et accompagnement de doctorants

- Participation au jury de thèse de :
 - Farahnaz Nissa Solomon, Université d'Algarve, Faro, Portugal, 2015, Connectivity patterns and early life history of the black-faced blenny *Tripterygion delaisi* (examinatrice)
- Participation aux comités de thèse de :
 - Carlos Martinez Von Dossow (2016-2019, ED 129, UPMC - INRIA Sophia Antipolis- Chili) : Développement d'un modèle de croissance de microalgues pour prédire des flux de CO₂ en environnement fluctuant.
 - Pierre Ramond (2015-2018, ED 227, Ifremer Brest) : Relations entre forçages environnementaux et structuration fonctionnelle des communautés de protistes marins.

1.5.4 Formations pour l'enseignement et l'encadrement doctoral

- Participation à l'atelier A-Enc2 "Accompagnement et management d'un projet doctoral", organisé par l'Institut de Formations Doctorales (IDF), UPMC, Paris. 2 jours, 2015-2016.
- Participation à la formation "Apprendre à Apprendre : favoriser la réussite des étudiants et diminuer l'échec", UPMC, Paris. 2 jours, 2014-2015.

1.6 Enseignement

1.6.1 Enseignement universitaire

- Depuis 2012 : **Maître de conférences à l'UPMC** (> 192h/an) :
 - **Mathématiques pour biologistes** et **Analyse et algèbre pour les sciences**, L1 Bio-maths, Station Biologique de Roscoff. *Nouveaux enseignements*
 - **Modélisation mathématique des systèmes biologiques**, L2 Bio-maths, Station Biologique de Roscoff. *Nouveaux enseignements*
 - **Atelier de recherche encadrée (ARE)**, L1 BGC sur le campus de Jussieu et L1 Bio-maths à la Station Biologique de Roscoff. *Nouveaux enseignements*
 - **Orientation et Insertion Professionnelle (OIP)**, L1 BGC sur le campus de Jussieu et L1 MIPI à distance.
 - **Analyses Multidimensionnelles Exploratoires en Environnement**, M2, Master SDUEE Océanographie et Environnements marins, Villefranche-sur-Mer.
 - **Océanographie et Modélisation des écosystèmes Marins**, M1 et M2, Master SDUEE Océanographie et Environnements marins, campus de Jussieu et Villefranche-sur-Mer. *Nouveaux enseignements*
- 2011 : **Vacations à l'UPMC** :
 - **Biostatistiques (21h)** (CM-TD) L2 Pro Vers les Métiers en Biologie - Santé - Environnement, campus de Jussieu.
 - **Modélisation des écosystèmes Marins (9h)** (TD) M2, Master SDUEE Océanographie et Environnements marins, Villefranche-sur-Mer.
- 2006-2009 : **Monitorat au sein de l'UFR 927 de l'UPMC**.

- **Écologie marine (36h)** : Dynamique des Populations d’Invertébrés Marins (TD, 3x12h), M2, Master SDUEE Océanographie et Environnements marins, Station Biologique de Roscoff. *Nouveaux enseignements*
- **Biologie (66h)** : Diversité du Vivant (TP - TD, 24h+30h+12h), LV102, L1 Sciences de la vie, campus de Jussieu.
- **Mathématiques (15h)** : Algèbre Linéaire (TD, 15h), LV204, L2 Sciences de la Vie, campus de Jussieu.
- **Informatique (84h)** : Initiation à la Programmation et Informatique (TD, 2x20h), ex-LV141, L1 Sciences de la Vie et L1 cursus mixte Sciences Politiques / Sciences de la Vie ; Initiation à la Programmation et à l’Abstraction en Biologie (TD, 2x22h), LV231, L2 Sciences de la Vie, campus de Jussieu.

1.6.2 Autres activités d’enseignement

- 2015-2017 : **Enseignement à l’ENSTA-Paris Tech** (3h/an) Connectivité et dispersion larvaire.
- Mars 2015 : **Enseignement au RSMAS - Université de Miami, USA** (12h) Analyses multivariées pour l’Océanographie (dans le cadre du programme international PUF entre l’UPMC et RSMAS).
- 2014-2016 : Mise en ligne d’un cours sur la **Connectivité et la dispersion larvaire (L2/L3)** sur la **plateforme de cours en ligne E-Marin’Lab** de Sorbonne Universités [[lien vers le cours en ligne](#)].

1.6.3 Vulgarisation scientifique

- 2017 : Conseil scientifique pour des TPE sur le modèle de Lotka-Volterra, étudiantes en classe de première scientifique, Paris.
- 2014 : Stand zooplancton et transport par les courants (scolaire et grand public), Fête de la Science, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer (2 jours).
- 2011-2012 : Conseil scientifique pour des TIPE sur la compétition entre espèces phytoplanctoniques, étudiantes en classe préparatoire BCPST à Rennes.
- 2009 : Accueil de deux collégiens. Atelier sur la dispersion et le plancton (1h).
- 2009 : Intervention sur les métiers de la science et la zonation de l’estran (1h), Collège Saint-Joseph, Morlaix.
- 2007 : Participation à l’animation grand public ”Caravane des Sciences” avec les ”Petits débrouillards”. Atelier d’écologie benthique (3h).

1.6.4 Publication grand public

- **Ayata SD** Transport du *bébé plancton* le long des côtes françaises. Blog de mathématiciens français *Un jour, une brève* pour l’initiative internationale **Mathématiques de la planète Terre 2013**. 30 Janvier 2013 [[lien vers l’article](#)].

1.7 Responsabilités ou activités collectives

- **Référente d’un doctorant-moniteur**, Simon Ramondenc, UFR 939, Villefranche-sur-Mer (2015-2017).

- **Responsable de la base de donnée bibliographique** de l'équipe PEPS du LOV - UMR 7093 (2013-2016).
- **Représentante du personnel contractuel** (ingénieurs, post-doctorants) au conseil de laboratoire du LOCEAN - UMR 7159 (2011-2012).
- **Co-Webmestre** du site dédié aux enseignants de l'UE *Diversité du Vivant*, UFR 927, UPMC (2007-2009).
- **Co-Webmestre** du site de l'équipe *Ecologie Benthique* puis de l'équipe *DIV&CO*, UMR 7144 (2006-2009).

1.8 Liste des publications

1.8.1 Article en révision

2. **Ayata SD***, Irisson JO*, Berline L, Dutay JC, Mayot N, Nieblas AE, D'Ortenzio F, Palmiéri J, Reygondeau G, Rossi V, Guieu C ([soumis le 13 Fév. 2017](#) à Progress in Oceanography) Regionalisation of the Mediterranean basin, a MERMEX synthesis. *co-premiers auteurs.
1. Benedetti F, Vogt M, Righetti D, Guilhaumon F, **Ayata SD** ([soumis le 23 Mars 2017](#) à Limnology & Oceanography) Do functional groups of copepods differ in their ecological niches?

1.8.2 Articles parus dans des journaux à comité de lecture

12. Chust G, Vogt M, Benedetti F, [...], **Ayata SD** (2017) Mare incognitum : A glimpse into the future plankton diversity and ecology research. *Frontiers in Marine Science* 4 : 68. [[lien](#)]
11. Benedetti F, Guilhaumon F, Adloff F, **Ayata SD** (2017) Investigating uncertainties in zooplankton composition shifts under climate change scenarios in the Mediterranean Sea. *Ecography*. DOI : 10.1111/ecog.02434 [IF₂₀₁₄ : 5,355]. [[lien](#)]
10. Reygondeau G, Guieu C, Irisson JO, Benedetti F, **Ayata SD**, Gasparini S, Koubbi P (2017) Biogeochemical regions of the Mediterranean Sea : an objective multidimensional and multivariate environmental approach. *Progress in Oceanography* 151 : 138-148. [IF₂₀₁₄ : 3,025]. [[lien](#)]
9. Benedetti F, Gasparini S, **Ayata SD** (2016) Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 38(1) : 159 - 166. [IF₂₀₁₄ : 2,407]. [[lien](#)]
8. Crise A et al. (2015) A MSFD complementary approach for the assessment of pressures, knowledge and data gaps in Southern European Seas : The PERSEUS experience. *Marine Pollution Bulletin* 95 : 28-39 [IF₂₀₁₄ : 2,991]. [[lien](#)]
7. **Ayata SD**, Lévy M, Aumont O, Resplandy L, Tagliabue A, Sciandra A, Bernard O (2014) Phytoplankton plasticity drives large variability in carbon fixation efficiency. *Geophysical Research Letters* 41 : 1-7. [IF₂₀₁₄ : 4,196]. [[lien](#)]
6. **Ayata SD**, Lévy M, Aumont O, Sciandra A, Sainte-Marie J, Tagliabue A, Bernard O (2013) Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models : should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas? *Journal of Marine Systems* 125 : 29-40 [IF₂₀₁₄ : 2,508]. [[lien](#)]
5. **Ayata SD**, Stolba R, Comtet T, Thiébaud E. (2011) Meroplankton distribution and its relationship to coastal mesoscale hydrological structure in the northern Bay of Biscay (NE Atlantic). *Journal of Plankton Research* 33(8) : 1193-1211 [IF₂₀₁₄ : 2,407]. [[lien](#)]

4. **Ayata SD**, Lazure P, Thiébaud E. (2010) How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study in the NE Atlantic. *Progress in Oceanography* 57 : 18-36 [IF₂₀₁₄ : 3,025]. [\[lien\]](#)
3. Lett C, **Ayata SD**, Huret M, Irisson JO. (2010) Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine populations dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography* 57 : 106-113 [IF₂₀₁₄ : 3,025]. [\[lien\]](#)
2. Rigal F, Comtet T, **Ayata SD**, Viard F. (2010) Does larval supply explain the low proliferation of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* in a tidal estuary? *Biological Invasions* 12 : 3171-3186 [IF₂₀₁₄ : 2,586]. [\[lien\]](#)
1. **Ayata SD**, Ellien C, Dumas F, Dubois S, Thiébaud E (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata* : role of hydrodynamic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research* 29 : 1605-1623 [IF₂₀₁₄ : 1,892]. [\[lien\]](#)

1.8.3 Communications avec actes d'une conférence internationale

1. Grimaud G, Le Guennec V, **Ayata SD**, Mairet F, Sciandra A, Bernard O (2015) Modelling the Effect of Temperature on Phytoplankton Growth across the Global Ocean. Proceedings of the 8th Vienna International Conference on Mathematical Modelling, MATHMOD 2015. [\[lien\]](#)

1.8.4 Conférences internationales avec comité de lecture

26. **Ayata SD**, Benedetti F, Righetti D, Guilhaumon F, Vogt M (2017) Do functional groups and traits of planktonic copepods differ in their environmental niches? Third Workshop on Trait-Based Approaches to Ocean Life, Bergen, Norvège, 20-23 Août 2017. Oral.
25. Faure E, Bittner L, Aumont O, **Ayata SD** (2017) From Omics to biogeochemical processes modeling in the global Ocean : a new approach to Plankton Functional Types. *Advances in Marine Ecosystem Research*. AMEMR V, Plymouth, Angleterre, 3-6 Juillet 2017. Poster.
24. **Ayata SD**, Benedetti F, Cornils A, Blanco-Bercial L, Guilhaumon F (2017) Comparing functional and phylogenetic diversity of copepod communities in the Mediterranean Sea. PlankBioS Euromarine Working Group, Donastia-San Sebastian, Espagne, 13-15 Juin 2017. Oral.
23. Benedetti F, Guilhaumon F, **Ayata SD** (2017) How may climate change impact copepod functional diversity in the Mediterranean Sea? PlankBioS Euromarine Working Group, Donastia-San Sebastian, Espagne, 13-15 Juin 2017. Poster.
22. Benedetti F, Righetti D, Guilhaumon F, Blanco-Bercial L, Cornils A, Vogt M, **Ayata SD** (2016) Do copepod functional groups have different biogeographies? PlankDiv Euromarine Foresight Workshop, Villefranche-sur-Mer, France, 14-17 March 2016. Oral.
21. Benedetti F, Guilhaumon F, Adloff F, **Ayata SD** (2016) Uncertainties when predicting changes in zooplankton assemblage composition under climate change scenarios. PlankDiv Euromarine Foresight Workshop, Villefranche-sur-Mer, France, 14-17 March 2016. Oral.
20. **Ayata SD**, Benedetti F, Blanco-Bercial L, Cornils A, Guilhaumon F (2016) Functional & phylogenetic diversity of copepod communities. ASLO Ocean Meeting 2016, New Orleans, USA, 22-26 Février 2016. Oral.
19. Benedetti F, Adloff F, Guilhaumon F, **Ayata SD** (2016) Uncertainties sources when predicting zooplankton assemblages under climate change. ASLO Ocean Meeting 2016, New Orleans, USA, 22-26 Février 2016. Poster.

18. Grimaud G, Mairet F, Ayata SD, Sciandra A, Bernard O (2015) A simple Adaptive Dynamics model to study the effect of global warming on marine phytoplankton. Mathematical Models in Ecology and Evolution (MMEE). July 8-10, 2015, Collège de France, Paris, France. Poster.
17. Benedetti F, Guilhaumon F, Adloff F, Somot S, Irisson J-O, **Ayata SD** (2015) Uncertainties in ensemble forecasting of copepod species richness through nice modelling, under multiple climate change scenarios. MERMEX 2015 Workshop, Marseille, 07-10 April 2015. Poster.
16. Dos Santos A, Ayata SD, Berline L (2015) How does hydrodynamical constraint affect plankton distribution in the Mediterranean Sea? Weighting habitat suitability by connectivity. MERMEX 2015 Workshop, Marseille, 07-10 April 2015. Poster.
15. Berline L, Rammou A-M, Doglioli A, Petrenko A, Molcard A, Dos Santos A, **Ayata SD** (2015) Boundaries in the sea : using connectivity to define regions. MISTRALS international conference. 20-22 October 2015, Marseille, France. Poster.
14. **Ayata SD**, Benedetti F, Berline L, Fontana C, D'Ortenzio F (2014) Combining Lagrangian approaches with species distribution models : new approaches to assess climate-driven shifts of distribution range in the pelagic realm. Advances in Marine Ecosystem Research. AMEMR IV 'Future Challenges', Plymouth, Angleterre. Poster. ([2ème prix du meilleur poster](#))
13. Benedetti F, Guilhaumon F, Reygondeau G, Somot S, **Ayata SD** (2014) Projected distributions of planktonic organisms under different climate change scenarios for the Mediterranean. Advances in Marine Ecosystem Research. AMEMR IV 'Future Challenges', Plymouth, Angleterre. Poster.
12. Reygondeau G, Irisson J-O, Guieu C, Gasparini S, **Ayata SD**, Koubbi P (2014) Eco-regionalisation of the Mediterranean sea : Environmental, ecological features and potential threats. IMBER Ocean Science Conference - Future Oceans, Bergen, Norvège. Oral.
11. Llort J, Tagliabue A, **Ayata SD**, Sallée J-B, Lévy M (2014) Sensitivity of Southern Ocean Phytoplankton phenology to changes in vertical mixing and ferricline depths. ASLO Ocean Sciences Meeting, Hawaii, USA. Oral.
10. Benedetti F, Reygondeau G, Irisson J-O, Gasparini S, Koubbi P, Guieu C, **Ayata SD** (2013) Copepod Biogeography in the Mediterranean Sea. CIESM, Marseille, France. Oral.
9. **Ayata SD**, Bernard O, Aumont O, Tagliabue A, Sciandra A, Lévy M (2013) Effects of photoacclimation and variable stoichiometry of phytoplankton on production estimates from 1D and 3D marine ecosystem modelling. The 45th International Liège Colloquium on Ocean Dynamics, Liège, Belgique. Oral.
8. Reygondeau G, Irisson J-O, Guieu C, Gasparini S, **Ayata SD**, Koubbi P (2013) Toward a dynamic biogeochemical division of the Mediterranean Sea in a context of global climate change. EGU General Assembly 2013, Vienne, Autriche. Oral.
7. **Ayata SD**, Lévy M, Aumont O, Resplandy L, Tagliabue A, Sciandra A, Bernard O (2013) Damping effect of flexible phytoplanktonic C :N ratio on primary production at basin-scale. EGU General Assembly 2013, Vienna, Autriche. Oral.
6. **Ayata SD**, Lazure P, Thiébaud E (2011). How will the increase in sea temperature affect the larval dispersal and the connectivity of coastal invertebrates? Vulnerability of Coastal Ecosystems to Global Change and Extreme Events, Biarritz, France. Poster.

5. **Ayata SD**, Aumont O, Bernard O, Lévy M (2011). Comparison of biogeochemical models with increasing complexity in photosynthesis formulation : taking into account photoadaptation in marine ecosystem models. Advances in Marine Ecosystem Modelling Research Symposium AMEMR III, Plymouth, Angleterre. Poster.
4. **Ayata SD**, Lazure P, Comtet T, Thiébaud E (2009). How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study in the NE Atlantic. ASLO Aquatic Sciences Meeting 2009, Nice, France. Oral.
3. **Ayata SD**, Lazure P, Huret M, Thiébaud E (2008). The role of vertical behaviour in the dispersal of invertebrate larvae in the Bay of Biscay. 8th Larval Biology Symposium, Lisbon, Portugal. Poster.
2. **Ayata SD**, Ellien C, Dubois S, Dumas F, Farcy S, Viard F, Thiébaud E (2008). Sustainability of threatened biogenic reefs : Insight from a multidisciplinary study of larval dispersal of the honeycomb worm *Sabellaria alveolata*. ASLO Ocean Sciences Meeting 2008, Orlando, Floride, USA. Oral.
1. Thiébaud E, **Ayata SD**, Beaugrand G, Jollivet D, Jolly MT, Lazure P, Rigal F, Viard F (2008). Worms and global change : why could climatic changes alter marine population connectivity at different temporal scales? ASLO Ocean Sciences Meeting 2008, Orlando, Floride, USA. Poster.

1.8.5 Conférences nationales (6 en premier auteur)

9. **Ayata SD** (2014) Modélisation des niches écologiques dans un environnement changeant : spécificités et points communs en écologie marine et continentale. Colloque Ecologies Marines et Continentales, Paris, 07-08 Janv 2014. Oral.
8. **Ayata SD**, Bernard O, Lévy M (2011) Comparison of biogeochemical models with increasing complexity in photosynthesis formulation. Joint TANGGO/Green-Mercator Workshop, Paris, France. Oral.
7. Bernard O, **Ayata SD**, Boulanger AC, Bristeau MO, Hartmann P, Lévy M, Sainte-Marie J, Sciandra A (2010). Couplage entre les modèles hydrodynamiques et phytoplanctoniques : influence de l'échelle considérée. Journées ARC INRIA, Rocquencourt, France. Poster.
6. Thiébaud E, **Ayata SD**, Comtet T, Lazure P, Stolba R (2010). Influence de la dispersion sur la distribution de la biodiversité dans la zone de transition biogéographique Manche Atlantique. Colloque de restitution PNEC EC2CO, Toulouse, France. Oral.
5. Thiébaud E, **Ayata SD**, Comtet T, Stolba R (2010). Variabilité spatio-temporelle de la distribution du méroplancton dans le nord du Golfe de Gascogne : l'exemple de 3 espèces de polychètes. Colloque sur la flotte océanographique française, Marseille, France. Oral.
4. **Ayata SD**, Lazure P, Thiébaud E (2009). Dispersal, connectivity, and range limits of marine invertebrates in the NE Atlantic. TWISTED Workshop, Paris, France. Oral.
3. **Ayata SD**, Lazure P, Thiébaud E (2009). Impacts des changements globaux sur la connectivité des populations d'invertébrés marins : modélisation de la dispersion larvaire entre le Golfe de Gascogne et la Manche (Atlantique NE). Symposium GLOBEC-France, Paris, France. Oral.
2. **Ayata SD**, Thiébaud E (2008). Existe-il des frontières pour les larves? Modélisation de la dispersion en Atlantique Nord-Est. Doctoriales du CSM, Villefrance-sur-Mer, France. Poster.

1. **Ayata SD**, Ellien C, Dumas F, Dubois S, Thiébaud E (2007). *Sabellaria alveolata* en baie du Mont-Saint-Michel : Dispersion larvaire et pérennité des récifs d'Hermelles. Colloque de restitution PNEC, chantier Baie du Mont Saint Michel, Agrocampus, Rennes. Oral.

1.8.6 Conférences invitées

11. **Ayata SD** (2017) Vers une approche fonctionnelle du plancton marin. Séminaire du campus Québec-Océan, 4 Mai 2017, Université Laval, Québec, Canada.
10. **Ayata SD** (2017) Vers une approche fonctionnelle du plancton marin. Séminaire du campus Bridoux, LIEC, 3 Mars 2017, Metz, France.
9. **Ayata SD** (2017) PlankDiv workshop : Impact of climate change on the distribution of plankton functional and phylogenetic diversity. EuroMarine General Assembly, 7-8 Février 2017, Bruxelles, Belgique.
8. Huret M, **Ayata SD**, Baklouti M, Sourisseau M (2015) Trophic complexity in models of pelagic ecosystems - Recent progress and future challenges. Workshop LEFECYBER sur la modélisation, 16-17 Novembre 2015, MIO, Marseille.
7. **Ayata SD** (2015) Physical transport in the oceans : the case of larval dispersal. Physics of living matter Series. September 23, 2015. Institut de Biologie Valrose - iBV, Nice.
6. **Ayata SD**, Reygondeau G, Benedetti F, Irison J-O, Guieu C (2014) Impact of Climate Change on Planktonic Ecoregions of the Mediterranean Sea. ACCOBAMS Workshop on Climate Change, 11 Juin 2014, Monaco.
5. **Ayata SD** (2014) Effects of photoacclimation and flexible C :N ratio of phytoplankton on primary production in the ocean : Insights from 1D & 3D modelling. Nansen Environmental and Remote Sensing Center Seminar. 20 Juin 2014. Bergen, Norvège.
4. **Ayata SD** (2012) Relative impact of biological and physical factors on larval dispersal and connectivity in the NE Atlantic, 7 Juin 2012, University of Victoria - British Columbia, Victoria, Canada.
3. **Ayata SD** (2010). Relative importance of hydroclimatic factors and life history traits on the larval dispersal and the connectivity in the Bay of Biscay and the western English Channel. Séminaire BIOMAR, Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, Gif-sur-Yvette, France.
2. **Ayata SD** (2009). How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal in the North-East Atlantic : connectivity between the Bay of Biscay and the English Channel. Séminaire de l'ISC, Institut des Systèmes Complexes, Paris, France.
1. **Ayata SD** (2007). 3-dimensional modelling of the larval dispersal in the Mont-Saint-Michel Bay and role of hydroclimatic processes, the example of *Sabellaria alveolata* larvae. Groupe de travail Amédée. Agrocampus, Rennes.

1.8.7 Bases des données

2. Benedetti F, Gasparini S, **Ayata SD** (2015) Mediterranean copepods' functional traits. Dataset 854331. <http://dx.doi.org/10.1594/PANGAEA.854331>
1. Thiébaud E, **Ayata SD** (2008) LARVASUD cruise, <http://dx.doi.org/10.17600/8480050>

Ce n'est pas une fois la recherche achevée que nous éprouvons la joie, mais pendant la recherche elle-même.

Épicure, *Lettres, maximes, sentences.*

Chapitre 2

Couplage physique-biologie en écologie planctonique

2.1 Introduction générale

L'écologie est définie selon Krebs (1972) comme «*la discipline scientifique qui étudie les interactions ou les processus responsables de la distribution et de l'abondance des organismes*». Par définition, les dimensions spatiales et temporelles jouent donc un rôle très important en écologie. L'écologie marine vise à la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes marins. Elle inclue l'étude de la biodiversité marine et des interactions biotiques et abiotiques.

Mes activités de recherche en écologie marine portent sur le couplage physique-biologie dans les écosystèmes marins et visent à une meilleure compréhension de la dynamique et du fonctionnement de ces écosystèmes. Au cours de mon doctorat à la Station Biologique de Roscoff (2006-2010), de mon post-doctorat au LOCEAN (2010-2012) et maintenant en tant que maître de conférences au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (depuis 2012), je développe des travaux de recherche à l'interface entre écologie marine, océanographie et biogéochimie. Ces travaux ont comme fil conducteur les interactions entre facteurs biologiques (traits d'histoire de vie, caractéristiques physiologiques des organismes) et conditions environnementales (structures hydrologiques, conditions hydrodynamiques, climat) sur la dynamique des écosystèmes marins. Mes travaux allient des méthodes d'études complémentaires, à savoir les observations de terrain, les analyses statistiques multivariées et la modélisation couplée biologie-physique. Bien qu'ils portent sur des objets d'études variés (invertébrés côtiers à cycle de vie bentho-pélagique, phytoplancton, zooplancton) dans des zones d'étude diverses (Manche, Golfe de Gascogne, Océan Atlantique, Mer Méditerranée), ils ont pour point commun l'étude du compartiment planctonique.

J'ai donc choisi de commencer la présentation de mes travaux par une introduction générale, non exhaustive, sur le plancton marin. Cette introduction présentera la diversité des organismes planctoniques (section 2.1.1), le rôle du plancton dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques (section 2.1.2), le couplage physique-biologie dans la colonne d'eau (section 2.1.3), la biogéographie marine (section 2.1.4) et les outils numériques pour l'écologie planctonique (modélisation couplée physique-biologie-biogéochimie et analyses statistiques multivariées, section 2.1.5).

Je présenterai ensuite mes travaux de recherche autour de trois axes thématiques : 1) la dynamique des métapopulations marines, à travers l'étude de la dispersion larvaire et de la connectivité (section 2.2), 2) la production primaire océanique (section 2.3) et 3) la biogéographie et la diversité du plancton, et en particulier du zooplancton et des copépodes (section 2.4). En filigrane, j'aborderai également la question de l'impact du changement climatique sur le plancton et les écosystèmes marins (sections 2.2.4 et 2.4.3).

Enfin, je terminerai cette partie par une courte conclusion (section 2.5).

2.1.1 Diversité du plancton marin

Le terme plancton a été employé pour la première fois par Hensen (1887) pour désigner «tout ce qui flotte dans les eaux» (du grec ancien $\pi\lambda\alpha\gamma\kappa\tau\acute{o}\varsigma$, *plagktós*, qui signifie *errant*). Les organismes planctoniques regroupent l'ensemble des organismes vivant en suspension dans la colonne d'eau et incapables de nager contre le courant (Figure 2.1).

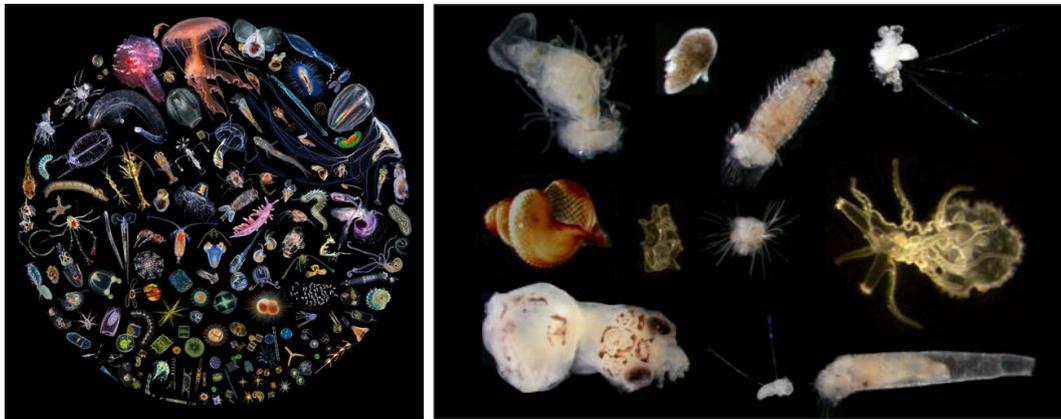


FIGURE 2.1: À gauche : Diversité des organismes planctoniques ; sur cette composition les organismes zooplanctoniques sont représentés en haut et les organismes phytoplanctoniques en bas (© C. Sardet - OOV, *Plankton Chronicles*). À droite : Exemples d'organismes méroplanctoniques ; ceux-ci ont été récoltés dans le Golfe de Gascogne au cours des campagnes LARVASUD au printemps 2008^a.

On distingue traditionnellement le virioplancton, le bactérioplancton, le phytoplancton et le zooplancton. Le virioplancton, composé des virus planctoniques, est extrêmement abondant et pourrait jouer un rôle central dans la dynamique des écosystèmes marins (Suttle, 2007; Roux *et al.*, 2016). Le bactérioplancton, composé des procaryotes planctoniques, regroupe une grande quantité d'organismes hétérotrophes et autotrophes (cyanobactéries) très diversifiés et joue un rôle clef dans les cycles biogéochimiques (Ducklow, 1999; Zinger *et al.*, 2012; Brown *et al.*,

^aParmi ces larves, on peut distinguer de gauche à droite et de haut en bas : une larve branchiata de phronide, une larve Müller de plathelminthe, deux larves de polychète avec à droite une larve mitraria d'*Owenia fusiformis*, une larve de gastéropode, une larve bipinnaria d'étoile de mer, une larve du polychète *Sabellaria alveola*, une larve brachiolaria d'étoile de mer en cours de métamorphose, une larve de céphalopode, une larve mitraria d'*Owenia fusiformis* et enfin un jeune juvénile du polychète *Pectinaria koreni*. Ce sont les larves de ces trois espèces de polychète que j'ai identifiées et comptées pendant ma thèse et dont la distribution a fait l'objet d'une publication (Ayata *et al.*, 2011).

2014). Le phytoplancton (plancton «végétal») est composé d'organismes eucaryotes autotrophes, majoritairement unicellulaires (alors parfois appelés microalgues). Le phytoplancton utilise l'énergie lumineuse pour synthétiser de la matière organique à partir du carbone inorganique dissous et assure ainsi la production primaire (Falkowski *et al.*, 2004; Falkowski, 2012). Le zooplancton (plancton «animal») regroupe des organismes hétérotrophes unicellulaires et pluricellulaires très divers comme les protistes qui sont unicellulaires, les copépodes ou le krill qui sont des crustacés, les organismes gélatineux tels que les méduses ou les siphonophores qui sont des cnidaires. Le zooplancton contribue également à la pompe à carbone biologique à travers la sécrétion de filets muqueux (servant à la capture de proie), la production de pelotes fécales, la mue, les migrations verticales et la sédimentation des carcasses des organismes morts (Steinberg et Landry, 2017).

Il est important de noter que certaines de ces distinctions sont parfois arbitraires. C'est en particulier le cas entre phyto- et zooplancton puisque de nombreux eucaryotes unicellulaires sont en fait à la fois autotrophes et hétérotrophes : ils sont alors qualifiés de mixotrophes (Stickney *et al.*, 2000; Mitra *et al.*, 2016; Stoecker *et al.*, 2017). Néanmoins, la distinction entre virus, procaryotes et eucaryotes au sein du plancton marin reste plus que jamais d'actualité à l'ère du séquençage moléculaire pour l'étude du plancton marin (Brum *et al.*, 2015; Sunagawa *et al.*, 2015; de Vargas *et al.*, 2015).

Au sein du plancton, on peut également distinguer les organismes dont l'ensemble du cycle de vie est planctonique (holoplancton) de ceux dont seule une partie du cycle de vie, généralement le stade larvaire, est planctonique (méroplancton). Ainsi, le zooplancton regroupe également les stades larvaires d'invertébrés benthiques (Figure 2.1) et les larves de poissons.

Enfin, il est important de souligner que le plancton regroupe des organismes de tailles très variées (Figure 2.2) qui sont parfois rangés par classe de taille (Sieburth *et al.*, 1978). On distingue traditionnellement le femtoplancton (0.02-0.2 μm), le picoplancton (0.2-2 μm), le nanoplancton (2-20 μm), le microplancton (20-200 μm), le mésoplancton (0.2-2 mm), le macroplancton (2-20 cm) et le mégaplancton (20-200 cm). Ces distinctions ont leur importance pour le choix de méthodes d'échantillonnage adaptées et pour l'interprétation des résultats issus de ces différentes techniques.

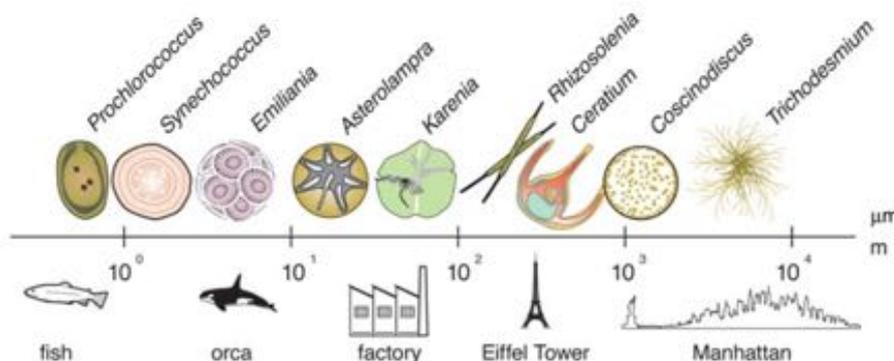


FIGURE 2.2: Comparaison de l'échelle de tailles des organismes phytoplanctoniques avec celle d'objets macroscopiques (en échelle logarithmique). Figure issue de Finkel *et al.* (2010).

La grande diversité morphologique des organismes planctoniques (Figure 2.1) cache en fait un ensemble partagé d'adaptations à la vie pélagique. Ainsi, les organismes planctoniques sont très souvent transparents, d'une part car ceci leur permet de passer plus facilement inaperçus auprès des prédateurs visuels, et d'autre part car, contrairement à leurs cousins terrestres, ils ont moins besoin de se protéger du rayonnement ultra-violet puisque celui-ci ne pénètre que les premiers mètres de la colonne d'eau (voir néanmoins la revue de Tedetti et Sempéré, 2006, à ce sujet). Les organismes planctoniques ont également une flottabilité importante, soit car ils sont majoritairement composés d'eau (comme les organismes gélatineux) ou présentent des vacuoles remplies de lipides ou de gaz, ce qui réduit leur poids, soit grâce à la présence de structures augmentant leur surface de flottaison, comme les spicules ou la capacité de former des colonies.

2.1.2 Le rôle du plancton dans le fonctionnement des écosystèmes

Réseaux trophiques planctoniques et cycles de la matière

Dans les océans, les organismes planctoniques jouent un rôle crucial dans la régulation du climat (Hays *et al.*, 2005; Bopp *et al.*, 2005), les cycles biogéochimiques globaux (Falkowski, 1994; Beaugrand *et al.*, 2010; Falkowski, 2012) et la dynamique des réseaux trophiques marins et des ressources halieutiques (Ware et Thomson, 2005). Les fonctions écologiques clés assurées par le plancton marin incluent (Figure 2.3) :

- la production primaire, *i.e.*, la production de matière organique dans la couche photique à partir de l'énergie lumineuse (Falkowski, 1994; Falkowski *et al.*, 1998),
- le transfert d'énergie et de matière organique vers des niveaux trophiques supérieurs (Ware et Thomson, 2005; Frederiksen *et al.*, 2006),
- le recyclage de la matière organique et des nutriments par la boucle microbienne (Azam *et al.*, 1983; Azam, 1998; Pomeroy *et al.*, 2007), et
- l'export de carbone depuis la couche photique vers des couches profondes des océans (Legendre et Le Fèvre, 1995; Boyd et Newton, 1995; Guidi *et al.*, 2016).

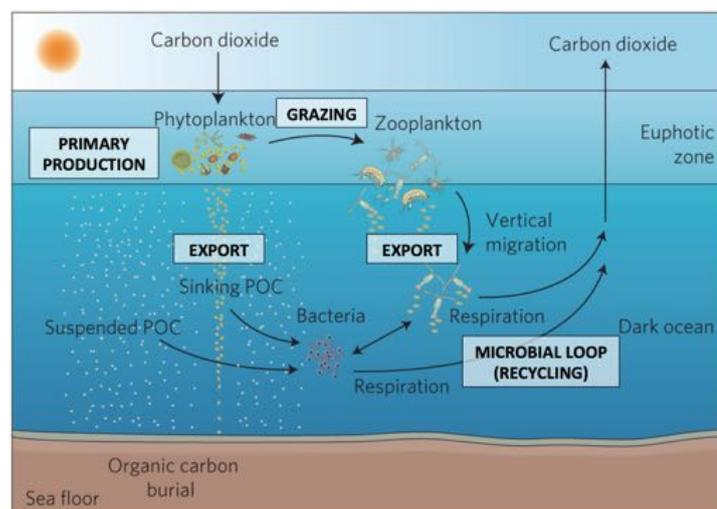


FIGURE 2.3: Rôle du plancton marin dans la pompe à carbone biologique et fonctions écologiques associées (Figure modifiée de Herndl et Reinthaler, 2013).

Mes travaux ont été l'occasion, nous le verrons, de m'intéresser à la production primaire et en particulier à la photoacclimatation du phytoplancton (Ayata *et al.*, 2013, 2014), mais aussi aux différents rôles écologiques que peuvent jouer les copépodes au sein du zooplancton (Benedetti *et al.*, 2016).

Traits fonctionnels du plancton marin

Une manière d'appréhender le rôle du plancton dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques consiste en la définition de traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont des caractéristiques phénotypiques des organismes influençant leur fitness (ou valeur sélective) (Violle *et al.*, 2007), comme par exemple la taille, le régime trophique, la stratégie d'acquisition des ressources, les capacités d'évitement des prédateurs, ou le mode de reproduction. Pour assurer leur fitness, les organismes doivent réaliser trois missions principales : se nourrir, survivre, se reproduire. Les traits fonctionnels déterminent donc le succès d'une ou plusieurs de ces missions. On peut donc classer les traits fonctionnels selon leur fonction écologique : acquisition des ressources et croissance, survie, reproduction (Litchman et Klausmeier, 2008; Litchman *et al.*, 2013; Hébert *et al.*, 2017). On peut également distinguer les traits fonctionnels du plancton selon leur type : morphologique, physiologique, comportemental et de traits d'histoire de vie (Figure 2.4). Et puisque les organismes doivent allouer leur énergie entre différentes fonctions écologiques (croissance *vs.* reproduction par exemple), les traits fonctionnels sont liés les uns aux autres par des relations de compromis ou *trade-offs* (Barton *et al.*, 2013; Kiørboe *et al.*, 2015).

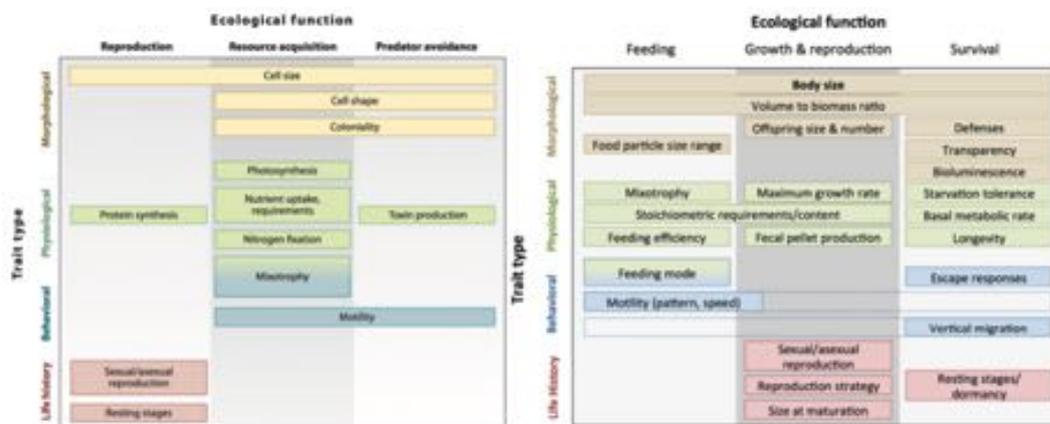


FIGURE 2.4: Traits fonctionnels du plancton. À gauche : traits fonctionnels du phytoplancton. Figure issue de Litchman et Klausmeier (2008). À droite : traits fonctionnels du zooplancton. Figure re-dessinée d'après Litchman *et al.* (2013).

Jusqu'ici les traits fonctionnels du plancton ont principalement été documentés à partir d'expériences en laboratoire ou à partir d'une revue extensive de la littérature scientifique (Costello *et al.*, 2015) et donc pour un nombre restreint d'espèces ou de taxons (*e.g.*, Barnett *et al.*, 2007; Saiz et Calbet, 2007; Barton *et al.*, 2013; Kiørboe *et al.*, 2015; Pomerleau *et al.*, 2015; Benedetti *et al.*, 2016; Brun *et al.*, 2017). Cependant, une connaissance des traits fonctionnels du plus grand nombre d'organismes planctoniques est nécessaire pour appréhender l'ensemble des communautés planctoniques (Barton *et al.*, 2013, 2016a).

À partir de la définition de traits fonctionnels, il est possible de définir des groupes fonctionnels, c'est-à-dire des groupes d'organismes ayant un rôle similaire dans le fonctionnement de l'écosystème (*e.g.*, Pomerleau *et al.*, 2015; Benedetti *et al.*, 2016). La définition de traits fonctionnels permet aussi de décrire la diversité fonctionnelle des communautés, définie comme la composante de la biodiversité qui influence le fonctionnement des écosystèmes (Diaz et Cabido, 2001; Petchey et Gaston, 2006; Villéger *et al.*, 2008), c'est-à-dire, selon Petchey et Gaston (2006), *qui concerne l'ensemble des trucs que les organismes font*. À partir d'expériences en laboratoire conduites sur des assemblages d'espèces phytoplanctoniques regroupant des espèces issues de différents groupes fonctionnels, Behl *et al.* (2011) ont ainsi estimé l'importance relative de la diversité taxinomique et de la diversité fonctionnelle sur la production primaire.

Nous reviendrons sur ces notions de traits fonctionnels et de groupes fonctionnels en section 2.4.2 et section 3.1.1.

2.1.3 Couplage physique-biologie dans la colonne d'eau

Le plancton ne pouvant lutter contre les courants, le transport et la distribution des organismes planctoniques sont fortement influencés par l'hydrodynamisme (Prairie *et al.*, 2012; McManus et Woodson, 2012). Des études récentes suggèrent également que le plancton pourrait, en retour, impacter la physique des océans (voir l'article de synthèse de Katija, 2012, à ce sujet). Dans cette section, loin d'être exhaustive, je me contenterai de rappeler quelques principes de bases du couplage physique-biologie concernant le plancton marin.

Advection et diffusion, deux processus clefs

L'hydrodynamisme agit directement sur le transport du plancton à travers deux processus :

- l'advection, c'est-à-dire le transport par le courant moyen, qui déplace les particules d'un point A à un point B, dans une direction donnée et à une vitesse donnée (Figure 2.5A),
- la diffusion turbulente, qui résulte des instabilités du courant moyen et engendre, comme la diffusion moléculaire (Figure 2.5B) qui permet la diffusion des hautes vers les faibles concentrations et tend à homogénéiser les concentrations, un transport aléatoire dans toutes les directions de l'espace (Figure 2.5C).

À l'échelle des océans, la diffusion moléculaire, responsable de la dilution d'une goutte d'encre dans un verre d'eau, est le plus souvent négligeable par rapport à la diffusion turbulente. Cependant, lorsqu'il existe des contrastes dans l'advection, on peut observer la formation de filaments à cause de phénomènes de cisaillement. De tels filaments peuvent par exemple être observés lorsqu'on dépose une goutte d'encre dans un verre d'eau qui a été agité au préalable. Les gradients de concentrations étant alors plus importants, la diffusion moléculaire peut alors jouer un rôle dans l'homogénéisation plus rapide de la goutte d'encre dans le verre d'eau.

Nous reviendrons sur le formalisme mathématique de l'advection et de la diffusion dans la section 2.1.5 dédiée à la modélisation couplée physique-biologie.

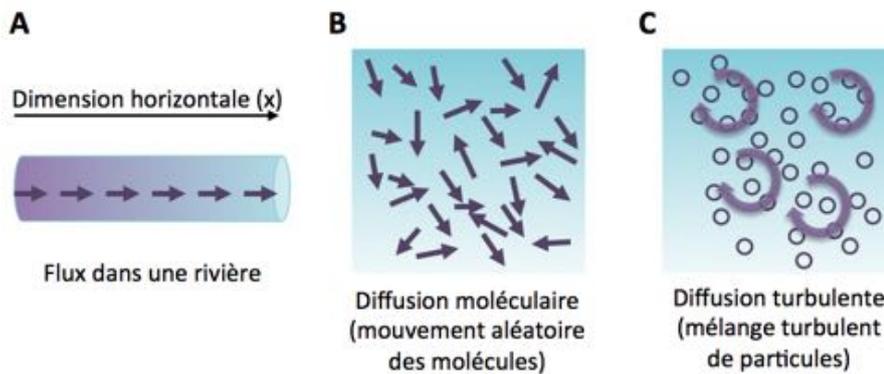


FIGURE 2.5: L’advection (A) est le transport par le courant moyen. La diffusion est le transport induit par les instabilités du courant. On distingue la diffusion moléculaire (B), liée au mouvement aléatoire des molécules, de la diffusion turbulente (C), induite par le mélange turbulent dans les océans.

Et le comportement de nage dans tout ça ?

Nous l’avons vu, le plancton, par définition, ne peut nager contre le courant. Les organismes planctoniques sont néanmoins capables d’un comportement de nage sur la verticale qui peut résulter d’une nage active ou simplement d’une modification de leur flottabilité (McManus et Woodson, 2012). Ceci est loin d’être anodin dans les environnements présentant des variations de courants sur la verticale (Metaxas, 2001; McManus et Woodson, 2012).

C’est par exemple le cas dans les zones côtières soumises aux courants de marées, où les courants sont plus forts en surface et orientés vers la côte à marée montante et vers le large à marée descendante. Dans ce cas, il peut exister des interactions physique-biologie complexes, comme par exemple des comportements de nage permettant aux larves planctoniques d’invertébrés benthiques côtiers de rester à proximité des côtes et donc des habitats adultes. Pour ces organismes, les vitesses verticales de nage atteignent généralement quelques mm/s (Chia *et al.*, 1984). C’est ainsi le cas de la migration tidale (en fonction du cycle lunaire de la marée; Chen *et al.*, 1997; Hill, 1991) et de la migration ontogénique (en fonction des stades de développement; Lagadeuc, 1992; Thiébaud *et al.*, 1992). Ainsi, la migration tidale se caractérise le plus souvent par des larves qui nagent vers la surface pendant la marée montante et vers le fond pendant la marée descendante, ce qui permet alors (étant donnés les profils verticaux des vitesses du courant) un transport sélectif des larves vers la côte et donc favorise la rétention larvaire ou la recolonisation de sites côtiers après un transport vers le large. Pendant ma thèse, j’ai ainsi montré que le comportement vertical des larves planctoniques d’invertébrés côtiers avait pour conséquence de réduire la variabilité du transport des cohortes larvaires (Ayata *et al.*, 2010).

Une autre composante de la migration du plancton concerne les migrations nyctémérales, i.e. en fonction du cycle jour/nuit (*Diel Vertical Migration* ou DVM en anglais; Doney et Steinberg, 2013; Brierley, 2014). Ainsi, le zooplancton migre vers le fond en journée pour éviter les prédateurs visuels en surface et migre la nuit vers la surface où il broute le phytoplancton, ce qui a également des conséquences sur le profil vertical d’oxygène et donc sur la biogéochimie de la colonne d’eau (Doney et Steinberg, 2013).

Concrètement, à quelles échelles spatio-temporelles ont lieu ces interactions ?

Ces interactions physique-biologique ont lieu à toutes les échelles spatio-temporelles (Prairie *et al.*, 2012; Fuchs et Gerbi, 2016) et résultent en fait de la superposition de ces échelles entre les processus physiques et les processus biologiques (Dickey, 1990). En partant de la plus petite vers la plus large échelle, on peut ainsi citer les effets de la physique sur la biologie à travers l'impact :

- de la turbulence à micro-échelle sur la croissance des organismes unicellulaires et sur les taux de rencontre des organismes planctoniques (Visser et Kiorboe, 2006; Barton *et al.*, 2014),
- de la couche limite benthique sur la sédentarisation des larves planctoniques (Koehl et Hadfield, 2010),
- du cisaillement dans la formation de couches minces de plancton (Durham *et al.*, 2009),
- des ondes internes sur la distribution du plancton (Shanks, 1983; Lennert-Cody et Franks, 1999),
- des structures à submésoséchelle, comme les fronts ou les tourbillons, sur la distribution du plancton (Omta *et al.*, 2008; Lévy *et al.*, 2012; Mahadevan, 2016),
- des structures à mésoséchelle sur la distribution et la diversité du plancton (McGillicuddy *et al.*, 1998; Lévy *et al.*, 2014).

À l'échelle globale, les conditions environnementales (irradiance, température, disponibilité en nutriments) influencent l'abondance relative, la structure et la diversité des communautés planctoniques et peuvent ainsi expliquer la diminution de la diversité du phytoplancton et du zooplancton avec la latitude (Barton *et al.*, 2010; Rombouts *et al.*, 2010). Comme souligné par Barton *et al.* (2010), à ce déclin de la biodiversité de l'équateur vers les pôles peut se superposer des zones de très fortes biodiversité (ou *hot spots*) dans les régions où la circulation océanique est la plus énergétique et où l'apport en nutriments est important (dans les régions d'upwelling par exemple).

Jusqu'ici, je me suis ainsi intéressée au rôle des structures tourbillonnaires (Ayata *et al.*, 2009) et des plumes d'eau dessalées (Ayata *et al.*, 2011) sur la rétention du méroplancton en zone côtière, aux conséquences de la saisonnalité des conditions environnementales sur le transport larvaire (Ayata *et al.*, 2010) et à l'influence du changement climatique sur la dispersion larvaire (Lett *et al.*, 2010) et sur la distribution du zooplancton (Benedetti *et al.*, 2017).

De la plus petite à la plus large échelle, on peut également citer les effets de la biologie sur la physique à travers :

- l'impact du plancton sur la viscosité via la production de mucilage et de mucus (*e.g.*, Seuront *et al.*, 2010),
- l'impact de la nage et des courants de nutrition sur les mouvements du fluide à micro-échelle (Visser, 2007; Kiorboe, 2011a),
- les conséquences de la migration du zooplancton sur le mélange vertical et le transport des nutriments (Katija et Dabiri, 2009; Katija, 2012).

Bien que ces effets de la biologie sur la physique océanique semblent plus anecdotiques (Visser, 2007), ce n'est pas le cas des effets de la biologie sur la biogéochimie océanique et donc sur le climat global (*e.g.*, Bopp *et al.*, 2005).

2.1.4 Biogéographie marine

La biogéographie est l'étude de la distribution géographique des espèces et de leurs habitats (Briggs, 1995; Cox et Moore, 2000; Lomolino *et al.*, 2010). Elle inclue également l'étude des relations entre les organismes et leur environnement. La distribution des espèces est limitée à la fois par des facteurs abiotiques (gradients environnementaux) et biotiques (interactions biologiques comme la prédation, la compétition, *etc.*).

En milieu marin, l'habitat est en trois dimensions (deux horizontales, une verticale) et les barrières biogéographiques sont moins prononcées et donc plus compliquées à identifier qu'en milieu terrestre. Dans leur livre *Biogeography : An Ecological and Evolutionary Approach*, Cox et Moore (2000) ont d'ailleurs écrit que «la vie habille les continents, mais teinte à peine les océans»^b. Néanmoins, les limites d'aire de distribution des espèces marines correspondent le plus souvent à des zones de fortes discontinuités hydrologiques, par exemple à cause de forts gradients thermiques, au-delà desquelles l'espèce ne peut survivre (Suchanek *et al.*, 1997; Zacherl *et al.*, 2003). Elles sont également associées à des zones où l'hydrodynamisme pourrait jouer le rôle de barrière à la dispersion (Gaylord et Gaines, 2000; Zacherl *et al.*, 2003) (Figure 2.6).

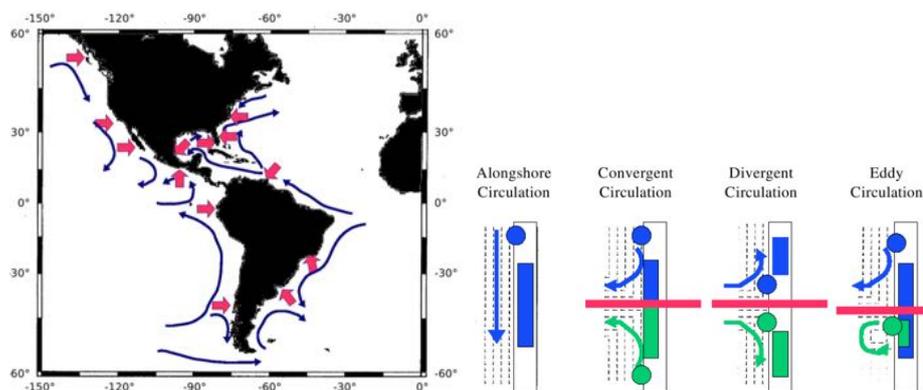


FIGURE 2.6: Hydrodynamisme et barrières à la dispersion. À gauche : les discontinuités des principaux courants le long des côtes américaines (flèches fines, en bleu) co-occurrent avec les limites d'aires de distribution des espèces marines (flèches épaisses, en rose). À droite : Conséquences de la courantologie côtière (petites flèches noires), sur les zones de sédentarisation des larves (rectangles) émises par des populations côtières (ronds) et sur les limites d'aire de distribution (en rose). Figures modifiées d'après Gaylord et Gaines (2000).

Historiquement, le milieu marin a été décrit par Ekman (1935) (dans un livre écrit en allemand et traduit en anglais par la suite : Ekman (1953)) comme un ensemble de grandes régions et de sous-régions (ou *provinces zoogéographiques*), situées en zone chaude, tempérée, ou polaire, séparées par des barrières géographiques et à fort taux d'endémisme.

Par la suite, le talus continental a été divisé par Briggs (1974) en un ensemble de grandes régions biogéographiques, elles-mêmes sous-divisées en provinces plus petites et définie par un taux d'endémisme (arbitraire) de 10 %. Ces régions côtières et du talus continental ont par la suite été remises à jour (Briggs, 1995). Certaines études

^b *Life clothes the land; it merely stains the sea.*

se sont également intéressées à définir une biogéographie des espèces benthiques (e.g., Golikov *et al.*, 1990). Plus récemment, Spalding *et al.* (2007) ont défini des écorégions marines (*Marine Ecoregions Of the World* ou MEOW) comme des «zones dont la composition spécifique est relativement homogène et clairement distincte de celle des systèmes adjacents [...] En termes écologiques, se sont ces unités fortement cohésives, suffisamment grandes pour englober les processus écologiques ou d'histoire de vie des espèces les plus sédentaires». La définition de ces écorégions vise à aider les activités de conservation et de protection des écosystèmes marins, elle prend donc en compte une dimension sociétale (impact anthropique, zones à risques).

Concernant le milieu pélagique, c'est grâce aux premières données satellitaires de production primaire océanique obtenues dans les années 90 que les premières provinces biogéographiques hauturières ont pu être décrites, tout d'abord à l'échelle de l'Atlantique Nord (Sathyendranath *et al.*, 1995), puis à l'échelle de l'océan global (Longhurst, 1998). Longhurst (1998) a ainsi proposé un système de biomes découpés en provinces biogéochimiques, dont les limites ne sont pas fixes dans le temps et l'espace mais qui peuvent néanmoins être identifiées automatiquement (Oliver et Irwin, 2008). En se basant sur ces provinces biogéochimiques, mais également sur la distribution des espèces (elle-même influencée par l'histoire évolutive des espèces, leurs capacités de dispersion et leurs degrés d'isolement), Spalding *et al.* (2012) ont récemment proposé une classification biogéographique des eaux épipélagiques de l'océan global (Figure 2.7). A plus fine échelle, des sous-découpages ont également été réalisés comme dans le Pacifique Nord (Gregg *et al.*, 2012) ou en Mer Méditerranée (Ayata *et al.*, en révision). En parallèle, les frontières biogéographiques décrites par Briggs (1995) ont à nouveau été mises à jour par Briggs et Bowen (2012) pour y inclure la distribution des poissons et proposer une biogéographie pélagique.

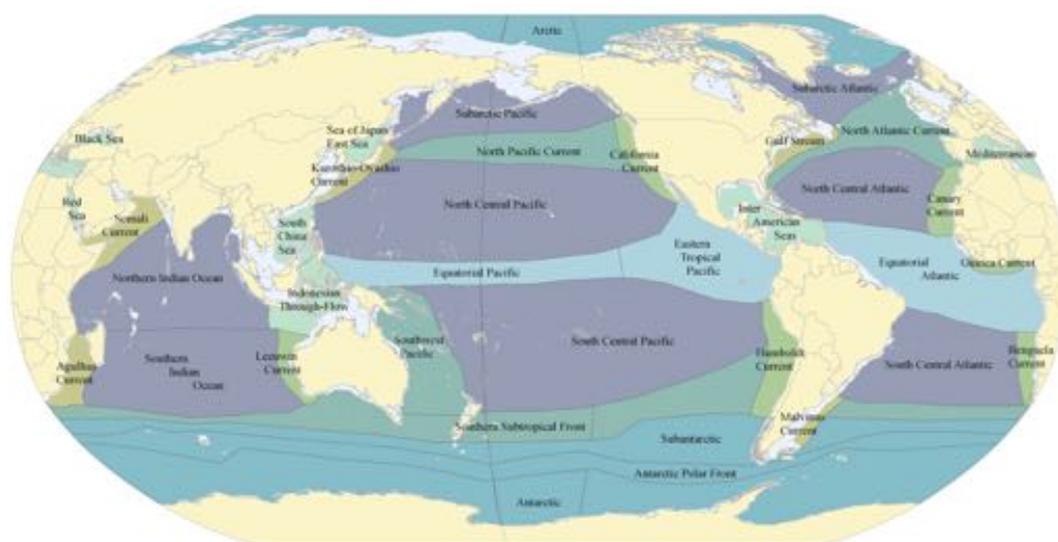


FIGURE 2.7: Provinces pélagiques de l'océan global. Le nom des provinces pélagiques sont indiqués. Le talus continental (jusqu'à 200m de fond) est signalé en bleu très clair. Les autres couleurs représentent les différents biomes : polaire, de transition, de gyre, équatorial, de bord ouest, de bord est, de mer fermée. Figure issue de Spalding *et al.* (2012).

2.1.5 Outils numériques pour l'écologie planctonique

Modélisation couplée physique-biologie-biogéochimie

La modélisation couplée physique-biologie-biogéochimie permet de simuler conjointement la dynamique océanique, les cycles biogéochimiques et la dynamique du plancton marin. Elle repose sur l'écriture des processus physiques, biogéochimiques et biologiques sous forme d'équations mathématiques décrivant l'évolution temporelle des variables dites d'état à l'aide d'équations différentielles. Pour les modèles les plus simples, ces équations peuvent être résolues de manière analytique pour en déduire des propriétés générales. Dans le cas de modèles plus complexes, ces équations seront intégrées numériquement, c'est-à-dire qu'une solution approchée sera calculée par ordinateur, à partir de conditions initiales données et de paramètres (supposés) connus.

Dans un contexte eulérien, on cherchera à décrire ce qui se passe en un point fixe de l'espace. Ainsi l'évolution temporelle de la concentration en plancton $C(x, t)$ en un point x de l'espace à l'instant t s'écrira (en une dimension) à l'aide d'une dérivée partielle de $C(x, t)$ en fonction du temps :

$$\frac{\partial C(x, t)}{\partial t} = P(C, x, t) + J(C, x, t)$$

où $P(C, x, t)$ représente la variation de concentration due au transport physique et $J(C, x, t)$ la variation de la concentration due aux processus biogéochimiques et biologiques. Ce dernier terme sera estimé à partir de la somme des sources ou gains (*e.g.*, croissance, reproduction, ...) moins la somme des puits ou pertes (*e.g.*, broutage, mortalité, ...). Le transport physique résulte d'un terme d'advection par le courant moyen u (représenté par une dérivée partielle par rapport à l'espace x) et d'un terme de diffusion inversement proportionnel au gradient de concentration (et qui a donc tendance à homogénéiser la concentration dans l'espace, représenté par une dérivée partielle seconde par rapport à l'espace x) :

$$P(C, x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} \left(u \cdot C(x, t) \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left(D \frac{\partial C(x, t)}{\partial x} \right)$$

où u est donc le courant moyen et D le coefficient de diffusion turbulente. Une telle équation peut être étendue à deux ou trois dimensions. Dans le cas de la dimension verticale, on peut également représenter un terme de chute ou de nage verticale (Willis, 2011).

Dans un contexte lagrangien, on cherchera à décrire la trajectoire d'un objet ou d'une particule individuelle. On décrira alors l'évolution de ses coordonnées spatiales en fonction du temps. Le transport physique sera alors représenté ainsi :

$$\frac{dx_i}{dt} = u \cdot dt + f(D) \cdot dt$$

où x_i est la coordonnée dans l'espace d'un élément i (une particule, une bouée dérivante, ou un individu), u est toujours le courant moyen et D le coefficient de diffusion turbulente. La fonction $f(D)$ pourra être représentée grâce à des phénomènes de marche aléatoire (Visser, 1997, 2008). Une telle équation peut également être étendue à deux ou trois dimensions. L'intérêt de l'approche lagrangienne, bien que

plus coûteuse en temps de calcul, est qu'elle permet de prendre en compte le comportement individuel de chaque objet (ou particule) dont on simule la trajectoire.

Si u et D sont connus alors on peut estimer le transport physique du plancton. Ce sont ces équations qui sont donc utilisées dans les modèles couplés physique-biologie pour simuler la concentration des organismes planctoniques (mais aussi des traceurs physiques comme la température ou la salinité et des traceurs biogéochimiques comme les nutriments) dans les océans. J'ai ainsi utilisé et/ou développé des modèles eulériens (Ayata *et al.*, 2009, 2014) et lagrangiens (Ayata *et al.*, 2010).

Les paramètres utilisés dans les modèles sont le plus souvent issus de la littérature et parfois estimés à partir d'expériences ou de mesures *in situ*. De nombreux paramètres sont cependant très mal connus. Des techniques d'optimisation peuvent alors être appliquées afin d'estimer au mieux certains paramètres à partir des données dont l'on dispose (Ward *et al.*, 2010). J'ai ainsi développé une méthode d'optimisation des paramètres biogéochimiques par algorithme génétique (Ayata *et al.*, 2013).

Je reviendrai en détails sur les modèles de dispersion larvaire en section 2.2.2 et les modèles biogéochimiques en section 2.3.1.

Analyses statistiques multivariées pour l'écologie

Aujourd'hui, les analyses statistiques multivariées jouent un rôle important en écologie (Legendre et Legendre, 2012) et donc en particulier pour l'étude des écosystèmes pélagiques. Les biologistes (ou écologistes) devraient ne pas avoir peur de (et encore mieux : être formés à) l'utilisation des statistiques. D'autant qu'à l'ère du *big data* et autres jeux de données de grande ampleur, les statistiques multivariées proposent des outils indispensables à l'exploration des données. Combinées à des méthodes issues de la bioinformatique, elles peuvent même contribuer à éclairer d'un nouvel angle les données biologiques (comme combinées à l'analyse de réseaux, voir par exemple Guidi *et al.*, 2016).

En effet, ces techniques peuvent être appliquées à une large gamme de données et permettent ainsi d'analyser les données issues d'observations *in situ* (campagnes en mer), issues de bases de données en ligne, issues de modèles (en fonction des dimensions temporelles et spatiales en particulier), issues de séquençage haut débit, *etc.* J'ai ainsi utilisé des ordinations contraintes en espace réduit (Anderson et Willis, 2003), en particulier des RDA (analyses de redondance) appliquées à des données d'observation (Ayata *et al.*, 2011) ou issues de modèles (Ayata *et al.*, 2010) pour identifier des facteurs explicatifs (parfois combinées à de la partition de variance), ou des MCA (analyses des correspondances multiples, Husson *et al.*, 2010) combinées à des méthodes de groupement pour identifier des groupes d'espèces ayant des caractéristiques similaires (Benedetti *et al.*, 2016).

Les relations statistiques, comme par exemple la relation entre la présence d'une espèce et des variables environnementales, peuvent aussi permettre de construire des modèles statistiques, comme les modèles de distribution d'espèce ou modèle de niche environnementale (Robinson *et al.*, 2011). C'est ce type de modèles statistiques que j'ai récemment utilisés dans le cadre de la thèse de Fabio Benedetti (Benedetti *et al.*, 2017). Je présenterai avec plus de détails ces modèles en section 2.4.3.

Je vais maintenant présenter mes travaux de recherches autour de trois axes thématiques : la dispersion larvaire, la production primaire et la biogéographie du zooplancton.

2.2 Connectivité et dispersion larvaire

2.2.1 Dynamique des métapopulations marines

La dynamique des populations marines dépend de la connectivité, définie comme l'échange d'individus entre populations plus ou moins éloignées (Cowen *et al.*, 2007; Pineda *et al.*, 2007). Ces populations constituent alors une métapopulation (Levins, 1969; Harrison, 1991; Hanski, 1999; Botsford *et al.*, 1994). En milieu marin, où l'habitat est très fragmenté, une métapopulation correspond donc à un réseau de populations locales discrètes dont chacune détermine en grande partie sa propre dynamique (auto-recrutement) mais dont une partie de la dynamique est également influencée par les autres populations locales à travers la dispersion d'individus (Kritzer et Sale, 2003).

Chez les invertébrés benthiques et les poissons démersaux, la dispersion est assurée par une phase larvaire planctonique (méroplancton), on parle alors de cycle de vie benthopélagique (Figure 2.8). Pour ces organismes, les phases juvéniles et adultes sont benthiques et plus ou moins sédentaires et inféodées au substrat, tandis que la phase larvaire est planctonique (Eckman, 1996; Thorson, 1950) et présente donc des caractéristiques écologiques radicalement différentes (habitat, nourriture, *etc.*) (Bachelet, 1990).

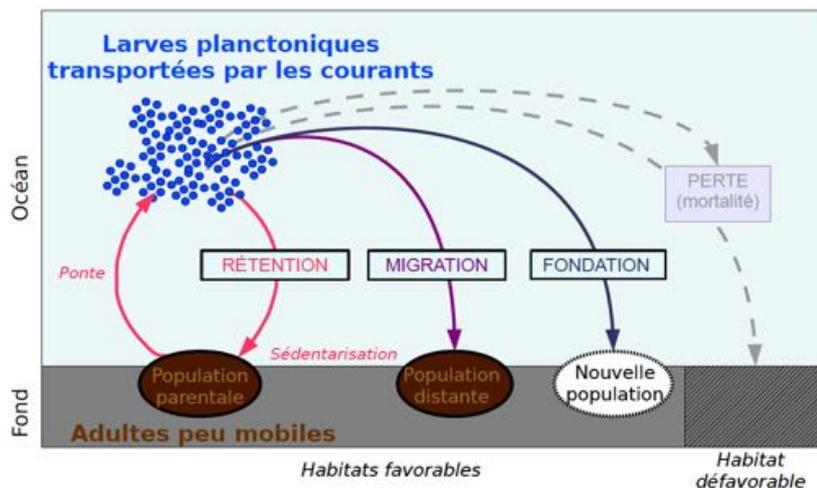


FIGURE 2.8: Cycle de vie benthopélagique. Chez de nombreuses espèces d'invertébrés marins, les adultes vivent fixés sur le fond (en marron) tandis que les larves planctoniques sont libres et transportées par les courants (en bleu). Si elles rencontrent un habitat favorable à l'issue de leur développement, elles peuvent se sédentariser au sein de leur population parentale ou d'une population distante, ou encore fonder une nouvelle population. Dans le cas contraire elles meurent.

Dès 1946, Thorson a souligné l'importance du transport et de la survie larvaire dans la dynamique des populations d'invertébrés marins et leur variabilité spatio-temporelle. Cette idée fût reprise et formalisée par la suite par la théorie du *supply-side ecology*, qui met en exergue le rôle majeur des apports larvaires et de la dispersion dans la dynamique des populations marines (Gaines et Roughgarden, 1985; Lewin, 1986). Selon cette théorie, ce sont les processus affectant la phase larvaire qui sont responsables de la variabilité spatio-temporelle du nombre d'individus

dans une population en déterminant les conditions initiales du recrutement (Caley *et al.*, 1996).

Selon les définitions proposées par Cowen *et al.* (2007) et Pineda *et al.* (2007), le transport larvaire est la résultante de deux phénomènes (Figure 2.9A) : (i) le transport physique des larves par advection et diffusion turbulente et (ii) le comportement natatoire des larves sur la verticale. Le transport larvaire correspond donc au déplacement des larves dans la masse d'eau. Le terme de dispersion larvaire désigne quant à lui l'ensemble des processus régulant la dissémination des larves, depuis la ponte au sein de la population parentale jusqu'à la sédentarisation au sein d'un habitat benthique (Figure 2.9B). La dispersion est donc la résultante des caractéristiques de la reproduction (*e.g.*, lieu et période de ponte), de la survie larvaire, du transport larvaire et de la sédentarisation (*e.g.*, choix de l'habitat). Les distances de dispersion estimées chez les organismes marins (algues, invertébrés, poissons) à partir des données génétiques s'échelonnent du mètre au millier de kilomètres (Kinlan et Gaines, 2003; Gaines *et al.*, 2007).

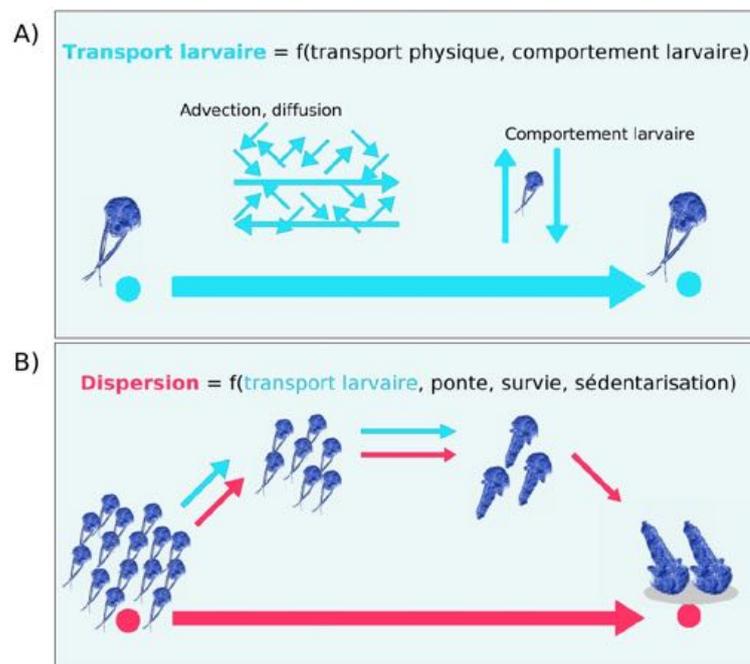


FIGURE 2.9: Définitions du transport (A) et de la dispersion larvaire (B) selon Pineda *et al.* (2007). Les processus impliqués dans le transport larvaire sont indiqués par des flèches bleu clair (transport physique résultant des processus d'advection et de diffusion, comportement vertical de nage), les processus impliqués dans la dispersion larvaire sont indiqués par des flèches roses (transport, ponte, survie larvaire, sédentarisation). Figures modifiées d'après Pineda *et al.* (2007).

La connectivité inclue la dispersion et la survie post-larvaire. Elle régit la persistance des populations locales (Hastings et Botsford, 2006), les limites biogéographiques de distribution des espèces (Gaylord et Gaines, 2000; Zacherl *et al.*, 2003), mais aussi les potentialités d'expansion des espèces en réponse à des perturbations, qu'il s'agisse de changements des conditions environnementales dus à des pollutions ou au changement climatique, à la fragmentation de l'habitat ou aux invasions biologiques (Cowen et Sponaugle, 2009).

Dans la suite de cette section je présenterai de courtes synthèses sur la modélisation de la dispersion larvaire, l'importance des structures à méso-échelle sur la dispersion larvaire, les conséquence du changement climatique sur la dispersion et la prise en compte de la connectivité pour la protection de la biodiversité marine.

2.2.2 Modélisation de la dispersion larvaire

La modélisation couplée biologie-physique est un outil puissant pour l'étude de la dispersion et de la connectivité (Werner *et al.*, 2007). Ces modèles couplés allient un modèle physique de circulation océanique (modèle hydrodynamique) à un modèle de transport larvaire ou de dispersion larvaire, c'est-à-dire en prenant en compte explicitement la ponte, la survie (ou la mortalité) et la sédentarisation (Pineda *et al.*, 2007). Un nombre plus ou moins important de paramètres biologiques et environnementaux ainsi que leurs interactions peuvent donc être pris en compte : date et lieu de ponte, quantité de larves émises, transport par des courants réalistes propres à la zone d'étude (en particulier incluant les processus à méso-échelle), survie/mortalité et développement larvaire, comportement natatoire, comportement de sédentarisation.

Nous avons vu en introduction (section 2.1.5) que l'on pouvait distinguer les modèles eulériens des modèles lagrangiens. Ceci s'applique en particulier aux modèles de dispersion larvaire (Figure 2.10).

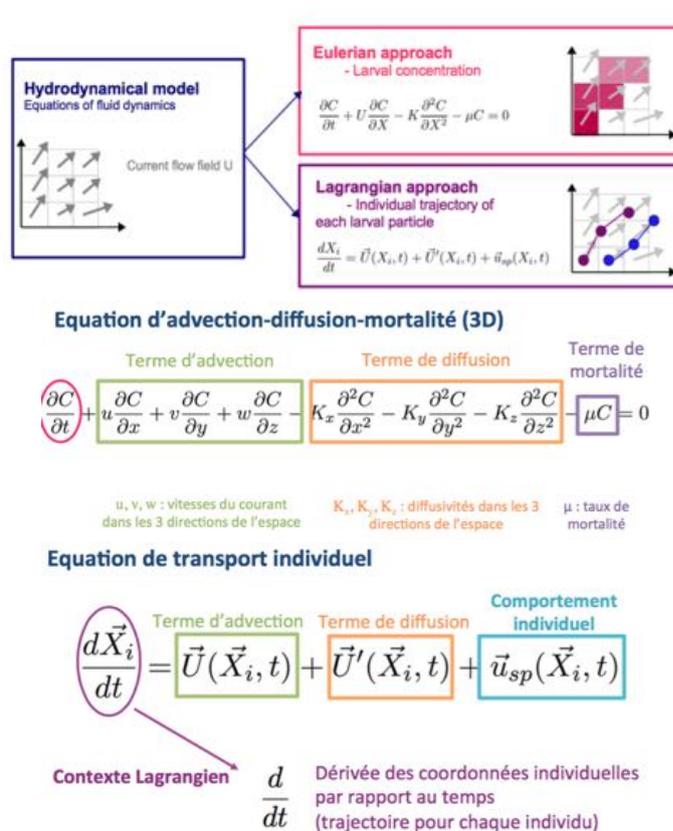


FIGURE 2.10: Equations de la dispersion larvaire. En haut : principe général du couplage avec le modèle hydrodynamique. Au milieu : Équation eulérienne du transport larvaire (équation d'advection-diffusion-mortalité). En bas : Équation lagrangienne, individu-centrée.

Les modèles eulériens permettent de simuler l'évolution temporelle de la concentration larvaire dans chaque maille du modèle en résolvant l'équation d'advection-diffusion-mortalité (Figure 2.10 milieu). Historiquement, ce sont ces modèles qui ont tout d'abord été utilisés pour simuler la dispersion larvaire. Ainsi, un modèle eulérien théorique a permis de simuler l'influence d'une circulation côtière idéalisée sur la dynamique des populations de balanes (Roughgarden *et al.*, 1988). Plus tard un autre modèle théorique a permis de tester plusieurs hypothèses sur les conséquences de différents courants océaniques simples et couramment observés le long des côtes sur la dispersion larvaire et la dynamique des populations (Gaylord et Gaines, 2000). Des modèles de dispersion eulériens ont ensuite été utilisés pour simuler la dispersion larvaire dans des environnements hydrodynamiques réalistes, comme pour les bivalves *Mytilus galloprovincialis* et *Mytilus edulis* dans le sud-ouest de l'Angleterre (Gilg et Hilbish, 2003), le polychète *Pectinaria koreni* en Manche (Ellien *et al.*, 2004; Jolly *et al.*, 2009), l'étoile de mer invasive *Asterias amurensis* dans le sud de l'Australie (Dunstan et Bax, 2007), les coraux de l'océan Pacifique Tropical (Treml *et al.*, 2008), ou encore le polychète *Sabellaria alveolata* responsable de la construction de récifs biogéniques dans la Baie du Mont-Saint-Michel (Ayata *et al.*, 2009).

Les modèles lagrangiens, qui permettent le suivi de trajectoires individuelles de particules larvaires (Figure 2.10 bas), sont donc des modèles individu-centrés (*Individual Based Models* ou IBM, Miller, 2007; Werner *et al.*, 2001). Avec l'augmentation des puissances de calcul des ordinateurs modernes, les modèles lagrangiens ont été largement utilisés ces dernières années pour suivre *in silico* les trajectoires potentielles d'un très grand nombre de particules larvaires (Cowen *et al.*, 2000; Miller, 2007; Werner *et al.*, 2001). La dispersion lagrangienne de particules passives a ainsi permis de caractériser la dispersion dans certaines régions côtières, comme le long des côtes chiliennes (Aiken *et al.*, 2007), dans le nord du Golfe de Californie au Mexique (Marinone *et al.*, 2008), ou hauturières, comme le long d'une dorsale océanique dans l'Océan Pacifique (McGillicuddy *et al.*, 2010). Et puisque la distribution verticale des particules larvaires peut être imposée, des modèles lagrangiens ont aussi servis à modéliser la dispersion de particules à différentes profondeurs le long des côtes nord américaines (Edwards *et al.*, 2007), en Atlantique Nord (Blanke *et al.*, 2012) ou autour d'Hawaï (Vaz *et al.*, 2013).

Dans des modèles lagrangiens plus réalistes, les particules peuvent être caractérisées par des paramètres biologiques très simples pour représenter la biologie larvaire ou bien par des paramètres biologiques spécifiques estimés *in situ* ou en laboratoire, en particulier concernant la ponte, la croissance ou le comportement natatoire des larves (Metaxas et Saunders, 2009). La dispersion lagrangienne a ainsi permis de simuler la dispersion d'espèces «types», comme les invertébrés des sables fins dans le Golfe de Gascogne (Ayata *et al.*, 2010), les coraux au large de Singapour (Tay *et al.*, 2012), les coquillages en mer d'Irlande (Robins *et al.*, 2013) ou les bivalves profonds de l'Atlantique Nord (Etter et Bower, 2015).

Enfin d'autres études ont modélisé la dispersion lagrangienne en se basant sur des paramètres biologiques spécifiques, tels que la croissance et de comportement larvaire de la morue *Gadus morhua* en Atlantique Nord-Est (Vikebø *et al.*, 2005, 2007), le comportement de nage des larves de deux espèces d'huîtres, *Crassostrea virginica* et *Crassostrea ariakensis*, dans la baie de Chesapeake (North *et al.*, 2008), la ponte et la mortalité température-dépendance de deux espèces d'annélides des sources hydrothermales profondes, *Riftia pachyptila* et *Alvinella pompejana*, au niveau d'une

cheminée hydrothermale de la dorsale du Pacifique Oriental (Bailly-Bechet *et al.*, 2008), les caractéristiques de ponte et les vitesses de nage des larves du loup de mer *Centropristis striata* en Atlantique Nord Est (Edwards *et al.*, 2008) ou du mérrou brun *Epinephelus marginatus* en Méditerranée (Andrello *et al.*, 2013), les caractéristiques de ponte de la balane *Chthamalus montagui* le long des côtes anglaises (Keith *et al.*, 2011), la mortalité du hareng Atlantique *Clupea harengus* en Mer du Nord (Peck et Hufnagl, 2012), la durée de vie des larves d'invertébrés profonds du Golfe du Mexique (Young *et al.*, 2012), la durée de vie température-dépendante des larves de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* en baie de Saint-Brieuc et en baie de Seine (Nicolle *et al.*, 2013), ou encore la ponte, la mortalité et le comportement de nage du poisson demoiselle *Stegastes partitus* dans les Keys (Vaz *et al.*, 2016).

2.2.3 Influence relative des facteurs physiques et biologiques sur la dispersion larvaire

La prise en compte fine et réaliste de tous les paramètres biologiques qui influencent la dispersion larvaire et de leurs interactions avec les conditions environnementales demeure un défi (Hannah, 2007; Leis, 2007; Metaxas et Saunders, 2009). Cependant, ces quinze dernières années ont permis de mieux comprendre l'impact relatif des facteurs physiques et biologiques sur la dispersion larvaire et la connectivité en milieu marin.

De quoi dépend la distribution des larves planctoniques ?

En milieu côtier, l'environnement hydrodynamique complexe est susceptible de contraindre le transport des organismes méroplanctoniques, comme les tourbillons côtiers, la couche limite côtière, ou le cisaillement vertical (Largier, 2003). Il a ainsi été montré que le méroplancton pouvait se retrouver «piégé» puis transporté par des plumes estuariennes qui jouent alors le rôle de barrière physique à leur transport vers le large (Thiébaud *et al.*, 1996; Shanks *et al.*, 2002, 2003b). J'ai également déjà mentionné en section 2.1.3 que les caractéristiques biologiques des espèces, et en particulier le comportement de nage sur la verticale, pouvaient moduler ce transport, en particulier lorsque les structures hydrodynamiques auraient tendance à transporter les larves vers le large comme dans les estuaires (Thiébaud *et al.*, 1992) ou dans les zones d'upwelling (Shanks *et al.*, 2003a; Queiroga *et al.*, 2007).

Les campagnes *in situ* permettent de collecter le méroplancton et d'en décrire la distribution. Dans le Nord du Golfe de Gascogne, j'ai par exemple mis en évidence le rôle prépondérant de l'organisation spatiale des structures hydrologiques à mésoéchelle (c'est-à-dire ici d'une plume estuarienne côtière) dans la variabilité de la distribution du méroplancton (Ayata *et al.*, 2011). A partir de données récoltées lors de campagnes océanographiques que j'ai dirigées en tant que chef de mission, j'ai pu identifier certains facteurs responsables de la distribution du méroplancton. En utilisant des analyses statistiques multivariées (en particulier de la partition de variance à partir de régressions multiples et d'analyses canoniques de redondances ou RDA) j'ai quantifié le rôle relatif de l'espace géographique seul (position géographique des stations d'échantillonnage), de l'environnement seul (hydrologie) et de la structuration spatiale de l'environnement (structures à mésoéchelle) dans la distribution

du méroplancton (Figure 2.11). Ces résultats ont révélé que ce n'étaient pas les caractéristiques hydrologiques des masses d'eau en tant que telles qui contrôlaient les abondances larvaires, mais la structuration spatiale de ces caractéristiques, c'est-à-dire les structures hydrologiques à mésoéchelle, en lien avec la distribution des zones de ponte. Ainsi, la présence de structures dynamiques capables de piéger les larves à proximité des habitats adultes favorise la rétention larvaire en zone côtière.

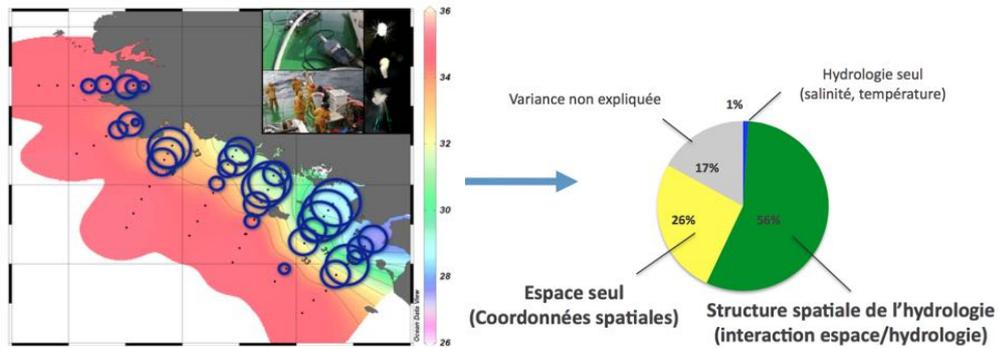


FIGURE 2.11: Distribution du méroplancton dans le Nord du Golfe de Gascogne et facteurs explicatifs. À gauche : abondances larvaires du polychète *Pectinaria koreni* en mai 2008 superposées à la salinité de surface, mettant en avant la localisation d'une plume d'eau dessalée. À droite : partition de variance permettant de quantifier l'importance relative de l'hydrologie seule, de l'espace seul et de leur interaction (structure spatiale de l'environnement) dans la distribution des abondances larvaires. Une partie des comptages larvaires a été réalisée par Robin Stolba que j'ai co-encadré pendant son stage de Master 2 et qui est donc deuxième auteur de l'article issu de ce travail (Ayata *et al.*, 2011).

Par la suite, d'autres études ont continué à décrire certaines structures hydrodynamiques agissant comme des structures de rétention pour les larves d'invertébrés côtiers, comme les structures frontales (*e.g.*, Weidberg *et al.*, 2014; Hidalgo *et al.*, 2014) ou les plumes dessalées (*e.g.*, Höfer *et al.*, 2017). En revanche, seulement un très petit nombre d'études ont permis de quantifier les rôles relatifs de l'hydrologie, de la biologie et des structures spatiales dans la distribution du méroplancton (Meerhoff *et al.*, 2014; Sorochan et Quijón, 2014; Silberberger *et al.*, 2016). Ces études ont néanmoins confirmé l'importance de la structuration spatiale de l'environnement en lien avec les facteurs biologiques (lieux et dates de ponte) dans la distribution du méroplancton.

Interactions biophysiques et connectivité

Les modèles couplés biophysiques permettent de simuler l'environnement hydrodynamique de manière très réaliste, c'est-à-dire en prenant en compte tous les forçages qui en gouvernent la dynamique : bathymétrie, conditions de marée, conditions météorologiques (régime de vent et pression atmosphérique), débits fluviaux, turbulence à micro-échelle. S'ils ont permis de montrer que le transport physique seul ne pouvait expliquer la rétention larvaire ou certaines des divergences génétiques observées *in situ* (McGillicuddy *et al.*, 2010; Etter et Bower, 2015), ils ont avant tout permis de démontrer l'impact sur la dispersion larvaire de structures hydrodynamiques à mésoéchelle, telles que les tourbillons hauturiers dans la diminution des

temps de transport larvaire transatlantique (Blanke *et al.*, 2012) ou les tourbillons côtiers dans la rétention larvaire des espèces côtières (Ayata *et al.*, 2009).

J'ai ainsi simulé la dispersion larvaire et la connectivité entre les récifs d'Hermelles de la Baie du Mont-Saint-Michel (Figure 2.12; Ayata *et al.* (2009)). Ces récifs intertidaux sont construits par le polychète tubicole grégaire *Sabellaria alveola*. Les plus grands récifs du monde se situent le long des côtes françaises, en particulier en Baie du Mont-Saint-Michel, en Manche, où se trouvent un petit récif (0,29 km²) et un très grand récif d'environ 2,23 km², menacé de destruction par les activités humaines. L'existence d'une barrière physique à la rétention avait été suggérée par des observations *in situ* et des données génétiques pour expliquer la présence et le maintien de ces récifs en Baie du Mont-Saint-Michel. En utilisant un modèle eulérien de dispersion larvaire spécifique aux Hermelles et prenant en compte le comportement grégaire de sédentarisation des larves, j'ai ainsi pu démontrer le rôle d'un tourbillon côtier au large de Saint-Malo dans la rétention des larves à l'échelle de la baie (Figure 2.12, milieu). J'ai aussi démontré que la connectivité entre les récifs était bidirectionnelle et très variable en fonction des conditions de vent, mais que le plus grand récif était la source de la plupart des larves capables de se sédentariser (Figure 2.12, bas).

Les modèles couplés permettent également de quantifier le rôle relatif de différents paramètres biologiques. On peut ainsi citer les études ayant testé l'impact sur la dispersion de :

- la date de ponte (Baums *et al.*, 2006; Edwards *et al.*, 2007, 2008; Mitarai *et al.*, 2008; Ayata *et al.*, 2009, 2010; Vaz *et al.*, 2013),
- la croissance et/ou la durée de vie larvaire (Aiken *et al.*, 2007; Edwards *et al.*, 2007; Siegel *et al.*, 2003; Vikebø *et al.*, 2005; Ayata *et al.*, 2010; Trembl *et al.*, 2012; Young *et al.*, 2012; Nicolle *et al.*, 2013),
- la mortalité larvaire (Ellien *et al.*, 2004; Peck et Hufnagl, 2012), ou encore
- le comportement natatoire des larves (Paris et Cowen, 2004; Fiksen *et al.*, 2007; Paris *et al.*, 2007; Vikebø *et al.*, 2007; North *et al.*, 2008; Ayata *et al.*, 2010).

Il ressort de ces différentes études que ce sont, en réalité, les interactions entre environnement physique et caractéristiques biologiques qui régissent la dispersion et la connectivité en milieu marin.

Ainsi, à l'aide d'un modèle lagrangien, j'ai identifié des conditions particulières permettant des échanges larvaires à travers une zone de transition biogéographique entre le Golfe de Gascogne et la Manche (Ayata *et al.*, 2010)^c. Pour les populations d'invertébrés côtiers de sables fins, j'ai démontré l'importance de la variabilité saisonnière des conditions hydroclimatiques et des traits d'histoire de vie (phénologie de la ponte, durée de vie larvaire, comportement natatoire des larves) dans le transport larvaire et la connectivité le long des côtes Atlantiques françaises (Figure 2.13). J'ai aussi montré que des échanges larvaires étaient rares mais possibles entre le Golfe de Gascogne et la Manche. Ces échanges, unidirectionnels du Sud vers le Nord, ne semblent en effet possibles que lorsque les événements de ponte ont lieu pour certaines conditions hydroclimatiques (forts apports fluviaux suivis de forts vents de sud-ouest) et que les durées de vie larvaires sont relativement longues (4 semaines).

^cCes travaux ont également fait l'objet d'une [communication grand public](#) sur un blog dédié à l'utilisation des maths pour les sciences.

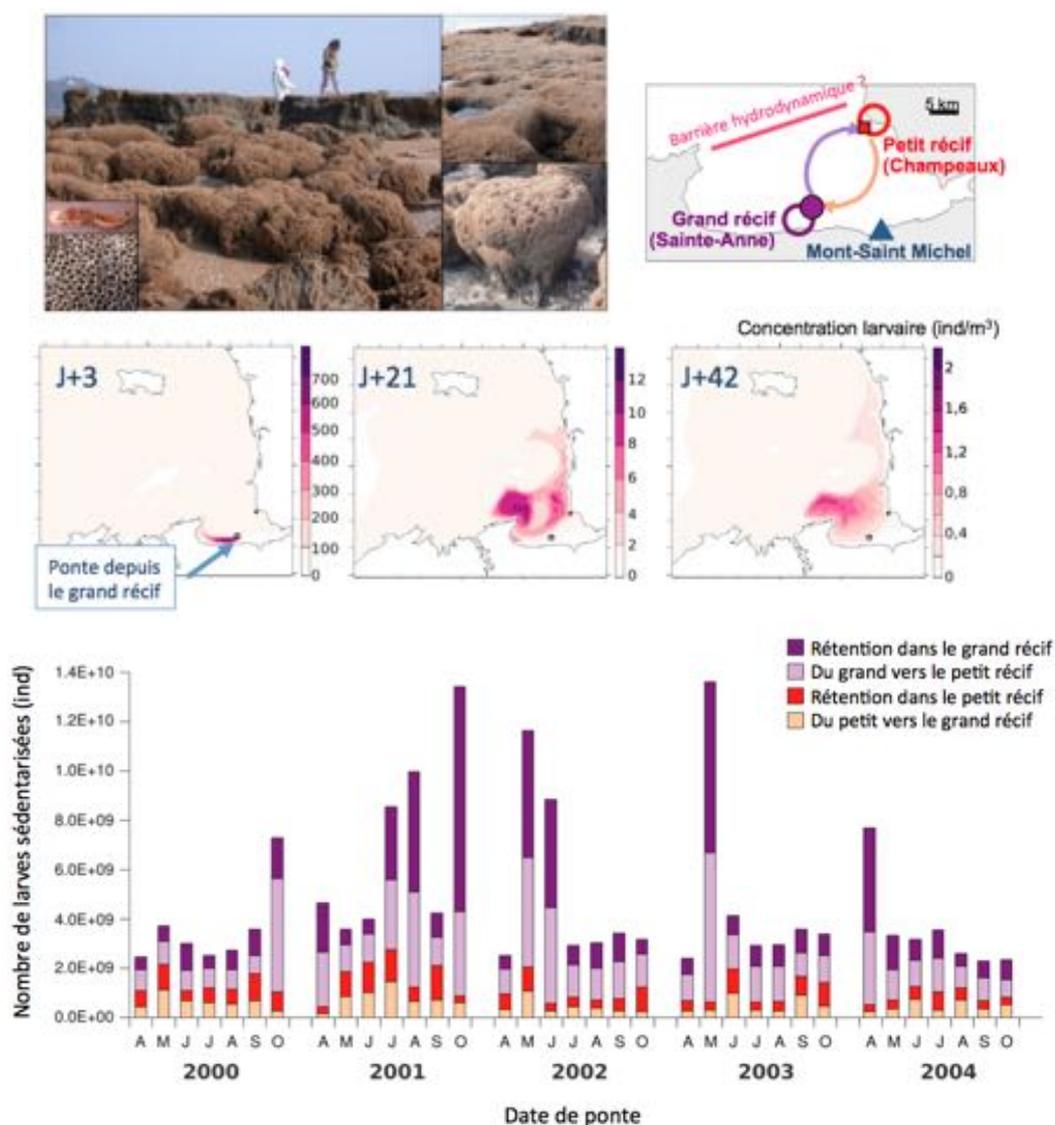


FIGURE 2.12: Simulation eulérienne de la dispersion larvaire entre récifs d'Hermelles (d'après Ayata *et al.* (2009)). En haut : Une barrière physique à la dispersion avait été suggérée pour expliquer la présence d'importants récifs d'Hermelles en Baie du Mont-Saint-Michel. Au milieu : Évolution temporelle des concentrations larvaires simulées par un modèle eulérien. Les larves ont été émises depuis le grand récif, et la dispersion est simulée en conditions de marées réalistes mais sans vent. On constate en effet que les larves sont piégées dans un tourbillon côtier. En bas : Évolution du nombre de recrues simulées en conditions réalistes de marées et de vent de 2000 à 2004 pour des pontes mensuelles d'Avril à Octobre depuis le grand récif et depuis le petit récif. Les couleurs indiquent le récif de ponte et le récif de sédentarisation. La connectivité a donc lieu dans les deux sens entre les deux récifs, même si le grand récif joue un rôle clef étant donné sa forte fécondité. On constate également que certaines conditions particulières de vent favorisent une très forte rétention à l'échelle de la Baie du Mont-Saint-Michel comme en Octobre 2001, en Mai et en Juin 2002, ou en Mai 2003.

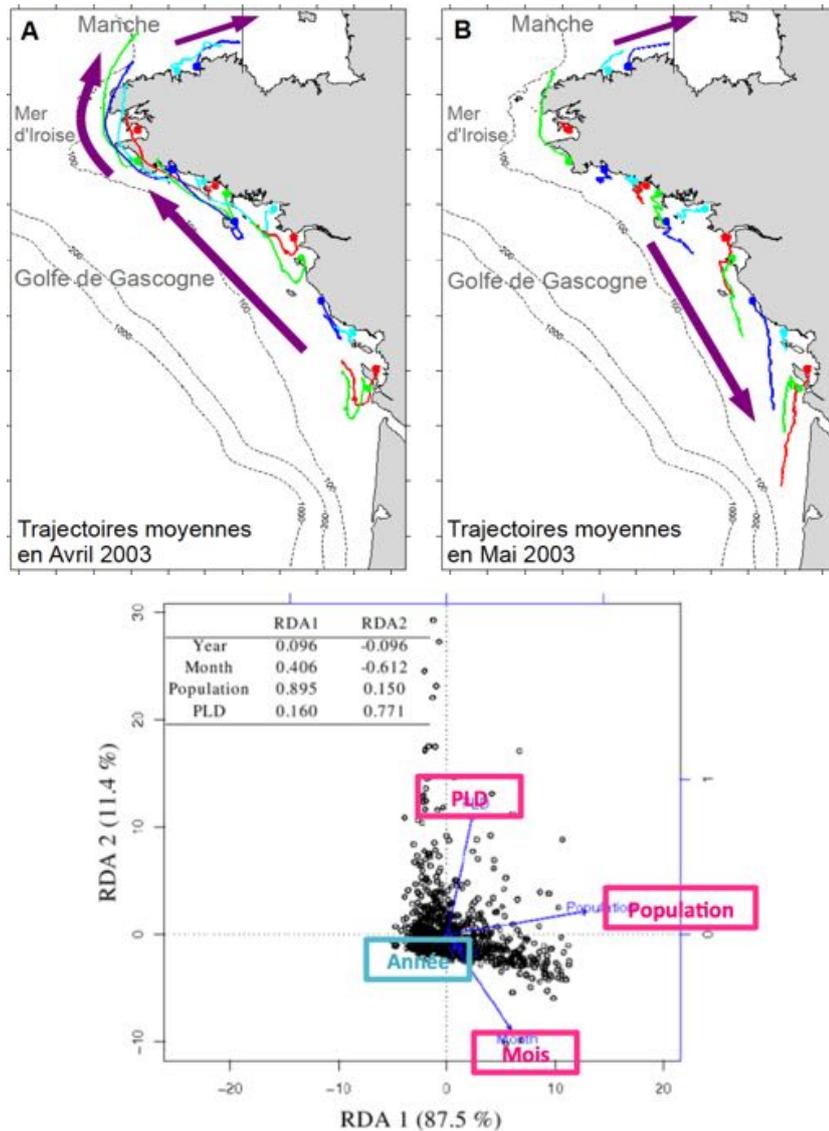


FIGURE 2.13: En haut : Simulation lagrangienne de la dispersion larvaire à l'aide d'un modèle bio-physique : trajectoires moyennes de 1000 larves émises depuis 16 populations côtières en Manche et dans le Golfe de Gascogne simulant une ponte A) en avril 2003 et B) en mai 2003 (d'après Ayata *et al.* (2010)). Les courbes de couleurs représentent le transport moyen des larves depuis chacune des 16 populations côtières représentée par un point. Les flèches violettes indiquent le sens de la dispersion. Pour les larves émises depuis les populations du Golfe de Gascogne, on constate une inversion du sens de la dispersion entre ces deux dates de ponte, tandis que la dispersion moyenne des larves émises en Manche n'est pas modifiée. On remarque que les larves émises en avril 2003 depuis les populations du Nord du Golfe de Gascogne sont transportées vers la Manche permettant ainsi la connectivité à travers la mer d'Iroise. En bas : Résultat d'une analyse canonique des redondances (RDA) sur les 17 descripteurs utilisés pour décrire la dispersion de 1120 événements de ponte simulés pour 5 ans, 7 mois, 16 populations parentales et 2 durées de vie larvaires (PLD). Les principaux facteurs responsables de la variabilité de la dispersion sont la localisation de la population parentale et le mois de ponte et dans une moindre mesure la durée de vie larvaire. En revanche, aucun effet interannuel significatif n'a pu être observé.

Par exemple, dans une zone soumise à la marée comme la mer d'Irlande, Robins *et al.* (2013) ont montré qu'un comportement de nage synchronisé avec la marée avait pour conséquence de permettre aux larves d'invertébrés côtiers (d'estuaires ou de sables fins) de rester plus proches des côtes pendant leur dispersion, d'augmenter le taux de rétention locale et d'augmenter la connectivité avec les populations proches, contrairement à ce qui a été simulé en l'absence de comportement de nage ou avec un comportement nyctéméral (migrations jour/nuit). Pour les larves de poissons coralliens des Keys en Floride, Vaz *et al.* (2016) ont montré que *the perfect storm* a lieu lorsqu'il y a co-occurrence des phénomènes physiques et biologiques, en l'occurrence lorsque la ponte a lieu alors que les structures frontales du courant de Floride sont présentes à proximité des récifs et que les larves, caractérisées par un comportement vertical ontogénétique, se retrouvent piégées par des tourbillons cycloniques.

Bien que la modélisation biophysique demeure un outil puissant, elle est cependant souvent limitée par nos faibles connaissances de la biologie des organismes et le manque de données spécifiques issues d'observation ou d'expérimentation en laboratoire, en particulier concernant la mortalité larvaire, les comportements de nage (stimuli, vitesses) et les caractéristiques physiologiques des larves (taux de croissance, nutrition) (Peck et Hufnagl, 2012). D'importants efforts sont donc encore nécessaires pour caractériser au mieux les paramètres biologiques spécifiques utilisés dans les modèles de dispersion larvaire.

2.2.4 Conséquence du changement climatique sur la dispersion

Les conséquences du changement climatique sur les écosystèmes marins sont nombreuses (Fields *et al.*, 1993; Harley *et al.*, 2006; Cheung *et al.*, 2009, 2013; Poloczanska *et al.*, 2013), en particulier sur la distribution de la biodiversité, la composition des communautés, les abondances, la phénologie, la physiologie, la démographie, la productivité des écosystèmes, la calcification des organismes, ou encore la connectivité des métapopulations marines (Munday *et al.*, 2009; Lett *et al.*, 2010; Gerber *et al.*, 2014; Wilson *et al.*, 2016; van Gennip *et al.*, 2017)^d.

Ainsi, l'augmentation de la température de l'eau due au changement global pourrait modifier la phénologie de la reproduction des invertébrés côtiers (Lawrence et Soame, 2004), ce qui induirait des modifications des interactions trophiques des larves planctoniques (Edwards et Richardson, 2004; Kirby *et al.*, 2007) et donc diminuerait la survie larvaire et le succès de la dispersion. L'augmentation de la température pourrait aussi accélérer le développement larvaire et donc conduire à des durées de vie larvaire plus courtes (Duarte, 2007; O'Connor *et al.*, 2007). En parallèle, des modifications de la circulation des courants pourraient induire des changements dans les schémas de dispersion et donc modifier la connectivité (Wilson *et al.*, 2016; van Gennip *et al.*, 2017). Enfin, la fragmentation et/ou la perte d'habitat dues au changement global pourraient également fortement diminuer la connectivité des populations marines (Gerber *et al.*, 2014).

^dLes lectrices et lecteurs intéressés plus spécifiquement par les conséquences du changement climatique sur la dispersion des larves de poissons pourront également se référer à Llopiz *et al.* (2014)

A l'échelle du Golfe de Gascogne, j'ai ainsi testé les conséquences d'un changement dans la phénologie de la reproduction (pontes précoces) et d'une accélération du développement larvaire (durées de vie larvaires raccourcies) sur la connectivité (Figure 2.14). Ces travaux ont été publiés dans un article de synthèse où je suis deuxième auteur (Lett *et al.*, 2010).

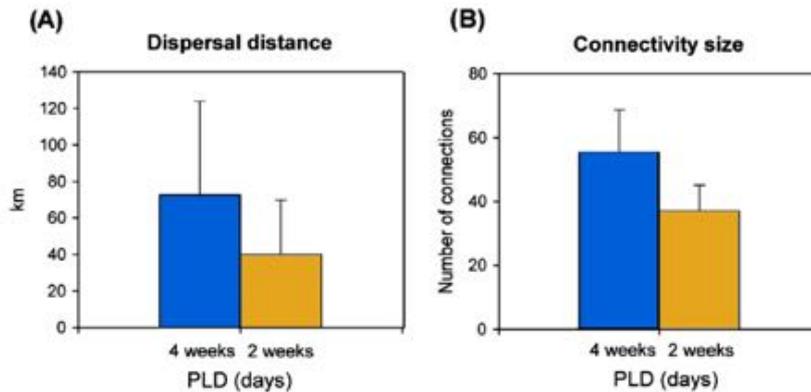


FIGURE 2.14: Conséquences d'une diminution de la durée de vie larvaire (PLD) de 4 à 2 semaines sur A) la distance de dispersion moyenne et B) la taille de la connectivité pour une espèce générique d'invertébré côtier d'habitat fragmenté du Golfe de Gascogne (d'après Lett *et al.* (2010)). En Europe, une augmentation maximale de la température de 5,3°C était prédite par le 4^{ème} rapport du GIEC (IPCC, 2007). Conformément à ces prédictions, une température moyenne de 9°C atteindrait alors 14,3°C. Une telle variation de température aurait pour conséquence une diminution de 50 % de la durée de vie larvaire de 4 à 2 semaines selon la relation entre température et durée de vie larvaire proposée par O'Connor *et al.* (2007). Une telle diminution de la durée de vie larvaire induirait une diminution de 45 % de la distance moyenne de dispersion dans le Golfe de Gascogne (de 73 ± 51 km à 40 ± 29 km) et à une diminution de 30 % de la taille de connectivité (de 55 ± 13 connexions à 37 ± 8 connexions), définie comme le nombre de connexions entre les 16 populations adultes considérées. Les valeurs moyennes et les déviations standard (barres d'erreur) ont été calculées pour 35 dates de pontes simulées de Février à Août pour les années 2001 à 2005 et pour 16 populations adultes (cf Ayata *et al.* (2010) pour plus de détails sur le modèle utilisé). J'ai aussi montré qu'une phénologie avancée, et donc des pontes précoces, pourraient induire dans le Golfe de Gascogne une inversion du sens de la dispersion (nous avons vu que le transport larvaire avait généralement lieu vers le nord-ouest de Février à Avril et vers le sud-est de Mai à Août, Figure 2.13; Ayata *et al.* (2010)). Ces pontes précoces pourraient favoriser la connectivité vers les populations les plus septentrionales et augmenter la taille de connectivité (de 48 ± 9 à 65 ± 12 connexions).

Une possible augmentation de la connectivité à petite échelle et une diminution de la connectivité à plus grande échelle spatiale ont par la suite été également montrées dans d'autres régions du globe et pour d'autres organismes, comme les espèces associées aux récifs coralliens du Pacifique Sud (Kendall *et al.*, 2013), ou les petits poissons pélagiques dans le courant de Humboldt le long des côtes chiliennes (Brochier *et al.*, 2013).

Par ailleurs, les barrières hydrodynamiques à méso-échelle pourraient limiter les changements de distributions des espèces attendues en réponse à la hausse des températures (Keith *et al.*, 2011; Gerber *et al.*, 2014; Cetina-Heredia *et al.*, 2015). Plusieurs études récentes se sont donc plus spécifiquement intéressées à estimer les

conséquences sur la dispersion larvaire d'une modification des courants combinée à une augmentation des températures, que ce soit pour le mérou brun *Epinephelus marginatus* en Méditerranée (Andrello *et al.*, 2015) ou pour les espèces associées aux récifs coralliens dans le Pacifique Sud (Kendall *et al.*, 2016).

2.2.5 Dispersion, connectivité et protection de la biodiversité

En plus du changement climatique, la biodiversité marine doit actuellement faire face à de nombreux problèmes également dus à l'homme, tels que la surpêche, l'eutrophication, les invasions biologiques et la dégradation et/ou la destruction des habitats (Gray, 1997; Fogarty et Botsford, 2007; Jones *et al.*, 2007; Costello *et al.*, 2010; Selig *et al.*, 2014). Pour proposer des mesures adaptées de protection, de conservation et de gestion de la biodiversité marine, la connaissance des modalités de dispersion et des patrons de connectivité est un pré-requis indispensable (Roberts, 1997; Almany *et al.*, 2009; Botsford *et al.*, 2009). En effet, la taille, la localisation et le nombre de réserves marines à mettre en place pour assurer une conservation optimale de la diversité seront largement déterminés par les échelles spatiales de la dispersion larvaire des espèces ciblées et le degré de connectivité des habitats considérés (Jones *et al.*, 2007; Palumbi *et al.*, 2003; Palumbi, 2004).

La modélisation couplée bio-physique de la dispersion et de la connectivité permet ainsi de répondre à certaines des questions associées à la protection de la biodiversité marine. Il est par exemple possible de modéliser la dispersion larvaire d'espèces invasives pour mieux comprendre le succès de leur invasion (Herbert *et al.*, 2012) ou de modéliser l'influence du transport lié aux activités humaines, et particulier aquacoles, dans la dispersion des espèces (Woodin *et al.*, 2014). Pendant ma thèse, j'ai ainsi collaboré avec un autre doctorant de mon laboratoire pour construire un modèle analytique de dispersion larvaire pour une espèce invasive, le gastéropode *Crepidula fornicata* (Rigal *et al.*, 2010).

Dans un contexte de gestion et de conservation d'un patrimoine naturel, l'étude de la dispersion et de la connectivité peut aussi aider à identifier des zones prioritaires pour la protection et le management (Magris *et al.*, 2014) et ainsi définir des aires marines protégées (ou MPA), que ce soit à des échelles régionales (Tremblay et Halpin, 2012; Andrello *et al.*, 2013; Garavelli *et al.*, 2014; Rossi *et al.*, 2014; Dubois *et al.*, 2016) ou locales (Basterretxea *et al.*, 2012; Pujolar *et al.*, 2013; Bray *et al.*, 2017), et en particulier pour des zones très difficiles d'accès comme l'océan profond (Hilário *et al.*, 2015).

A l'échelle de la Baie du Mont-Saint-Michel, mes travaux ont ainsi permis de mettre en évidence l'importance relative des facteurs bio-physiques expliquant la présence dans cette zone de deux des plus grands récifs biogéniques d'Europe, les récifs d'Hermelles, et de souligner la nécessité de la protection conjointe de ces deux récifs (Ayata *et al.*, 2009) (cf. Figure 2.12).

2.3 Production primaire et fonctionnement des écosystèmes pélagiques

J'ai effectué une mobilité thématique pour mon post-doctorat (Sept. 2010-Mai 2012). Celui-ci s'est déroulé à l'INRIA Rocquencourt (Institut National de Recherche en Informatique et Automatique) et au LOCEAN-IPSL (Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentations et Approches Numériques, UMR 7159). Mon projet de post-doctorat portait sur la représentation de la production primaire dans les modèles biogéochimiques océaniques. Après avoir présenté rapidement ce type de modèles (principes, limitations), je présenterai mes résultats sur l'importance de la prise en compte de la photoacclimatation et la stœchiométrie variable du phytoplancton pour modéliser la production primaire océanique. Je reviendrai dans le chapitre suivant sur les limites actuelles des modèles biogéochimiques océaniques et sur certaines perspectives de recherche associées (section 3.3.1).

2.3.1 Modélisation biogéochimique océanique

Les modèles biogéochimiques océaniques sont aussi appelés modèles d'écosystèmes marins. Ils permettent de représenter les processus fondamentaux qui régulent les cycles biogéochimiques (carbone, azote, phosphore, ...), d'estimer à l'échelle globale ou régionale la réponse des écosystèmes marins aux forçages climatiques, de prédire l'état futur de ces écosystèmes et d'identifier l'importance relative des différents facteurs environnementaux sur ces écosystèmes, qu'il s'agisse de perturbations d'origine anthropique ou de fluctuations naturelles (Allen *et al.*, 2010).

Parmi les premiers modèles utilisés pour simuler la dynamique du plancton et des cycles biogéochimiques dans les océans, le modèle de Fasham *et al.* (1990) a été précurseur. Ce modèle repose sur une vision simplifiée de la physique dans la couche supérieure des océans et sur une représentation minimale de l'écologie planctonique à travers un réseau trophique épuré. Ce modèle de type NPZD (Nutriment, Phytoplancton, Zooplancton, Détritiques) permet de prendre en compte les processus «de base» impliqués dans la pompe à carbone biologique (Boyd et Newton, 1995; Legendre et Le Fèvre, 1995; Field *et al.*, 1998) : la production primaire par le phytoplancton, la production secondaire par le zooplancton et la reminéralisation de la matière détritique (Figure 2.15). Les premiers modèles NPZD permettront ainsi de quantifier les flux de carbone océaniques et de décrire leur saisonnalité (Fasham *et al.*, 1993; Doney *et al.*, 1996; Six et Maier-Reimer, 1996).

Ces modèles seront par la suite améliorés pour permettre une représentation plus réaliste des processus physiques, biogéochimiques et biologiques. En effet, si les premiers modèles globaux n'ont utilisé qu'un compartiment unique pour représenter la dynamique biogéochimique (Najjar *et al.*, 1992; Maier-Reimer, 1993), ils sont maintenant capables de simuler en 3D la dynamique de dizaines (Le Quéré *et al.*, 2005) voire d'une centaine de compartiments planctoniques (Follows *et al.*, 2007; Lévy *et al.*, 2014). Et ce sont des modèles de ce type qui sont aujourd'hui utilisés pour prédire la dynamique future des cycles biogéochimiques océaniques et leur rétroaction sur le climat (*e.g.*, Bopp *et al.*, 2013).

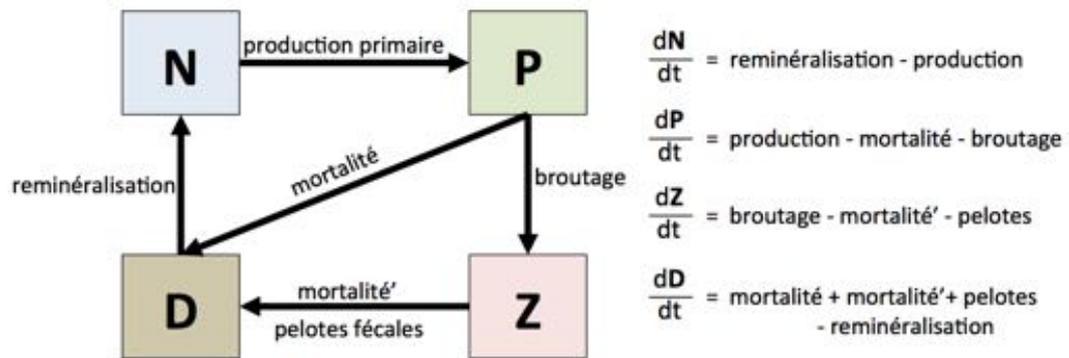


FIGURE 2.15: Représentation du plancton dans les premiers modèles biogéochimiques océaniques de type NPZD. N : Nutriment, P : Phytoplancton, Z : Zooplancton, D : Détritus. Les processus associés et la représentation mathématique des équations différentielles décrivant l'évolution temporelle des variables N, P, Z et D sont indiqués à droite.

Parmi les modèles biogéochimiques océaniques simulant la dynamique du plancton (Follows et Dutkiewicz, 2011), on peut distinguer plusieurs types :

- les modèles physiologiques, qui reposent sur une représentation fine des processus physiologiques responsables de la croissance des organismes planctoniques, et en particulier de la production primaire (Flynn, 2001; Geider *et al.*, 1998; Pahlow et Oschlies, 2009) ;
- les modèles en PFT (*Plankton Functional Types*), qui permettent de simuler la dynamique de plusieurs types planctoniques, regroupant les organismes selon leur fonction biogéochimique : pico-hétérotrophes, cyanobactéries, diazotrophes, phytoplancton calcifiant, diatomées, phytoplancton mixte (tels que les dinoflagellés autotrophes), micro-zooplancton, méso-zooplancton et macro-zooplancton (Le Quéré *et al.*, 2005) ; parmi les modèles en PFT on peut par exemple citer les modèles NEMURO (Kishi *et al.*, 2007, 2011), HAMMOC (Maier-Reimer, 1993; Maier-Reimer *et al.*, 2005), PlankTOM5 (Sinha *et al.*, 2010; Buitenhuis *et al.*, 2010; Le Quéré *et al.*, 2016), MIRO (Lancelot *et al.*, 2005, 2011), Eco3M (Baklouti *et al.*, 2006b), ou PISCES (Aumont et Bopp, 2006; Aumont *et al.*, 2015) ; ce type de modèle est donc très largement utilisé, nous verrons cependant en section 3.3.1 les principales critiques qui leur sont faites (Anderson, 2005; Hood *et al.*, 2006; Hofmann, 2010; Thingstad *et al.*, 2010) ;
- les modèles basés sur les traits (*trait-based models*), qui reposent sur la modélisation de traits fonctionnels (Litchman *et al.*, 2007), comme les caractéristiques pigmentaires des organismes photoautotrophes (Hickman *et al.*, 2010) ou la taille des organismes planctoniques (Ward *et al.*, 2012) et sur des relations de compromis en les différents traits (Edwards *et al.*, 2013; Flynn *et al.*, 2015).

On peut également ajouter à cette liste les modèles end-to-end, qui cherchent à représenter les niveaux trophiques supérieurs et en particulier les poissons (Travers *et al.*, 2007; Shin *et al.*, 2010; Fulton, 2010) et qui vont en général coupler un modèle PFT à un modèle basé sur les traits pour les populations de poissons (*e.g.*, Ruzicka *et al.*, 2012; Murphy *et al.*, 2012; Lefort *et al.*, 2015).

D'après Allen *et al.* (2010), «un problème fondamental [pour la modélisation biogéochimique océanique] est de trouver le niveau de complexité approprié qui permettra aux modèles d'écosystèmes marins d'avoir la meilleure capacité à prédire les flux biogéochimiques»^e. Je reviendrai dans le troisième chapitre de ce mémoire sur les limites actuelles de ces modèles (section 3.3.1).

2.3.2 Modélisation de la production primaire

Brefs rappels sur la photosynthèse oxygénique

La photosynthèse, réalisée par les organismes phototrophes, permet de fixer le carbone inorganique en matière organique en utilisant l'énergie lumineuse, selon la formule $CO_2 + H_2O + \text{lumière} \rightarrow (CH_2O)_n + O_2$ (photosynthèse oxygénique). Dans les océans, elle est réalisée par le phytoplancton, qu'il s'agisse de cyanobactéries (*e.g.*, *Prochlorococcus*, *Synechococcus*) ou d'eucaryotes phototrophes (comme les diatomées ou les algues vertes unicellulaires)^f.

La photosynthèse se déroule en deux phases. Dans la première phase, la lumière est captée par les centres réactionnels ou photosystèmes. Les photons sont capturés par les pigments (chlorophylles et caroténoïdes principalement) situés dans des antennes collectrices. Lorsqu'une molécule de chlorophylle obtient, avec l'aide des pigments adjacents, une énergie d'excitation suffisante, un électron est transféré entre des molécules acceptrices d'électrons formant la chaîne de transport d'électrons. Ce transfert d'électrons génère un potentiel chimiosmotique permettant le stockage de l'énergie sous forme d'adénosine triphosphate (ATP). Il permet aussi la synthèse d'une coenzyme réductrice, le nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (noté NADPH sous sa forme réduite). Dans la photosynthèse oxygénique, les molécules d'eau (H_2O) jouent le rôle de donneurs d'électrons et des molécules de dioxygène (O_2) sont produites. Dans une seconde phase, indépendante de la lumière et parfois appelée phase sombre, l'ATP et le NADPH interviennent dans des voies métaboliques permettant de convertir le dioxyde de carbone en molécules organiques, comme les sucres.

Modélisation de la photosynthèse

Les premiers modèles de photosynthèse se sont basés sur des relations empiriques liant la production de carbone organique à la lumière (Steele, 1962; Webb *et al.*, 1974; Jassby et Platt, 1976; Platt *et al.*, 1980). Et à l'exception des modèles physiologiques, qui se sont attelés à prendre en compte les processus physiologiques sous-jacents, la plupart des modèles biogéochimiques cités précédemment reposent sur de fortes simplifications sur la physiologie du phytoplancton (Zonneveld, 1998; Baklouti *et al.*, 2006a). Parmi ces simplifications on peut en citer deux principales : l'utilisation d'une stœchiométrie carbone/azote (C/N) constante et la non prise en compte de la photoacclimatation (capacité des cellules phytoplanctoniques à ajuster leur contenu pigmentaire en fonction des conditions environnementales). En effet, il

^eA fundamental problem [for ocean biogeochemical modelling] is to find the appropriate level of complexity that will enable ecosystem models to have the most skill in predicting biogeochemical fluxes.

^fPour une synthèse sur l'histoire évolutive de ces organismes, on pourra consulter Falkowski *et al.* (2004).

n'est pas simple de transposer directement dans des modèles biogéochimiques globaux des modèles dérivés d'expériences physiologiques en laboratoire, qui impliquent généralement une seule espèce de phytoplancton, et qui explorent un ensemble limité de conditions de forçage (apport en nutriments, température, lumière). Cette transposition a d'ailleurs fait l'objet de nombreux débats (Flynn, 2003a; Franks, 2009; Anderson, 2010; Flynn, 2010; Allen et Polimene, 2011; Flynn *et al.*, 2015). Je vais maintenant présenter certains de ces modèles de croissance du phytoplancton qui sont utilisés actuellement dans les modèles biogéochimiques océaniques pour simuler la dynamique des écosystèmes marins.

Les modèles les plus simples permettant de simuler la croissance du phytoplancton utilisent une représentation hyperbolique (de type Michaelis-Menten ou Holling-type II) de l'absorption de nutriments (Monod, 1949, 1950) et supposent une stœchiométrie constante entre le carbone, l'azote et le phosphore (Redfield *et al.*, 1963) (Figure 2.16a). Dans ces modèles, le phytoplancton est représenté par une seule variable d'état (la biomasse du phytoplancton) et est exprimée soit en carbone, soit en azote, soit en phosphore. Les biomasses exprimées dans telle ou telle unité peuvent ensuite être converties dans une autre unité en utilisant des rapports stœchiométriques constants. En raison de leur relative simplicité, ces modèles de croissance ont été largement utilisés pour des études à l'échelle globale (*e.g.*, Bopp *et al.*, 2001; Aumont et Bopp, 2006; Follows *et al.*, 2007; Dutkiewicz *et al.*, 2009).

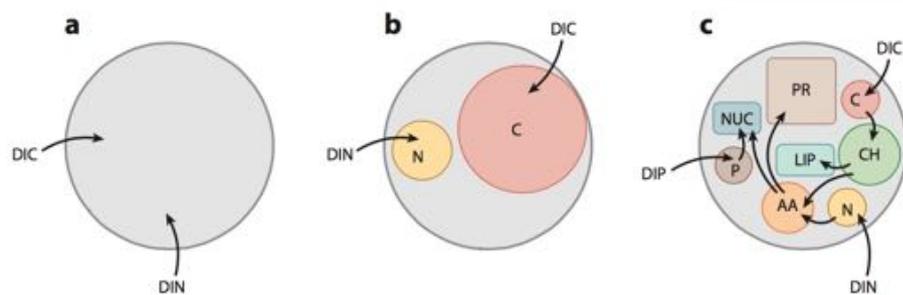


FIGURE 2.16: Représentation schématique de la physiologie du phytoplancton dans les modèles biogéochimiques océaniques : a) Modèle de Monod ou de Redfield (rapports stœchiométriques constants), b) Modèle en quota ou modèle de Droop, où chaque élément a sa propre dynamique, c) Modèle cellulaire, où chaque composante cellulaire est représentée explicitement. Abréviations : AA : acides aminés, C : carbone, CH : carbohydrates (sucres), DIC : carbone inorganique dissous, DIN : azote inorganique dissous, DIP : phosphore inorganique dissous, LIP : lipides, N : azote, , NUC : acides nucléiques, P : phosphore, PR : protéines. Figure modifiée à partir de Follows et Dutkiewicz (2011).

Des formulations plus sophistiquées, inspirées de l'œuvre originale de Droop (1968, 1983), représentent explicitement la dynamique des quotas internes des cellules phytoplanctoniques (Geider *et al.*, 1998; Flynn, 2003b; Klausmeier *et al.*, 2004; Baklouti *et al.*, 2006b; Flynn, 2008; Bougaran *et al.*, 2010; Mairet *et al.*, 2011; Bernard, 2011) (Figure 2.16b). Dans ces formulations, le phytoplancton est représenté par au moins deux variables, habituellement la biomasse du phytoplancton en carbone et en azote. Cela permet de dissocier, en fonction de l'état physiologique du phytoplancton, la dynamique de l'absorption des nutriments (qui peut par exemple être réalisée de nuit) de celle de la fixation du carbone (qui nécessite l'énergie lumineuse). Différentes versions de ces formules ont été appliquées avec succès aux

modèles biogéochimiques océaniques dans des configurations physiques simples (*i.e.*, en une dimension; Lancelot *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2002; Lefèvre *et al.*, 2003; Mongin *et al.*, 2003; Blackford *et al.*, 2004; Salihoglu *et al.*, 2008) mais aussi plus complexes (*i.e.*, en trois dimensions; Tagliabue et Arrigo, 2005; Vichi et Masina, 2009; Vogt *et al.*, 2010).

Enfin, des modèles représentant l'ensemble des processus cellulaires (réplication de l'ADN, transcription en ARN, synthèse des protéines, synthèse des lipides, synthèse des pigments, *etc.*) peuvent aussi être développés (Figure 2.16c). De tels modèles sont alors basés sur des relations de compromis entre les différentes fonctions cellulaires (Pahlow et Oschlies, 2009) ou sur la construction de réseaux métaboliques (Yang *et al.*, 2000; Shastri et Morgan, 2005).

Puisque les pigments jouent un rôle essentiel dans la capacité des cellules phytoplanctoniques à utiliser l'énergie lumineuse, plusieurs modèles ont cherché à représenter leur dynamique, en particulier celle de la chlorophylle a (Chl). Dans les modèles les plus simples, le rapport Chl/C est constant (absence de photoacclimatation). Dans les modèles plus complexes, le rapport Chl/C est variable (modèles avec photoacclimatation). Ce rapport peut être estimé à partir d'une relation empirique (comme à partir des valeurs de température, de lumière et de taux de croissance limitée par les nutriments, Cloern *et al.*, 1995), ou être défini de manière mécanistique, soit à partir de relations statistiques (Geider et Platt, 1986; Doney *et al.*, 1996; Bissett *et al.*, 1999), soit en simulant explicitement l'évolution temporelle de la concentration en chlorophylle grâce à une équation différentielle (Geider *et al.*, 1997; Flynn et Flynn, 1998; Baumert et Petzoldt, 2008; Ross et Geider, 2009). Geider *et al.* (1998) ont ainsi proposé un modèle de croissance du phytoplancton, calibré à partir d'expériences en laboratoire, dans lequel la production de chlorophylle est proportionnelle à l'assimilation de l'azote et à la fixation du carbone. Ce modèle sera ensuite inclus dans un modèle biogéochimique océanique pour simuler la production primaire en zone oligotrophe (Lefèvre *et al.*, 2003).

Stœchiométrie et photoacclimatation

Des variations significatives de la stœchiométrie du phytoplancton par rapport aux rapports de Redfield ont été observées, à la fois dans des cultures expérimentales (en conditions limitées en éléments nutritifs) (Sciandra, 1991) et *in situ* (Martiny *et al.*, 2013a,b) (Figure 2.17). Ces variations ont mis en évidence les limites des modèles de type Redfield-Monod et la nécessité de formulations non-redfieldiennes (formulations en quotas) (Flynn, 2003a, 2010).

En outre, les formulations qui supposent un rapport Chl/C constant ne parviennent pas à reproduire certaines données expérimentales (Flynn, 2001) ni certaines observations *in situ* (Doney *et al.*, 1996; Lévy *et al.*, 1998), ce qui suggère la nécessité de prendre également en compte la photoacclimatation dans les modèles biogéochimiques océaniques.

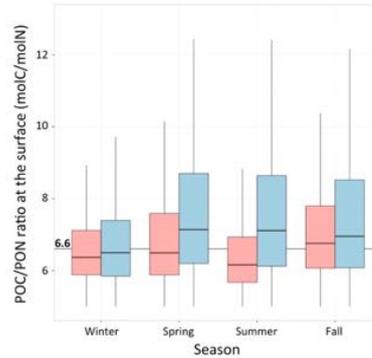


FIGURE 2.17: Variabilité régionale et saisonnière du rapport C/N dans les océans, estimée à partir du ratio entre carbone particulaire organique (POC) et azote particulaire organique (PON), mesurés à partir de 38 468 observations ponctuelles réalisées dans l'océan global. Les régions oligotrophes (en bleu) et eutrophes (en rose) ont été distinguées à partir de la valeur médiane de PON ($1,0 \mu\text{mol/L}$). La valeur de Redfield de $6,6 \text{ molC/molN}$ est indiquée à titre de comparaison. Figure issue de Ayata *et al.* (2014) et réalisée à partir des données de Martiny *et al.* (2013b).

Cependant, il n'est pas facile de trouver le bon compromis entre un modèle trop simple, incapable de reproduire correctement la dynamique observée, et un modèle trop complexe, qui présente trop de paramètres non connus et qui ne peuvent être contraints par des données trop limitées (Flynn, 2003b). En comparant des résultats de modèles à des données issues d'expériences en laboratoire, Flynn (2003a) a suggéré que les modèles en quota avec une relation Chl/C empirique «devraient être adéquats pour la plupart des scénarios de modélisation océanographique». Il faut cependant garder à l'esprit que même si un modèle qui repose sur des hypothèses simplifiées peut être capable de reproduire les données observées, ce modèle n'est pas forcément *correct* (Mitra *et al.*, 2007; Flynn, 2010).

Dans ce contexte, j'ai cherché à comparer de manière rigoureuse plusieurs représentations de complexité croissance de la croissance du phytoplancton, incorporées dans un modèle biogéochimique océanique simple et couplé à un modèle physique à une dimension (Ayata *et al.*, 2013). J'ai ainsi démontré, en milieu oligotrophe, la nécessité de prendre en compte la photoacclimatation (grâce à un rapport Chl/C variable) pour simuler le maximum de chlorophylle de subsurface observé et de représenter une stœchiométrie C/N variable pour simuler des grandeurs réalistes de production primaire (Figure 2.18).

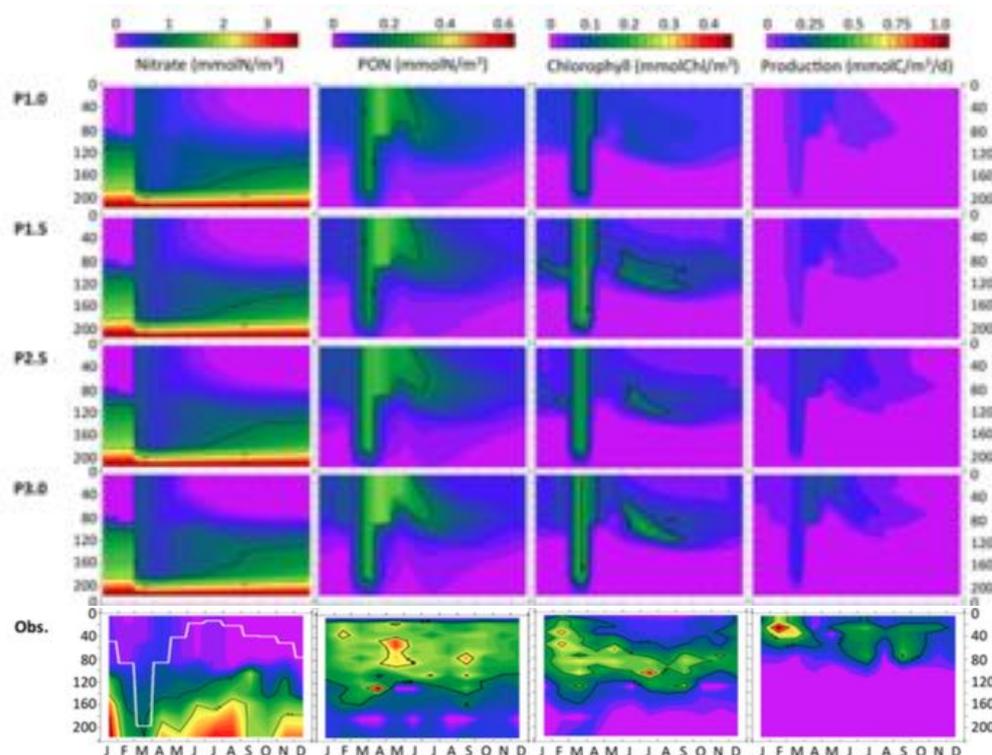


FIGURE 2.18: Cycles saisonniers des nitrates, de l'azote organique particulaire (PON), de la chlorophylle et de la production primaire, modélisés et observés à la station oligotrophe BATS en 1998. Du haut vers le bas, quatre modèles de complexité croissante ont été utilisés pour représenter la production primaire : modèle de Redfield (rapport C/N constant) avec rapport Chl/C constant (P1.0), modèle de Redfield (rapport C/N constant) avec un rapport Chl/C diagnostique (P1.5), modèle en quota (rapport C/N variable) avec un rapport Chl/C diagnostique (P2.5) et modèle en quota (rapport C/N variable) avec un rapport Chl/C prognostique (P3.0). Les simulations ont été réalisées après optimisation des paramètres par algorithme microgénétique. La profondeur de la couche de mélange observée est superposée en blanc sur les profils verticaux observés de la concentration en nitrate. Figure modifiée d'après Ayata *et al.* (2013).

Par la suite, en couplant ces modèles biogéochimiques à un modèle physique en trois dimensions capable de représenter la circulation à méso-échelle d'un bassin océanique, j'ai quantifié les conséquences de la prise en compte d'un rapport C/N variable dans les estimations de production primaire à l'échelle régionale (Ayata *et al.*, 2014). J'ai ainsi montré que la plasticité du rapport C/N du phytoplancton avait pour conséquence de faire varier l'efficacité de la fixation du carbone (par rapport aux estimations prédites pour des rapports C/N constants) et permettait en particulier en conditions oligotrophes de fixer plus de carbone que ce que prédirait un modèle de Redfield, et, inversement, de fixer moins de carbone en conditions eutrophes (Figure 2.19). Ces variations dans les productions primaires simulées ne sont pas négligeables puisqu'elles peuvent atteindre 30 % de la production estimée. Il semble donc essentiel d'incorporer des rapports stoechiométriques variables dans les modèles biogéochimiques océaniques, comme il est par exemple prévu de le faire dans les années à venir dans le modèle biogéochimique PISCES (Aumont *et al.*, 2015).

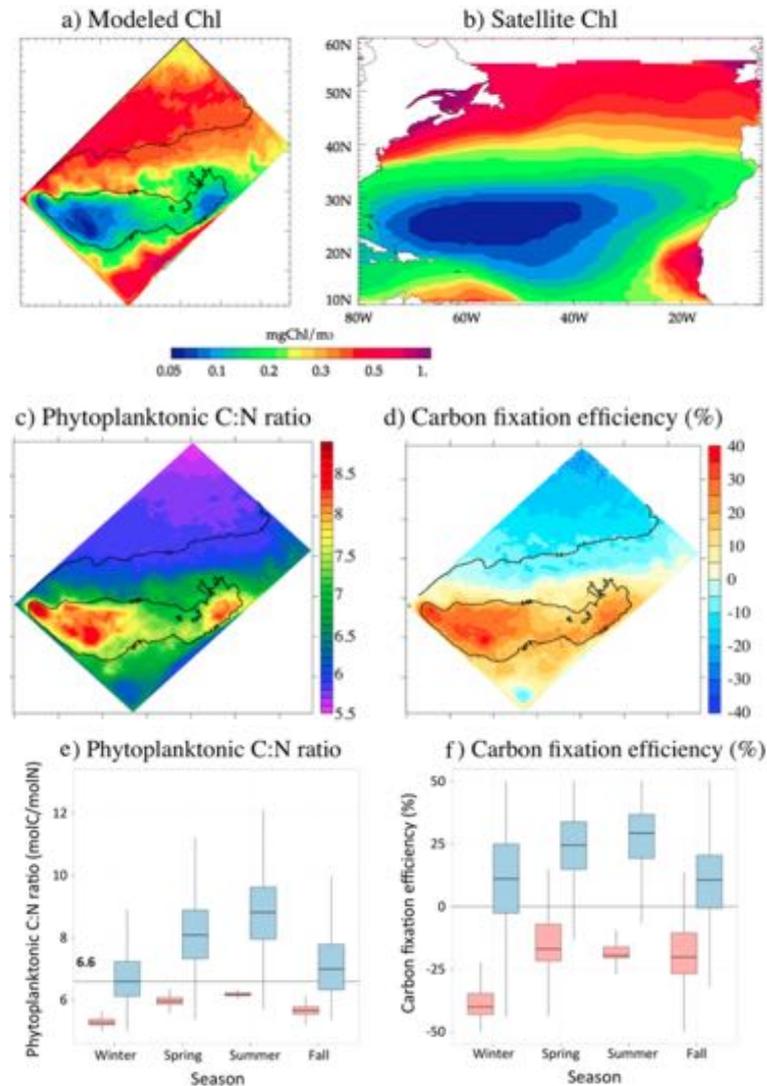


FIGURE 2.19: Conséquences de la prise en compte d'un rapport C/N variable (modèle en quota) pour modéliser la production primaire océanique : a) Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle en surface simulée par le modèle. b) Moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle en surface observée par satellite en Atlantique Nord (GlobColour). c) Moyenne annuelle du rapport C/N du phytoplancton en surface simulé par le modèle (molC/molN). d) Moyenne annuelle de l'efficacité de la fixation du carbone en surface simulée par le modèle, calculé comme la différence relative entre le rapport C/N de l'assimilation et la valeur classique du rapport de Redfield (6,6 molC/molN). Les deux régions contourées par une ligne noire ont été déterminée par la concentration en nitrate à 50 m : une région eutrophe au Nord (>5 mmolN/m³) et une région oligotrophe au Sud (<0.5 mmolN/m³). e) Variabilité saisonnière et régionale du rapport C/N du phytoplancton en surface et f) de l'efficacité de la fixation du carbone (surconsommation et sous-consommation en carbone, par rapport à ce qui serait simulé avec un rapport C/N constant pour le phytoplancton). Les valeurs calculées pour les régions oligotrophes sont en bleu et celles calculées pour les régions eutrophes en rose. Figure modifiée d'après Ayata *et al.* (2014).

Spectre lumineux et croissance du phytoplancton

Nous l'avons vu, le phytoplancton fixe du carbone inorganique grâce à la photosynthèse en utilisant l'énergie lumineuse. Les modèles de croissance prennent donc en compte la quantité de lumière disponible. Or, seules les radiations dont les longueurs d'onde se situent entre 350 et 700 nm peuvent servir à la photosynthèse (PAR, rayonnement photosynthétiquement actif) et parmi celles-ci, seules celles dont les photons pourront être captés par les pigments photosynthétiques (*e.g.*, chlorophylles et caroténoïdes) pourront être utilisés (PUR, rayonnement photosynthétiquement utilisable) (Morel, 1978). Il semble donc important de prendre en compte non seulement la quantité de lumière disponible, mais également sa qualité, c'est-à-dire sa couleur (longueurs d'onde ou spectre lumineux), dans les modèles. Ceci est en particulier nécessaire lorsque l'on cherche à modéliser la croissance du phytoplancton dans des milieux où la concentration en particules est très élevée et peut atténuer de manière différentielle les longueurs d'onde disponibles. Ainsi, certains modèles biogéochimiques discrétisent le spectre lumineux en deux ou trois couleurs dont l'absorption varie (*e.g.*, le rouge, le vert et le bleu, Aumont *et al.*, 2015) en se basant sur les coefficients d'absorption estimés par Morel (1988) puis modifiés par Morel et Maritorea (2001)[§]. Cependant, la prise en compte de l'ensemble du spectre lumineux est essentiel dans les modèles utilisés pour simuler la croissance de phytoplancton dans des cultures denses à haut rendement, où la lumière est très rapidement absorbée et où l'absorption différentielle des photons selon leur longueur d'onde se joue dès les premiers centimètres à la surface de la culture.

C'est dans ce contexte que j'ai collaboré avec Martin Laviale et Olivier Bernard à l'encadrement d'un étudiant de Master 1, Philippe Le Noac'h, sur la prise en compte du spectre lumineux dans les modèles de croissance du phytoplancton (Figure 2.20). Un article est en préparation à partir des travaux réalisés par Philippe Le Noac'h (2016) pendant son stage de Master 1.

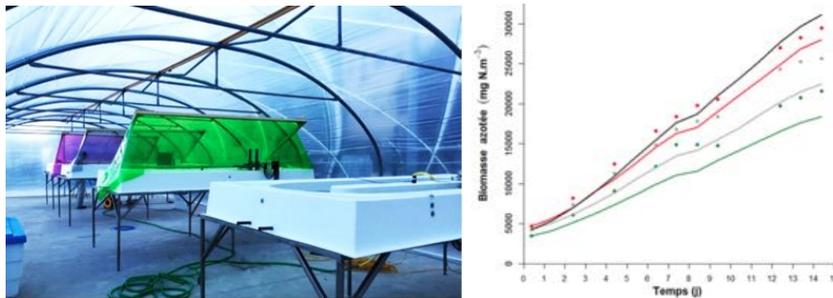


FIGURE 2.20: Prise en compte du spectre lumineux dans les modèles de croissance. À gauche : Plateforme expérimentale *FullSpectrum* du LOV pour la culture de phytoplancton sous serre. Les filtres colorés permettent de sélectionner une partie du spectre lumineux auquel chaque bassin de culture est exposé (© M. Laviale). À droite : Évolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique (en azote) pour différentes conditions de culture : filtre de lumière verte (en vert), filtre de lumière rouge (en rouge), filtre neutre (en gris) et conditions de contrôle (en noir). Les données expérimentales sont représentées par des points (données manquantes pour le bassin contrôle), les valeurs simulées par des courbes. Figure modifiée d'après Le Noac'h (2016).

[§]Pour une synthèse des très nombreux travaux menés par André Morel sur l'optique océanique, on pourra se référer à l'article de ses collègues Antoine *et al.* (2014).

2.4 Biodiversité et biogéographie du plancton marin

Depuis mon recrutement comme maître de conférences à l'UPMC, rattachée au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer (LOV, UMR 7093), j'ai développé un programme de recherche sur la distribution de la biodiversité et la biogéographie du plancton, et plus particulièrement du zooplancton en Mer Méditerranée. Ces travaux, initiés dans le cadre du programme européen FP7-PERSEUS, ont été soutenus par le programme national MERMEX de l'INSU, et en particulier l'action PlankMed du WP5 de MERMEX.

Après avoir présenté le rôle des copépodes dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques, je présenterai l'approche fonctionnelle du zooplancton à travers la définition de traits fonctionnels, l'identification de groupes fonctionnels et la description de la biogéographie de ces traits. Enfin, je présenterai l'impact du changement climatique sur la diversité des communautés de copépodes marins, en particulier estimé grâce à l'utilisation de modèles de niche environnementale.

2.4.1 Rôle des copépodes dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques

Les copépodes sont parmi les organismes zooplanctoniques les plus abondants dans l'océan, à la fois en abondance et en biomasse (Longhurst, 1985; Verity et Smetacek, 1996; Humes, 1994; Mauchline, 1998; Frangoulis *et al.*, 2004; Bron *et al.*, 2011; Kiørboe, 2011a)^h. D'après Turner (2004), les copépodes représenteraient entre 70 et 90 % des abondances totales du mésozooplancton marin. Au total, près de 14 700 espèces de copépodes marins sont reconnues (Walter et Boxshall, 2017). Parmi celles-ci, plus de 2 600 espèces planctoniques ont été recensées et décrites par Razouls *et al.* (2005-2017). Les copépodes planctoniques sont présents dans l'ensemble des habitats pélagiques, des estuaires à l'océan ouvert, de la surface aux eaux les plus profondes. Leur biogéographie est très variable, puisque certaines espèces ont des distributions très limitées, et d'autres sont cosmopolites et présentes à l'échelle de l'océan globalⁱ.

En raison de leur abondance, les copépodes jouent un rôle central dans les cycles biogéochimiques et en particulier la pompe à carbone biologique (Steinberg et Landry, 2017) (Figure 2.21). Ils réalisent la production secondaire en consommant du phytoplancton, du microzooplancton (protistes hétérotrophes), du petit mésozooplancton (oeufs et stades larvaires de copépodes par exemple) et des détritiques (Sherr *et al.*, 1986; Stoecker et Capuzzo, 1990; Calbet, 2001; Frangoulis *et al.*, 2004; Calbet et Saiz, 2005; Saiz et Calbet, 2007) et sont eux-même consommés par les stades larvaires et juvéniles de poissons, comme chez la morue, le thon, le merlu, la sardine ou l'anchois (Beaugrand *et al.*, 2003; Heath et Lough, 2007; Catalán *et al.*, 2011; Morote *et al.*, 2011; Costalago *et al.*, 2014). En consommant leurs proies, les copépodes ont aussi tendance à relâcher des particules détritiques et du carbone dissous, un processus appelé *sloppy feeding* en anglais et qui contribue également aux flux de carbone (Møller *et al.*, 2003; Møller, 2005; Saba *et al.*, 2009, 2011).

^hUne étude récente, basée sur des données d'imagerie, a néanmoins mis en évidence l'importance quantitative des radiolaires, qui pourraient supplanter les copépodes au sein des métazoaires planctoniques marins (Biard *et al.*, 2016).

ⁱBien que l'existence d'espèces cryptiques pourraient remettre en question la biogéographie précédemment décrite pour certaines espèces (Goetze, 2003; Cornils et Held, 2014; Gutiérrez-Aguirre *et al.*, 2014).

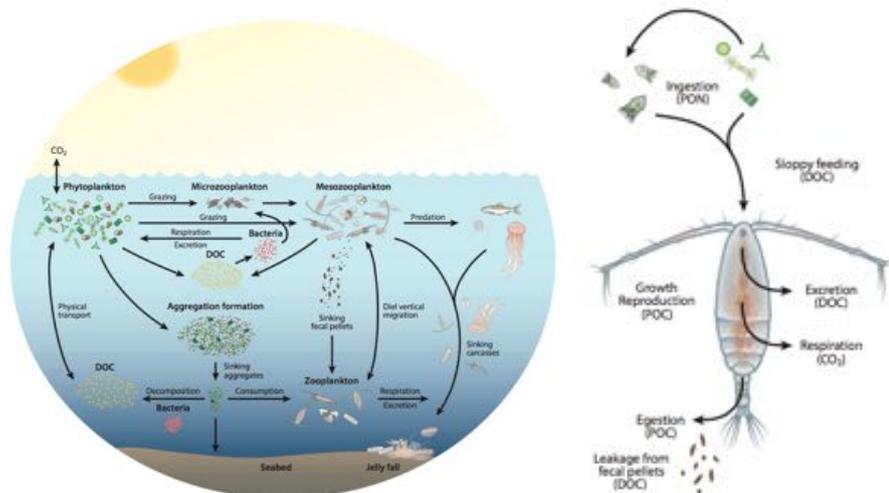


FIGURE 2.21: Importance du zooplancton et des copépodes dans les flux biogéochimiques océaniques. À gauche : rôle des organismes micro-, méso- et macro-zooplanctoniques dans les flux biogéochimiques. À droite : Processus métaboliques des copépodes associés aux flux d'azote et de carbone. Les copépodes vont consommer de la matière organique particulaire (en azote, PON, et en carbone, POC) en consommant leurs proies (phytoplancton et/ou zooplancton). À partir du carbone ingéré, une partie est respirée et libère du dioxyde de carbone, le reste est utilisé pour la croissance et le reproduction (production secondaire). Ils vont aussi relâcher de la matière organique particulaire dans le milieu en s'alimentant (*sloppy feeding*), en produisant des pelotes fécales, en libérant leurs anciennes carapaces au cours de la mue et en mourant. Ils vont libérer de la matière organique dissoute (DOC) via l'excrétion ou par leurs pelotes fécales. Figure modifiée d'après Steinberg et Landry (2017).

Enfin, les copépodes contribuent à l'export de carbone à travers leur mortalité, la production de mues et la production de pelotes fécales capables de libérer du carbone organique dissous (Turner, 2002; Saba *et al.*, 2011; Turner, 2015). Les carcasses de copépodes sont abondantes dans le plancton (Tang *et al.*, 2006; Elliott et Tang, 2011) et leur chute peut contribuer significativement à l'export de carbone (Frangoulis *et al.*, 2011). De plus, l'export vers les couches profondes de l'océan est favorisé par les importantes migrations que peuvent réaliser les copépodes, qu'il s'agisse de migrations nyctémérales (*diel vertical migration*, DVM) (Steele et Henderson, 1998; Yamaguchi *et al.*, 2002; Hansen et Visser, 2016) ou de migrations ontogéniques ou saisonnières (Kobari *et al.*, 2008; Jónasdóttir *et al.*, 2015). Ainsi, les grands copépodes subarctiques (*e.g.*, *Calanus spp.* en Atlantique Nord ou *Neocalanus spp.* dans le Pacifique Nord), bien connus pour leurs importantes réserves lipidiques, migrent en profondeur pendant l'hiver (Bradford-Grieve *et al.*, 2001; Kobari *et al.*, 2008; Darnis et Fortier, 2012; Jónasdóttir *et al.*, 2015). Récemment, Jónasdóttir *et al.* (2015) ont montré que les migrations annuelles de *Calanus finmarchicus* pendant l'hiver vers des profondeurs situées entre 600 et 1400 mètres conduisaient à un export de carbone (en raison de leur métabolisme lipidique et de leur mortalité tout au long de l'hiver) équivalant au flux de carbone organique particulaire (POC) associé à la chute de la neige marine.

Étant donné leur importance écologique, les copépodes sont également des sentinelles de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes marins (Hays *et al.*, 2005; Richardson, 2008; Beaugrand *et al.*, 2010). Nous y reviendrons en section 2.4.3.

2.4.2 Approche fonctionnelle des copépodes planctoniques

Traits fonctionnels des copépodes planctoniques

Nous avons déjà mentionné les traits fonctionnels, ces caractéristiques des organismes qui contrôlent leur fitness ou succès évolutif, en section 2.1.2. Concernant les organismes zooplanctoniques, une typologie de leurs traits fonctionnels basée sur le rôle écologique et le type de ces traits a été proposée par Litchman *et al.* (2013) (Figure 2.4). Récemment, Hébert *et al.* (2017) ont proposé d'étendre la classification initialement proposée par Litchman *et al.* (2013), d'une part en distinguant les différents compartiments auxquels l'énergie pouvait être allouée (et donc en prenant mieux en compte les traits de type physiologique), et, d'autre part, en identifiant explicitement des «traits d'effet» (*effect trait* en anglais) capable d'affecter directement le fonctionnement des écosystèmes.

Parmi ces traits (fonctionnels et/ou d'effet), Thomas Kiørboe (2011b) a identifié trois caractéristiques propres aux copépodes pélagiques qui pourraient expliquer leur succès numérique parmi le zooplancton marin :

- Leur corps en forme de torpille et pourvu d'antennules sensorielles (Verity et Smetacek, 1996) et l'organisation de leur muscles moteurs rendent les copépodes extrêmement efficaces pour détecter et échapper aux prédateurs, avec des vitesses lors des sauts d'échappement et des forces produites dix fois plus importantes que pour les autres organismes planctoniques de taille similaire (Kiørboe *et al.*, 2010).
- La capacité de percevoir leurs proies à distance et de les capturer, soit lorsqu'elles arrivent dans leur courant de filtration ou dans leur sphère de perception, permet de s'affranchir en partie de la difficulté de filtrer l'eau pour y récupérer ses proies (Kiørboe, 2011a). En effet, l'utilisation de courant de filtration ou de sauts actifs pour attaquer ses proies ne se retrouve que très rarement parmi les autres organismes zooplanctoniques.
- Une recherche efficace des partenaires sexuels (Kiørboe et Bagøien, 2005), dans un environnement où les partenaires sont pourtant rares, est permise grâce à la perception à distance de phéromones sexuels (Parker, 1902). Ceci permet une reproduction sexuelle avec un accouplement à chaque génération (ce qui est relativement rare dans le plancton) et procure un avantage puisqu'elle permet de s'affranchir plus facilement de mutations délétères et de promouvoir les «meilleurs gènes» grâce à la sélection sexuelle.

Plusieurs études récentes ont cherché à informer les traits fonctionnels des organismes zooplanctoniques, et en particulier des copépodes marins (Pomerleau *et al.*, 2015; Benedetti *et al.*, 2016; Hébert *et al.*, 2016a,b; Brun *et al.*, 2017; Kenitz *et al.*, 2017). Pomerleau *et al.* (2015) ont documenté les traits fonctionnels de 42 espèces zooplanctoniques du Pacifique Nord-Est Subarctique, et en particulier la taille du corps, le groupe trophique (carnivore, omnivore, herbivore, détritivore), la stratégie d'alimentation selon la classification proposée par Kiørboe (2011a) (à l'affût, en maraude, ou par courant de filtration) et la stratégie de ponte (avec ou sans sacs ovigères). Le comportement de migration verticale a également été informé, ainsi que la distribution verticale et l'habitat (bien que ces deux dernières informations ne soient pas des traits fonctionnels *sensu* Violle *et al.* (2007)). Parmi ces 42 espèces, 31 étaient des copépodes.

Au cours de la thèse de Fabio Benedetti (2013-2016), thèse que j'ai co-encadrée au LOV, nous nous sommes intéressés aux copépodes de la Mer Méditerranée. Nous avons ainsi décrit les traits fonctionnels de 191 espèces de copépodes parmi les plus présentes et abondantes en Méditerranée (Benedetti *et al.*, 2016) : la longueur minimale et maximale de leur corps, le groupe trophique, la stratégie d'alimentation et la stratégie de ponte (Figure 2.22). Nous avons également renseigné leurs capacités de migration verticale et leur habitat et ces données ont été publiées dans la base de données en ligne PANGAEA (Benedetti *et al.*, 2015).

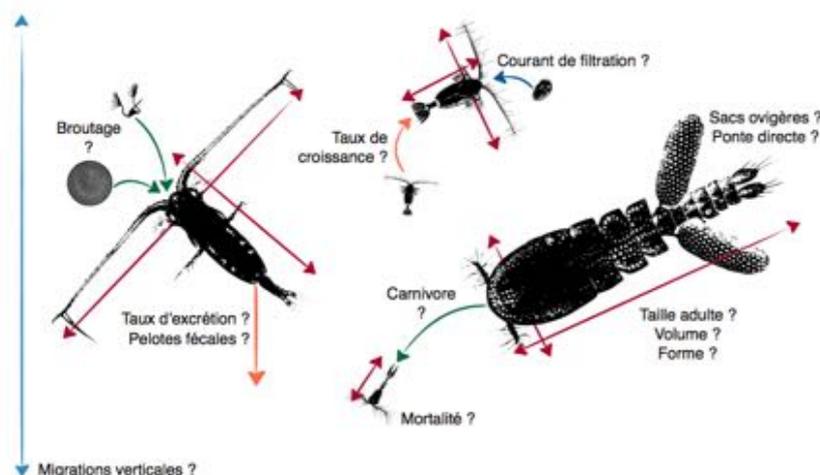


FIGURE 2.22: Exemple de traits fonctionnels pouvant être définis pour les copépodes pélagiques. Figure issue de la thèse de Fabio Benedetti (Benedetti, 2016).

Hébert *et al.* (2016a,b) ont rassemblé pour le zooplancton des informations sur 13 traits d'effet (Hébert *et al.*, 2017). Leur base de données inclut 201 espèces d'eau douce et 191 espèces marines. Ces traits d'effet ont été choisis car contribuant aux cycles du carbone, de l'azote et du phosphore. Ils incluent : la taille du corps, la composition élémentaire et biochimique du corps, les taux de respiration et d'excrétion et les rapports stœchiométriques.

Encore plus récemment, Brun *et al.* (2017) ont publié une base de données sur les traits fonctionnels des copépodes marins pélagiques de l'océan global. À partir de données collectées dans la littérature et auprès d'experts, ils ont ainsi collecté un total de 9.306 entrées pour 14 traits fonctionnels. Parmi ces traits, se trouvent la taille du corps, le mode d'alimentation, la stratégie de ponte, la taille des oeufs, le taux de respiration et la présence de myéline autour des fibres nerveuses. Cette base de données est également accessible sur PANGAEA (Brun *et al.*, 2016b).

Enfin, grâce à l'étude d'une série temporelle combinée à la description de traits fonctionnels (et d'un modèle dynamique des communautés planctoniques), Kenitz *et al.* (2017) ont décrit la succession saisonnière des traits du zooplancton en Manche, en s'intéressant en particulier aux traits trophiques des 12 espèces de copépodes les plus abondantes. Ils ont ainsi montré que la dynamique temporelle des communautés planctoniques résultait du couplage entre traits trophiques du phytoplancton, du microzooplancton et du mésozooplancton et que ce couplage pourrait conduire à une cascade des traits trophiques à travers l'ensemble du réseau trophique pélagique.

Groupes fonctionnels des copépodes planctoniques

La définition de traits fonctionnels peut servir à décrire la diversité fonctionnelle des communautés de zooplancton marin (Pomerleau *et al.*, 2015; Helenius *et al.*, 2017; Veríssimo *et al.*, 2017)^j, à proposer des indices écologiques (Beauchard *et al.*, 2017), mais aussi à identifier et décrire des groupes fonctionnels (Pomerleau *et al.*, 2015; Benedetti *et al.*, 2016), c'est-à-dire des ensemble d'espèces partageant certaines combinaisons de traits et donc assurant des rôles écologiques similaires et distincts des autres groupes.

Pour les copépodes de Méditerranée, nous avons ainsi identifié et décrit les groupes fonctionnels suivants (Benedetti *et al.*, 2016) : les grands carnivores, les petits carnivores, les petits herbivores filtreurs (sans sacs ovigères), les grands herbivores filtreurs (sans sacs ovigères), les petits omnivores chassant à l'affût (avec sacs ovigères), les petits détritivores explorant la colonne d'eau (avec sacs ovigères) et les petits herbivores filtreurs (avec sacs ovigères) (Figure 2.23).



FIGURE 2.23: Groupes fonctionnels de copépodes identifiés en Mer Méditerranée à partir de la définition de leurs traits fonctionnels. Les groupes ont été identifiés en utilisant une méthode de groupement hiérarchique sur les quatre premiers axes d'une analyse des correspondances multiples (MCA, Husson *et al.*, 2010) réalisée à partir de 4 traits fonctionnels : la classe de taille de la longueur maximale du corps, le groupe trophique, la stratégie d'alimentation et la stratégie de ponte (les autres traits décrits étant soit redondants, comme la taille minimale, soit peu robustes, comme les capacités de migration). En fonction du niveau de coupure choisi, 2, 3, ou 7 groupes fonctionnels peuvent être identifiés. Le premier niveau de coupure distingue les espèces selon leur groupe trophique (carnivore *vs.* non-carnivore). Parmi les espèces non-carnivores, le second niveau de coupure distingue les espèces selon leur stratégie de ponte (ponte libre ou présence de sacs ovigères). Puis chacun de ces groupes peut être subdivisé en deux sous-groupes de différentes tailles et/ou avec différentes stratégies d'alimentation. Puisque des niveaux de coupure plus bas ne pouvaient pas être clairement expliqués par les combinaisons de traits, un total de 7 groupes fonctionnels ayant un sens écologique ont été retenus. Ici 106 espèces ont été utilisées. Des résultats similaires sont obtenus avec 191 espèces (Benedetti *et al.*, 2016). Figure d'après Benedetti *et al.* (soumis).

^jmais également lacustre (Barnett et Beisner, 2007; Barnett *et al.*, 2007, 2013; Vogt *et al.*, 2013; Bolduc *et al.*, 2016; Russo *et al.*, 2016).

Biogéographie des traits fonctionnels des copépodes planctoniques

Dans un article de synthèse que la biogéographie des traits fonctionnels du plancton marin^k, Barton *et al.* (2013) ont souligné son importance pour la compréhension des facteurs régulant la structure et le fonctionnement des communautés planctoniques, mais aussi pour valider et affiner les modèles biogéochimiques océaniques et pour prédire le réponse des écosystèmes planctoniques au changement global. Dans cette synthèse, ces auteurs se sont concentrés sur quelques traits clefs du phytoplancton (comme la taille de la cellule, la diazotrophie et la mixotrophie) et du zooplancton et en particulier des copépodes (comme la taille du corps, les stratégies d'alimentation, et le temps de génération) (Figure 2.24).

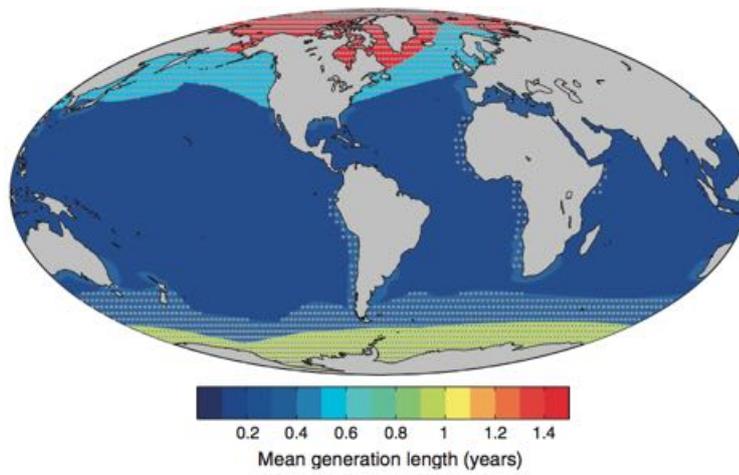


FIGURE 2.24: Biogéographie du temps de génération et des stratégies de diapause chez les copépodes calanoïdes. La couleur indique le temps de génération moyen, calculé d'après Mauchline (1998), pour 6 régions biogéographiques (antarctique, subantarctique, tempérée-chaude ou d'upwelling, chaude, subarctique, arctique). Les zones en pointillés indiquent la présence d'espèces avec des stratégies de diapause à la fin du stade copépodite. Figure issue de Barton *et al.* (2013).

A partir de leur base de données sur les traits des copépodes marins à l'échelle globale (Brun *et al.*, 2017), Brun *et al.* (2016a) ont décrit les variations spatiales et saisonnières de 4 des traits fonctionnels clefs des copépodes : la taille du corps, la stratégie d'alimentation telles que décrites par Kiørboe (2011a), la taille relative de la ponte (Neuheimer *et al.*, 2015) et la présence de myéline autour des fibres nerveuses (Lenz, 2012). Ils ont en particulier identifié de fortes variations avec la latitude, la saison et les bassins océaniques. Ces variations peuvent pour moitié être expliquées par des variations des paramètres environnementaux. Ainsi, ils ont montré que la taille du corps diminuait avec la température, conformément à ce qui était attendu selon la *temperature-size rule* (Atkinson, 1994; Forster *et al.*, 2012) en particulier pour les copépodes marins (Horne *et al.*, 2016), mais également avec la productivité, contrairement à la loi de Bergmann (Huston et Wolverton, 2011) pourtant observée pour des cultures expérimentales du copépode *Acartia tonsa* (Berggreen *et al.*, 1988).

^kpour une synthèse sur la biogéographie du bactérioplancton marin, on pourra se référer à Brown *et al.* (2014).

Dans le cadre de la thèse de Fabio Benedetti, nous avons cherché à savoir si les espèces de copépodes partageant les mêmes traits fonctionnels occupaient des niches environnementales - et donc des biogéographies - similaires (Benedetti *et al.*, soumis). Pour tenter de répondre à cette question, la niche environnementale de 106 espèces de copépodes présents en Méditerranée a été modélisée en fonction de leurs préférences environnementales calibrées à l'échelle globale (température, salinité, profondeur de la couche de mélange, irradiance, biomasse phytoplanctonique). Ces résultats ont montré que les copépodes herbivores filtreurs avaient une affinité pour les conditions plus froides, plus variables, et plus productives que les carnivores ; tandis que les détritivores et les omnivores chassant à l'affût n'avaient pas de préférences environnementales (Figure 2.25).

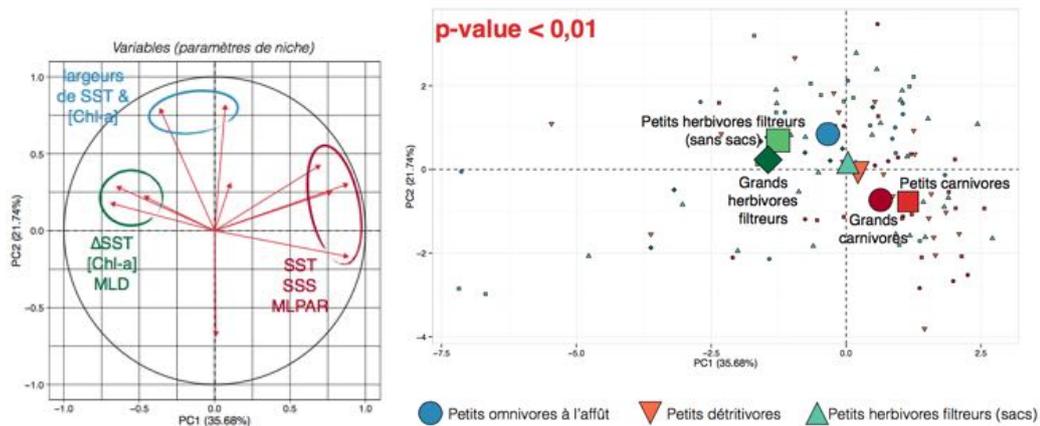


FIGURE 2.25: Biogéographie des groupes fonctionnels de copépodes présents en Méditerranée. Une ACP est réalisée sur 11 descriptions de la niche écologique de 106 espèces de copépodes présents en Méditerranée. Les 11 descripteurs de niche ont été calibrés à l'échelle de l'océan global. Le premier axe de l'ACP (PC1) représente un gradient des conditions les plus productives (PC1<0) au plus oligotrophes (PC1>0). Le second axe de l'ACP (PC2) distingue les tolérances aux variations de température de surface et de concentration en chlorophyll-a. Sur la figure de droite les positions des 106 espèces et des 7 groupes fonctionnels correspondant sont représentées dans l'espace des niches (PC1, PC2). On constate que les herbivores filtreurs préfèrent les conditions plus froides, plus variables et plus productives que les carnivores ; tandis que les détritivores et les omnivores chassant à l'affût ne semblent pas avoir de préférences environnementales. La p-value indique que la différence de distribution des groupes fonctionnels dans l'espace des niches environnementales est significative. Figure issue de Benedetti *et al.* (soumis).

2.4.3 Changement climatique et distribution du zooplancton

Modéliser la distribution des espèces

Hutchinson (1957) a défini la niche écologique d'une espèce comme un *hypervolume à n dimensions* (ces dimensions représentant des variables environnementales ou des ressources nécessaires au développement de l'espèce) au sein duquel l'espèce peut se développer et se reproduire. Cette définition permet de distinguer l'enveloppe environnementale dans laquelle l'espèce pourrait être présente (ou *niche fondamentale*), de celle où l'espèce est réellement présente (ou *niche réalisée*) en raison de ses interactions biotiques et/ou de contraintes à sa dispersion (Pulliam, 2000). Les modèles

de distribution d'espèces, aussi appelés modèles de niche environnementale¹, sont des modèles statistiques permettant d'estimer la distribution probable d'une espèce, c'est-à-dire sa niche écologique *sensu* Hutchinson (1957), à partir des variables environnementales (Guisan et Zimmermann, 2000; Guisan et Thuiller, 2005; Elith et Leathwick, 2009).

Puisque ces modèles simulent de manière statistique la probabilité d'occurrence d'une espèce pour des conditions environnementales données, ils peuvent également servir dans un contexte de changement climatique. Ils sont alors utilisés pour prédire les distributions futures des espèces à partir de projections des conditions environnementales (Bellard *et al.*, 2012), en particulier celles issues des modèles climatiques globaux forcés par les scénarios du Groupement Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) (IPCC, 2013). Les modèles de distribution d'espèce sont donc fréquemment utilisés pour estimer l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution de la biodiversité (Pearson et Dawson, 2003; Beaumont *et al.*, 2008; Cheung *et al.*, 2009; Pereira *et al.*, 2010; Thuiller *et al.*, 2011; Bellard *et al.*, 2012; Cheung *et al.*, 2013; Brotons, 2014; Mouquet *et al.*, 2015).

Les distributions simulées par ces modèles résultent en partie de choix de paramétrisation pouvant générer une variabilité des résultats obtenus, aussi appelée incertitude (Heikkinen *et al.*, 2006; Araújo et New, 2007; Rocchini *et al.*, 2011). Cette incertitude peut résulter de la qualité des données biologiques ayant servi à la calibration, du type de variables environnementales considérées, du type de modèle statistique utilisé pour estimer la niche environnementale, des scénarios climatiques et du modèle de circulation générale d'où sont issues les variables environnementales. Les études ayant cherché à quantifier le rôle relatif de ces différentes sources d'incertitude ont souligné le rôle majeur joué par le choix du modèle statistique (Beaumont *et al.*, 2008; Diniz-Filho *et al.*, 2009; Buisson *et al.*, 2010; Garcia *et al.*, 2012; Goberville *et al.*, 2015; Benedetti *et al.*, 2017).

En milieu marin, les modèles de distribution d'espèces ont surtout été appliqués aux poissons, aux mammifères marins, ou aux invertébrés benthiques (Robinson *et al.*, 2011). Les études s'intéressant au plancton concernent principalement le mésozooplancton, et en particulier les copépodes (*e.g.*, Beaugrand et Helaouet, 2008; Beaugrand *et al.*, 2013; Chust *et al.*, 2014; Villarino *et al.*, 2015; Brun *et al.*, 2016a; Benedetti *et al.*, 2017). Les études ayant permis de modéliser la distribution d'espèces phytoplanctonique avec ce type de modèle demeurent rares (*e.g.*, Irwin *et al.*, 2012; Pinkernell et Beszteri, 2014; Brun *et al.*, 2015; Rivero-Calle *et al.*, 2015; Barton *et al.*, 2016b).

Impact du changement climatique sur la diversité des communautés de copépodes

Dans les océans, le changement climatique semble favoriser l'abondance et l'étendue spatiale des espèces zooplanctoniques affiliées à des eaux relativement chaudes (Beaugrand *et al.*, 2002a; Atkinson *et al.*, 2004). Il a par exemple été montré qu'en Atlantique Nord la distribution spatiale des assemblages de copépodes caractéristiques de conditions sub-tropicales ou tempérées a augmenté entre 1960 et 1999, contrairement aux assemblages d'eaux plus froides (Beaugrand *et al.*, 2002a,b, 2010).

¹En anglais : *Species Distribution Models* ou SDM, également appelés *Environmental Niche Models* ou ENM, ou encore *Habitat suitability models*.

En utilisant des modèles de distribution d'espèce, Beaugrand *et al.* (2013) ont montré que le changement climatique pourrait énormément influencer les abondances locales du copépode *Calanus finmarchicus* en Atlantique Nord, avec par exemple des augmentations d'abondances de plus ou moins 6 à 10 fois les variations temporelles observées. De manière similaire, Villarino *et al.* (2015) ont montré que les communautés de copépodes d'Atlantique Nord pourraient subir un déplacement moyen vers le Nord de 8,7 km/décennie, avec des pics saisonniers de 12 à 13 jours plus tôt pour les abondances de *Calanus finmarchicus* et *C. hyperboreus*, et des changements importants dans la structure des communautés avec un remplacement de 42,8 à 78,5 % des espèces situées au sud du Front Océanique Polaire.

À l'occasion de la thèse de Fabio Benedetti, nous avons travaillé à l'échelle de la Mer Méditerranée et nous avons montré que le changement climatique pourrait entraîner une perte moyenne de 7% de la richesse spécifique des communautés de copépodes de ce bassin à la fin du siècle (Benedetti *et al.*, 2017). Les pertes de richesse seraient plus fortes dans le bassin Est et les espèces perdues ne seraient pas remplacées par d'autres (Figure 2.26). Une augmentation locale de la richesse spécifique pourrait cependant être observée dans les zones les plus froides et les moins salées, puisque les espèces les plus sensibles au changement climatique se déplaceraient vers le Nord-Ouest du bassin pour suivre leur niche environnementale. Fabio a également quantifié les sources d'incertitudes associées à ces prédictions et a montré que le choix du modèle statistique était la source majeure d'incertitude, en particulier car les modèles en présence-seule et en présence-absence fournissaient des visions complémentaires des niches environnementales (Benedetti *et al.*, 2017).

En plus de modifier la distribution des espèces et donc la richesse spécifique des communautés zooplanctoniques, le changement climatique pourrait également modifier la diversité fonctionnelle de ces communautés en affectant de manière différente des espèces ayant des rôles écologiques distincts (Thuiller *et al.*, 2006; Villéger *et al.*, 2011; Buisson *et al.*, 2013; Cantarel *et al.*, 2013; Gallagher *et al.*, 2013; Foster et Twitchett, 2014; Thuiller *et al.*, 2014). Les études à ce sujet se sont presque exclusivement intéressées aux espèces terrestres ou continentales (à l'exception des études de Villéger *et al.* (2011) et Foster et Twitchett (2014) qui se sont intéressées aux invertébrés benthiques fossiles et de l'étude de Albouy *et al.* (2015) qui s'est intéressée aux poissons côtiers de Méditerranée). Des études récentes sur l'impact du changement climatique sur les communautés de poissons d'eau douce ont par exemple confirmé l'hypothèse que les perturbations favorisent les communautés ayant des combinaisons de traits fonctionnels similaires et donc l'homogénéisation de ces communautés (Buisson *et al.*, 2013). À l'échelle de l'avifaune européenne, Thuiller *et al.* (2014) ont également montré que la sensibilité au changement climatique était distribuée de manière aléatoire sur le dendrogramme fonctionnel et que d'ici la fin du siècle les espèces qui sont fonctionnellement uniques ne seraient pas plus affectées que les autres par le changement climatique. En revanche, la diversité de certains traits fonctionnels, comme le régime trophique et le comportement d'alimentation, pourrait être affectée.

En milieu marin, l'étude de fossiles d'invertébrés benthiques du Permien et du Trias a montré que malgré une extinction de 62 à 74 % des genres, quasiment tous les groupes fonctionnels ont perduré à travers la crise de masse Permien-Trias qui a eu lieu il y a 252 millions d'années (Foster et Twitchett, 2014). Ces travaux semblent

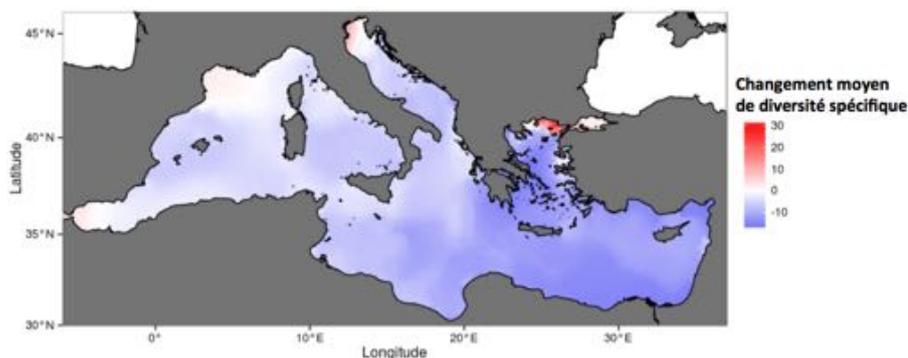


FIGURE 2.26: Impact du changement climatique sur la distribution de la richesse spécifique (diversité α) des communautés de copépodes en Mer Méditerranée. La différence de richesse spécifique a été estimée entre la fin de siècle (2069-2098) et la période historique (1965-1994). Il s'agit d'une estimation consensus issue d'un ensemble de simulations utilisant 10 modèles de niche environnementale et 3 scénarios climatiques. Des pertes de richesse spécifique (en bleu) dominent l'ensemble du bassin et sont plus fortes à l'Est. Une augmentation locale de la richesse spécifique (en rouge) est cependant observée dans les zones les plus froides et les moins salées, en raison du déplacement vers le Nord-Ouest des espèces les plus sensibles au changement climatique et plutôt affiliées à l'Atlantique Nord. L'effet du changement climatique sur la composition des assemblages d'espèces (diversité β) a aussi été estimé et a montré que la dissimilarité des assemblages était dominée par une perte de richesse spécifique avec imbrication, c'est-à-dire que les espèces perdues n'étaient pas remplacées. Il faut cependant garder en tête que les espèces lessepsiennes (originaires de la Mer Rouge et pouvant passer le canal de Suez) n'ont pas été prises en compte. Figure d'après Benedetti *et al.* (2017).

suggérer que les extinctions de masse en réponse aux changements climatiques passés n'ont pas eu d'impact significatif sur la diversité fonctionnelle à l'échelle globale. Ces auteurs ont aussi montré que le milieu du Trias était caractérisé par une régularité fonctionnelle plus grande, en raison de la radiation de l'épifaune herbivore vigile.

Albouy *et al.* (2015) ont étudié l'impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle des communautés de poissons côtiers en Méditerranée et on montré que l'extinction de 40 espèces de ces poissons, telle qu'estimée pour la fin de siècle, n'entraînerait qu'une diminution de 3% de la diversité fonctionnelle de ces communautés, en raison d'un important niveau de redondance fonctionnelle au sein de celles-ci.

Les travaux de Fabio Benedetti pendant sa thèse ont montré des résultats comparables pour les copépodes de Méditerranée (Figure 2.27). Parmi ceux-ci, les espèces les plus sensibles au changement climatique feraient partie des herbivores filtreurs, alors que les espèces carnivores et détritivores seraient relativement peu sensibles et qu'il n'existerait pas de variation significative de la sensibilité au changement climatique entre les groupes fonctionnels. Un article est en cours de rédaction à ce sujet.

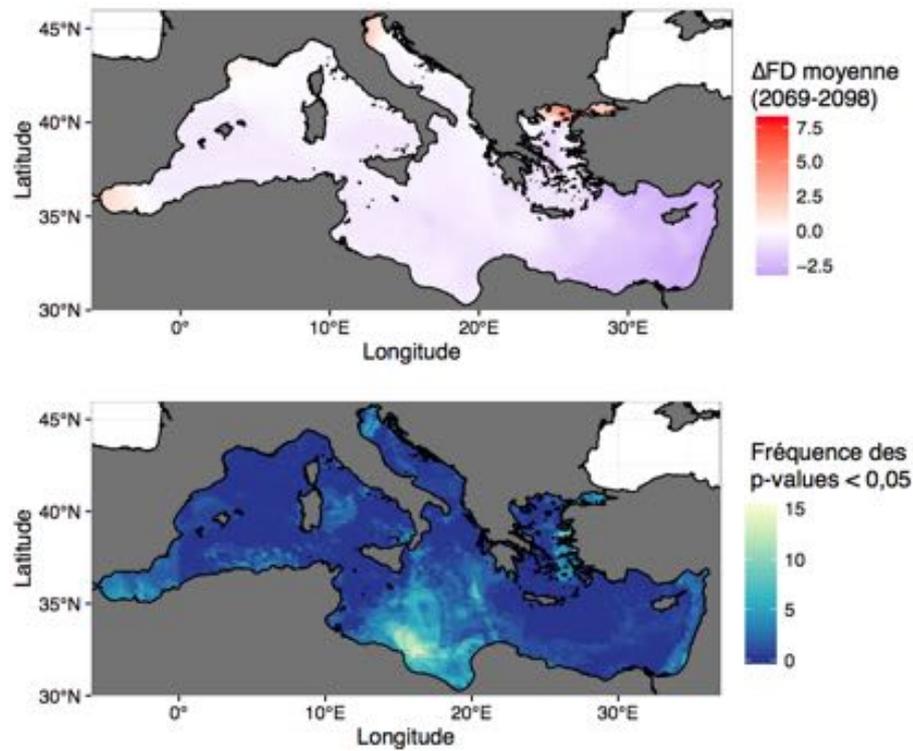


FIGURE 2.27: Impact du changement climatique sur la diversité fonctionnelle des communautés de copépodes en Mer Méditerranée. La différence de diversité fonctionnelle (ΔFD), quantifiée à partir de l'indice de Faith, c'est-à-dire à partir des longueurs des branches du dendrogramme fonctionnel (Faith, 1992), a été calculée entre les assemblages futurs (fin de siècle) et présents en surface de la Mer Méditerranée. Puisque celle-ci est par construction corrélée à la différence de richesse spécifique présentée en Figure 2.26, la significativité statistique par rapport à une distribution nulle a été testée afin d'identifier les zones où le changement climatique affecte la ΔFD davantage que ce qui serait attendu juste à partir du changement de richesse spécifique (Figure 2.26). La fréquence des p-values correspond au nombre de fois où le changement climatique a affecté la ΔFD de manière plus importante, ou moins importante, que ce qui aurait pu être attendu de ses effets sur la richesse spécifique. Figure issue de la thèse de Benedetti (2016).

2.5 Conclusion des travaux antérieurs

Au cours de ma thèse, de mon post-doctorat et maintenant en tant que maître de conférences, mes travaux de recherche m'ont donc permis d'acquérir une large culture scientifique en écologie marine, en océanographie et en biogéochimie marine. J'ai en effet eu la chance de pouvoir aborder une vaste gamme de questions scientifiques, de la dynamique des populations à la biogéographie du plancton en passant par la biogéochimie marine. Mes objets d'étude incluent les larves pélagiques d'invertébrés benthiques, le phytoplancton, ou encore le zooplancton. Mes zones d'application couvrent la Manche, l'Océan Atlantique et la Mer Méditerranée. Les outils que j'ai mis en œuvre regroupent des campagnes d'échantillonnage *in situ*, des identifications taxinomiques et génétiques en laboratoire, des analyses statistiques multivariées, de la modélisation statistique de distribution d'espèces, de la modélisation eulérienne et lagrangienne du transport larvaire et de la modélisation biogéochimique océanique.

J'ai ainsi eu l'occasion de collaborer avec des personnes ayant un large éventail de compétences complémentaires aux miennes, que ce soit des collègues de Roscoff, du LOCEAN, de Villefranche, mais aussi de l'Ifremer Brest et Nantes, de l'IRD Sète et Montpellier, de l'INRIA Sophia-Antipolis et Rocquencourt, de Météo-France Toulouse, mais également de Suisse, d'Espagne, d'Allemagne et des Bermudes.

En arrivant au LOV, j'ai eu la chance de pouvoir bénéficier du projet FP7-PERSEUS, grâce à l'implication de Philippe Koubbi (malgré son départ de Villefranche), mais aussi de Cécile Guieu et de Jean-Olivier Irisson. Ceci m'a donné l'opportunité de participer à des conférences internationales dès mon arrivée à Villefranche, comme l'EGU en 2013, ce qui m'a permis de mettre en place ma collaboration avec Samuel Somot et Fanny Adloff de Météo-France Toulouse et avec François Guilhaumon de l'UMR MARBEC à Montpellier, collaboration qui a débouché sur le projet PlankMed dans lequel s'inscrivait le sujet de thèse de Fabio Benedetti. Grâce au projet PERSEUS j'ai aussi eu la chance de pouvoir proposer un sujet de Master 2 au LOV dès 2013 (le stage de M2 de Fabio Benedetti), à l'issue duquel j'ai également pu déposer un sujet de thèse à l'ED 129 Sciences de l'Environnement d'île de France, co-encadré par Cécile Guieu. Ce sujet a été financé grâce au projet Européen KIC-Climat, ce qui a aussi permis à Fabio une mobilité internationale pendant sa thèse. Cette mobilité nous a donné l'occasion de collaborer avec Meike Vogt de l'ETH-Zürich (que j'avais rencontrée en 2014 à Bergen à l'occasion de la conférence IMBER). C'est grâce à toutes ces interactions que j'ai réussi à mettre très rapidement en place ma thématique de recherche sur la biogéographie du zooplancton et de co-encadrer un doctorat, ce qui constitue une vraie chance lorsque l'on vient d'être recruté(e) comme maître de conférences.

Au sein de la communauté française, j'ai aussi activement participé à la communauté MerMeX de MISTRAL, en particulier à travers le workpackage 5 dédié à la régionalisation de la Mer Méditerranée (cf. l'article de synthèse sur la régionalisation que nous avons récemment soumis, *Ayata et al.*, en révision) ou à la communauté LEFE-CYBER (*e.g.*, présentation invitée avec mes collègues d'Ifremer et du MIO en 2015).

J'ai aussi initié des collaborations à l'échelle européenne en organisant en Mars 2016 à Villefranche-sur-Mer le workshop EuroMarine **PlankDiv** *Impact of climate change on the distribution of plankton functional and phylogenetic diversity*. Ce workshop a rassemblé 36 chercheurs et jeunes chercheurs de 17 instituts de recherche issus de 9 pays. Lors de PlankDiv, nous avons identifié cinq grands défis pour la recherche en écologie planctonique dans les années à venir, ce qui a fait l'objet d'une publication (Chust *et al.*, 2017)^m. Ces cinq défis incluent : (1) l'utilisation des données de séquençage haut débit en écologie planctonique, (2) l'approche basée sur les traits fonctionnels pour faire le lien entre diversité du plancton et fonctionnement des écosystèmes marins, (3) l'utilisation des modèles statistiques de distribution d'espèces pour le plancton marin, (4) l'estimation de l'impact du changement global sur la biogéographie du plancton et (5) le développement d'une nouvelle théorie macroécologique à partir d'études en écologie planctonique.

D'un point de vue plus personnel, je pense quant à moi développer mes travaux vers l'approche fonctionnelle du plancton marin (Barton *et al.*, 2016a), en particulier pour étudier l'impact du changement climatique sur la distribution de la biodiversité planctonique mais aussi en utilisant les données de séquençage haut débit récemment acquises en milieu marin (*e.g.*, de Vargas *et al.*, 2015; Guidi *et al.*, 2016).

En 2017, je viens en effet d'obtenir des financements pour deux projets se situant dans la continuité de deux projets initiés en 2016, l'un portant sur l'étude de la diversité et de la biogéographie du plancton en réponse au changement climatique (projet EuroMarine PlankBioS), le second sur l'utilisation des données de séquençage haut débit pour l'écologie planctonique (projet Sorbonne Universités ModelOmics et deuxième année du projet LEFE-EC2CO FunOmics). En parallèle, j'ai aussi obtenu pour l'année 2016/2017 un semestre de CRCT afin de démarrer une collaboration avec Frédéric Maps de l'Université Laval à Québec sur l'étude du plancton arctique. Ces différents projets qui démarrent me permettent d'initier des collaborations nouvelles, aussi bien en France qu'à l'étranger, sur des thématiques ou des zones d'étude elles aussi nouvelles (utilisation des données génomiques ; océan global et océan arctique).

Ce sont ces thématiques que je souhaite développer dans les années à venir et que je vais maintenant présenter dans le chapitre suivant de ce mémoire (chapitre 3).

^mArticle dont je suis dernière auteure.

*Hey man of science with your perfect rules of
measure, can you improve this place with the
data that you gather ?*

Bad Religion, *I Want to Conquer the World.*

Chapitre 3

Perspectives de recherche

Dans les années à venir, je souhaite poursuivre l'étude de la diversité et de la biogéographie du plancton dans un monde changeant (section 3.1), en particulier en utilisant une approche fonctionnelle (Barton *et al.*, 2016a). Je souhaite également me former à l'utilisation des données de séquençage haut débit (demande en cours de délégation CNRS pour l'année 2017-2018 pour rejoindre l'UMR Evolution Paris Seine). Je pense en effet que ces données donnent accès à de nouvelles dimensions de la diversité planctonique et qu'elles peuvent être utilisées pour l'approche fonctionnelle du plancton marin (section 3.2). Elles proposent également des pistes pour améliorer la représentation du plancton et de sa diversité dans les modèles d'écosystèmes marins (section 3.3). Ces différentes questions pourront être abordées à l'échelle de l'océan global, mais aussi à des échelles plus régionales, comme celle de l'Océan Arctique (section 3.4). Dans ce chapitre dédié à mon projet de recherche pour les années à venir, je détaillerai donc ces différentes pistes de réflexions.

3.1 Diversité et biogéographie du plancton marin dans un contexte de changement climatique

Mes travaux sur l'étude de la diversité et de la biogéographie du plancton marin dans un contexte de changement climatique vont se poursuivre dans la continuité des collaborations entamées lors du Foresight Workshop *PlankDiv*, financé en 2016 par le consortium international EuroMarine. Ces collaborations perdurent actuellement pour l'organisation du groupe de travail *PlankBioS Present and future plankton biogeography and the link between community structure, marine ecosystem functioning and ecosystem service provision*, à nouveau financé par EuroMarine et qui aura lieu en Juin 2017 à Donastia-San Sebastian en Espagne. L'un des objectifs de PlankBioS sera de monter un consortium international pour soumettre des projets fédérateurs de plus grande ampleur sur le thème de la biodiversité et de la biogéographie du plancton.

Cet axe de recherche bénéficiera donc de collaborations avec des écologues spécialistes des métriques utilisées pour quantifier les différentes facettes de la biodiversité (François Guilhaumon, Sébastien Villéger), des phylogénéticiens spécialistes du plancton marin (Astrid Cornils, Léocadio Blanco-Bercial) et des modélisateurs spécialisés dans la biogéographie du plancton (Meike Vogt).

3.1.1 Les différentes facettes de la biodiversité

La biodiversité, ou diversité biologique, englobe l'ensemble des variations biotiques, des gènes aux écosystèmes, et possède plusieurs facettes (Purvis et Hector, 2000). Ainsi, différents aspects de la biodiversité peuvent être quantifiés, d'une part selon la méthode d'estimation choisie (richesse, régularité, dissimilarité), d'autre part selon le type de variations observées (diversité taxinomiques, fonctionnelle, phylogénétique, génétique) (Naeem *et al.*, 2012) (Figure 3.1).

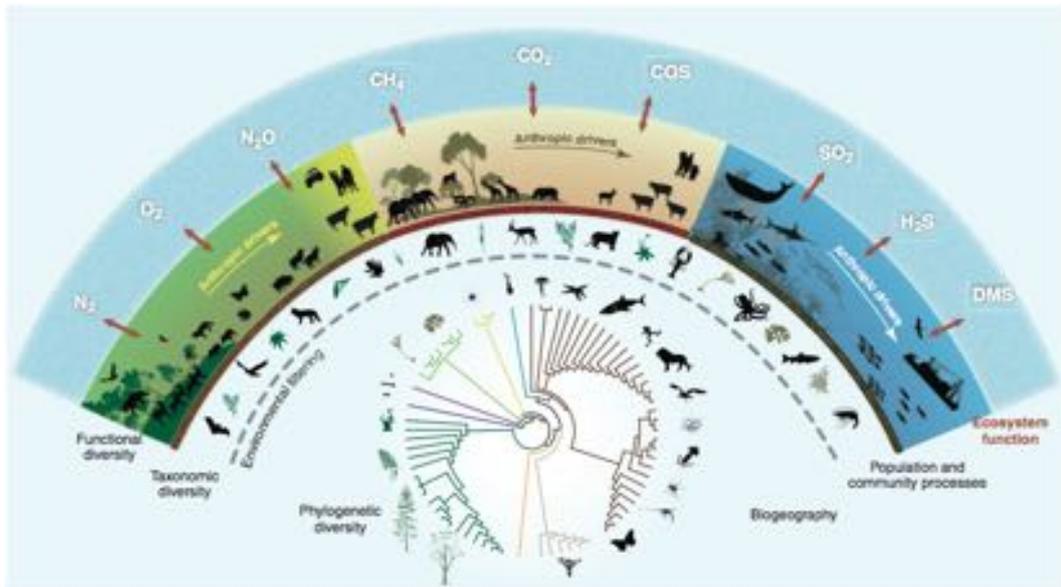


FIGURE 3.1: Biodiversités et fonctionnement des écosystèmes. Ce schéma représente au centre un extrait de l'arbre phylogénétique des êtres vivants. La distribution des espèces situées aux extrémités de cet arbre phylogénétique dépend en grande partie de filtres environnementaux, représentés ici par des barrières en partie perméables (tirets noirs). Du centre vers l'extérieur du diagramme sont représentées la diversité phylogénétique, taxinomique et fonctionnelle, mais la biogéographie, les interactions biotiques et les variations génomiques contribuent également aux différentes dimensions de la biodiversité. Trois écosystèmes sont représentés de gauche à droite : un écosystème forestier, un écosystème de savane et un écosystème marin. Les microorganismes sont représentés par la ligne sombre à la base des écosystèmes au niveau des sols ou des sédiments. Le fonctionnement des écosystèmes se traduit par des processus biogéochimiques, représentés par des échanges de matière entre la biosphère et l'atmosphère (flèches en haut du diagramme). Dans chaque écosystème sont représentées de gauche à droite les extinctions attribuables aux pressions anthropiques et qui conduisent à une réduction de la biodiversité locale et une homogénéisation biotique (dominance des espèces domestiques). Pour simplifier, les réseaux d'interactions biotiques et biogéochimiques ne sont pas représentés ici. Figure issue de Naeem *et al.* (2012).

J'ai déjà abordé la notion de diversité fonctionnelle en sections 2.1.2 puis 2.4.3, en la définissant comme la composante de la biodiversité qui influence le fonctionnement des écosystèmes (Diaz et Cabido, 2001; Petchey et Gaston, 2006; Villéger *et al.*, 2008).

La diversité phylogénétique quant à elle représente la diversité de l'histoire évolutive des espèces. A partir d'un arbre phylogénétique, il est ainsi possible de mesurer la distance évolutive entre les espèces appartenant à une communauté donnée. La métrique la plus couramment utilisée est la somme de toutes les longueurs de

branches reliant les espèces de cette communauté dans l'arbre phylogénétique (Faith, 1992). Il est également possible de définir d'autres indices prenant en compte les abondances relatives des espèces présentes (Cadotte *et al.*, 2010). Il a ainsi été montré que la diversité phylogénétique pouvait influencer le fonctionnement des écosystèmes et en particulier leur productivité (Cadotte *et al.*, 2009; Gravel *et al.*, 2012; Srivastava *et al.*, 2012). Par ailleurs, parmi les espèces les plus menacées par le changement global, certaines ont des histoires évolutives uniques et doivent donc être des priorités pour la conservation (Mace *et al.*, 2003). À l'échelle des temps géologiques, il a en effet été montré, à partir de l'étude de bivalves fossiles, que les extinctions pouvaient toucher des espèces ayant des histoires évolutives plus ou moins longues (Huang *et al.*, 2015). C'est pourquoi la diversité phylogénétique peut également servir à sélectionner des zones prioritaires de conservation permettant d'optimiser la protection d'espèces ayant des histoires évolutives diverses (Devictor *et al.*, 2010; Mouillot *et al.*, 2011; Strecker *et al.*, 2011; Winter *et al.*, 2013; Guilhaumon *et al.*, 2015).

3.1.2 Comment mesurer ces différentes facettes ?

De nombreuses métriques ont été développées pour quantifier la diversité fonctionnelle (FD) et la diversité phylogénétique (PD) d'une communauté (diversité α), mais aussi entre communautés (diversité β).

Composantes fonctionnelle et phylogénétique de la diversité α

Il existe en particulier deux grands types de métriques. Les premières reposent sur la structure des dendrogrammes fonctionnels et des arbres phylogénétiques (*tree-based metrics*) (Petchey et Gaston, 2002, 2006; Cardoso *et al.*, 2014a). Elles se basent donc directement sur la structure des arbres phylogénétiques mais nécessitent de définir un dendrogramme fonctionnel à partir des données de traits fonctionnels.

Les secondes reposent sur des mesures de distances entre espèces dans l'espace fonctionnel (ou hypervolume fonctionnel) et de distances phylogénétiques (*distance-based metrics*) (Villéger *et al.*, 2008; Cadotte *et al.*, 2009; Laliberté et Legendre, 2010). Elles nécessitent donc de définir des espaces ou hypervolumes appropriés. Les mesures de diversité fonctionnelle α basées sur des mesures de distance incluent des mesures de richesse fonctionnelle (*functional richness*, FRich), de régularité fonctionnelle (*functional evenness*, FEve), de divergence fonctionnelle (*functional divergence*, FDiv), ou encore de dispersion fonctionnelle (*functional dispersion*, FDis) (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté et Legendre, 2010) (Figure 3.2).

Composantes fonctionnelle et phylogénétique de la diversité β

La dissimilarité taxinomique entre communautés (diversité β) peut être décomposées en deux composantes : le remplacement (*turnover*) et l'imbrication (*nestedness*) (Baselga, 2010; Carvalho *et al.*, 2012). Ces deux composantes dérivent des indices de Sørensen et de Jaccard (voir la revue de Anderson *et al.*, 2011, sur la diversité β). Des métriques similaires ont donc été adaptées pour quantifier la dissimilarité fonctionnelle et phylogénétique entre communautés, et en particulier pour la partitionner entre ces deux composantes, le remplacement et l'imbrication (Leprieur *et al.*, 2012; Villéger *et al.*, 2013; Cardoso *et al.*, 2014b).

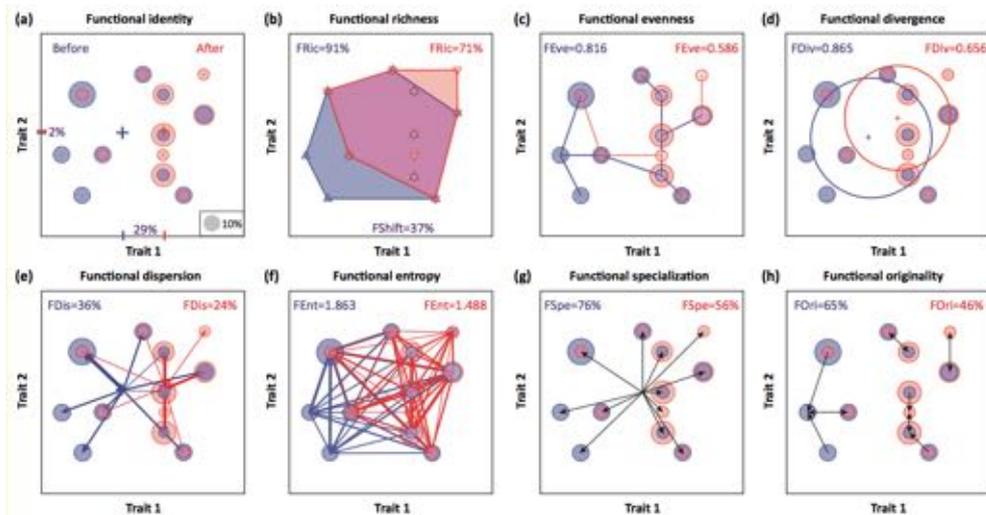


FIGURE 3.2: Indices de diversité fonctionnelle basés sur des mesures de distance dans l'espace fonctionnel. Les espèces sont représentées par des points dans cet espace (défini par les valeurs de 2 traits ou par des combinaisons de plusieurs traits identifiées par des analyses multivariées). La taille de ces points est proportionnelle à leur abondance relative avant et après une perturbation (en bleu et en rouge) ou au sein de deux communautés (en bleu et en rouge). Plusieurs indices sont représentés : a) Identité fonctionnelle (position des espèces dans l'espace fonctionnel) ; b) Richesse fonctionnelle (FRic, volume fonctionnel occupé par les espèces) ; c) Régularité fonctionnelle (FEve, régularité de la distribution des abondances dans l'espace fonctionnel) ; d) Divergence fonctionnelle (FDiv, proportion de l'abondance totale assurée par les espèces ayant des positions extrêmes dans l'espace fonctionnel) ; e) Dispersion fonctionnelle (FDis, déviation pondérée par les abondances de la position des espèces par rapport au centre de l'espace fonctionnel occupé par la communauté) ; f) Entropie fonctionnelle (indice de Rao, somme pondérée par les abondances des distances fonctionnelles entre chaque paire d'espèces) ; g) Spécialisation fonctionnelle (FSpe, comparaison des abondances des espèces généralistes, au centre de l'espace fonctionnel, et des espèces spécialistes, aux extrémités de l'espace fonctionnel) ; h) Originalité fonctionnelle (FOri, mesure des distances minimales entre paires d'espèces dans l'espace fonctionnel et inversement proportionnelle à la redondance fonctionnelle). Figure de Mouillot *et al.* (2013).

Des débats sur l'utilisation de telle ou telle métrique, qui a ses avantages et ses inconvénients, restent néanmoins ouverts (voir par exemple Cardoso *et al.*, 2014b, et les références citées).

3.1.3 Comparaison des composantes fonctionnelle et phylogénétique de la biodiversité marine

L'estimation conjointe des composantes fonctionnelle et phylogénétique de la biodiversité permet de décrire plus précisément la diversité. L'utilisation d'une approche multifacette de la biodiversité des poissons côtiers de Méditerranée a ainsi montré que si les aires marines protégées couvraient les zones de forte diversité taxinomique, elle ne couvraient ni les zones de forte diversité fonctionnelle ni celles de forte diversité phylogénétique (Mouillot *et al.*, 2011). Une telle approche a ensuite permis de montrer que ces aires marines protégées ne couvraient pas mieux les différentes facettes de la biodiversité que si elles avaient été localisées au hasard (Guilhaumon *et al.*, 2015).

Comparer entre elles les différentes composantes de la diversité fonctionnelle et/ou de la diversité phylogénétique (richesse, régularité, *etc.*) entre plusieurs zones biogéographiques permet aussi de souligner la complexité de leur distribution et de mieux comprendre des processus qui en sont responsables. À l'échelle globale, une étude sur la diversité des communautés de poissons d'eau douce a par exemple montré que bien que la diversité fonctionnelle était plus forte en Amérique du Sud, la vulnérabilité fonctionnelle était homogène entre les différentes régions du globe (Toussaint *et al.*, 2016). Une étude récente sur les fourmis a montré que la diversité fonctionnelle et la diversité phylogénétique des communautés de fourmis en Europe variaient entre biorégions mais étaient positivement corrélées l'une à l'autre au sein de chacune de ces biorégions (Arnan *et al.*, 2017). En milieu marin, et à partir du séquençage chez le phytoplancton d'un gène codant pour la RUBISCO (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase), l'enzyme permettant aux organismes phototrophes de fixer le dioxyde de carbone, de fortes différences phylogénétiques et fonctionnelles ont été suggérées entre les communautés phytoplanctoniques présentes dans les différents océans du globe (Samanta et Bhadury, 2016).

À l'échelle des communautés de copépodes en Mer Méditerranée, et dans la continuité des thématiques abordées pendant la thèse de Fabio Benedetti, un travail est actuellement en cours avec mes collègues écologues (François Guilhaumon et Sébastien Villéger de l'UMR MARBEC) et phylogénéticiens (Astrid Cornils de l'AWI et Leocadio Blanco-Bercial de BIOS) afin de comparer la diversité fonctionnelle et la diversité phylogénétique entre les écorégions Méditerranéennes définies par Spalding *et al.* (2007) (Figure 3.3A). Pour cela, nous nous sommes basés sur les traits fonctionnels décrits par Fabio (Benedetti *et al.*, 2015) et sur les arbres phylogénétiques construits par Astrid et Leocadio (Blanco-Bercial *et al.*, 2011; Bucklin *et al.*, 2011; Cornils et Blanco-Bercial, 2013; Blanco-Bercial *et al.*, 2014) (Figure 3.3B).

Nos travaux préliminaires ont souligné des différences entre écorégions, avec des zones à relativement faible diversité fonctionnelle et phylogénétique (la Mer d'Alboran, le Golfe de Sidra), à relativement forte diversité fonctionnelle et phylogénétique (la Mer Ionienne), et à relativement forte diversité phylogénétique et faible diversité fonctionnelle (la Mer Egée et le bassin Nord-Occidental) (Figure 3.3C). Cependant, de nouvelles analyses doivent être faites avec un nouvel arbre phylogénétique mis à jour pour inclure d'avantage d'espèces parmi les copépodes harpacticoïdes et incluant de nouvelles familles, les Oncaeidae et les Mormonillidae. Il est également prévu de collaborer avec Maria Grazia Mazzocchi de la Station Zoologique de Naples et avec ses collaborateurs grecques (Ioanna Siokou-Frangou du HCMR), italiens (Valentina Tirelli du OGS), espagnols (Maria Luz Fernandez de Puellas de l'IEO), ukrainiens (Alexandra Gubanova de l'IMBR) et turques (Tuba Terbiyik Kurt, de l'Université de Çukurova) afin d'ajouter d'avantage de données d'abondances (Mazzocchi *et al.*, 2014), en particulier en Mer Adriatique et dans le Bassin Levantin. En fonction des différences observées entre écorégions, il sera intéressant d'identifier les espèces et les facteurs environnementaux permettant d'expliquer les zones de plus forte et de plus faible biodiversité zooplanctonique.

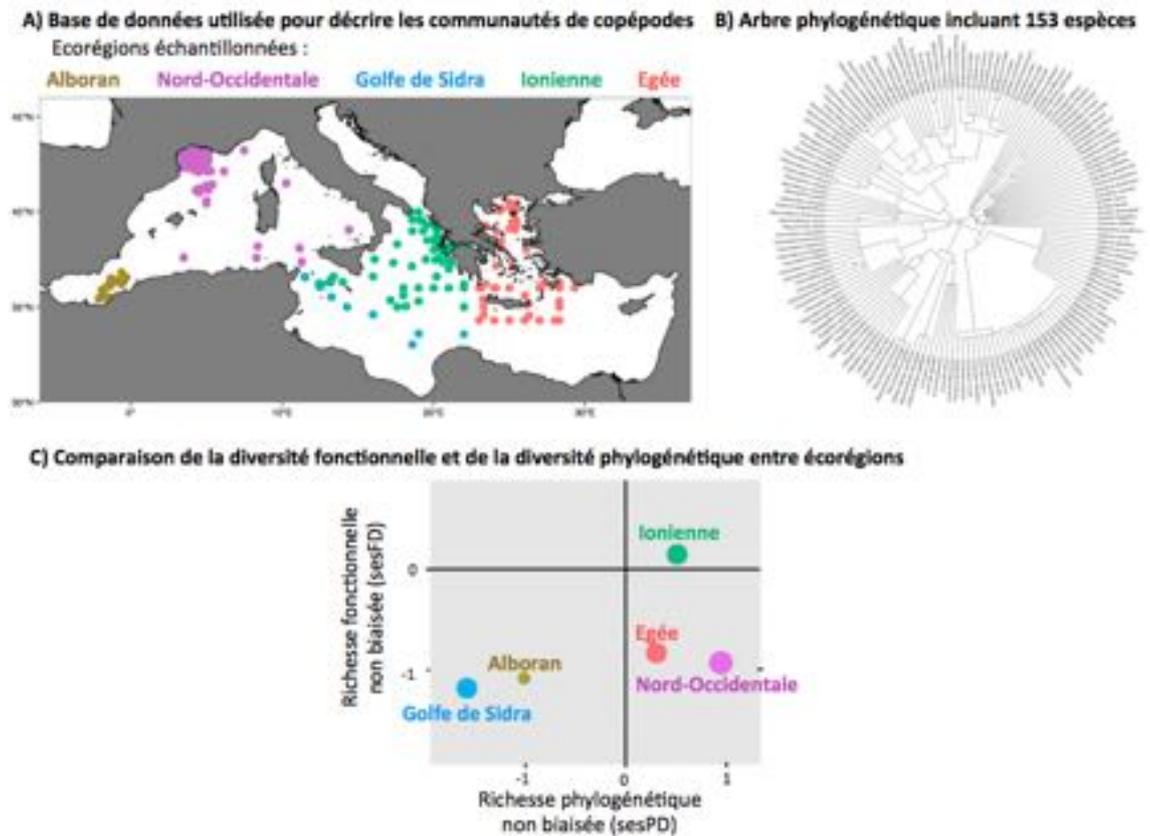


FIGURE 3.3: Comparaison de la diversité fonctionnelle (FD) et de la diversité phylogénétique (PD) des communautés de copépodes entre écorégions Méditerranéennes. A) Pour le moment, nos données couvrent 5 des 7 écorégions définies par Spalding *et al.* (2007) : la Mer d'Alboran, le bassin Nord-Occidental, le Golfe de Sidra, la Mer Ionienne et la Mer Egée. B) L'arbre phylogénétique utilisé pour obtenir ces résultats préliminaires incluent 153 espèces de copépodes de Méditerranée. C) Les indices utilisés pour estimer la diversité fonctionnelle et phylogénétiques ont été corrigés (*standardized effect size* ou *ses*) pour permettre une comparaison entre écorégions ayant des richesses spécifiques différentes (*sesFD*, *sesPD*). Il s'agit d'indices de richesse fonctionnelle et de richesse phylogénétique (diversité α). La taille des points est proportionnelle à la richesse spécifique de chaque région. Des valeurs positives indiquent des régions où la diversité fonctionnelle et/ou phylogénétique sont plus fortes qu'attendu ; des valeurs négatives indiquent des régions où la diversité fonctionnelle et/ou phylogénétique sont plus faibles qu'attendu.

3.1.4 Autres pistes de recherche sur la diversité fonctionnelle

Méthode d'estimation de l'espace fonctionnel

Nous avons vu en section 3.1.2 que la diversité fonctionnelle pouvait être estimée en mesurant la distance séparant des espèces dans un espace (ou hypervolume) fonctionnel (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté et Legendre, 2010). Cet espace peut être défini directement à partir des traits fonctionnels des espèces : chaque dimension de l'espace fonctionnel correspond alors à un trait, comme dans la figure 3.2, et les espèces sont positionnées dans cet espace à partir de leurs valeurs de traits (qui sont alors leurs coordonnées dans l'espace fonctionnel). Si les espèces sont définies par n traits fonctionnels, alors l'espace fonctionnel comporte n dimensions.

Or, il est préférable de ne considérer qu'un nombre restreint de dimensions (idéalement deux, trois, ou quatre) représentant un maximum de la variabilité du jeu de données initial. La seconde option est donc de ne considérer qu'un nombre restreint de dimensions, calculées à partir de combinaisons de traits, et représentant un maximum de la variance fonctionnelle entre espèces. Pour cela, on utilisera donc une méthode d'ordination en espace réduit (Legendre et Legendre, 2012) pour construire un espace fonctionnel à partir des combinaisons de traits permettant de représenter un maximum de variance avec un nombre réduit de dimensions indépendantes les unes des autres (dimensions orthogonales, c'est-à-dire que la variabilité observées sur une dimension n'est pas redondante avec ce qui serait observé sur n'importe quelle autre dimension). Ces nouvelles dimensions sont ainsi construites à partir des combinaisons de traits les plus significatives.

Le type des variables de traits (qualitatif, semi-quantitatif, quantitatif) conditionnera alors le choix de la méthode d'ordination (Legendre et Legendre, 2012). Si les traits sont tous quantitatifs, on pourra utiliser une ACP (Analyse en Composante Principale) pour définir un espace fonctionnel ayant un nombre restreint de dimensions. Si certains sont quantitatifs et d'autres qualitatifs, alors deux options sont possibles pour définir l'espace fonctionnel.

L'option choisie par Sébastien Villéger *et al.* (2008) pour définir un espace fonctionnel est de calculer *a priori* une distance entre toutes les espèces à partir de leurs traits fonctionnels, puis d'utiliser une Analyse en Coordonnées Principales (PCoA, *Principal Coordinates Analysis*; parfois aussi appelée MDS ou *Multi-Dimensional Scaling*). Cette méthode d'ordination en espace réduit s'applique en effet à n'importe quelle matrice de distance et permet de représenter, dans un espace euclidien (comme le plan d'une feuille de papier), une distance non euclidienne. La métrique de distance utilisée par Villéger *et al.* (2008) est la distance de Gower (Gower, 1971; Podani, 1999). Elle permet de calculer la distance entre deux espèces à partir de leurs valeurs de traits, qui peuvent être un mélange de traits quantitatifs (comme la taille) et qualitatifs (comme le régime trophique qui a plusieurs modalités) (Podani et Schmera, 2006). À l'origine, la distance de Gower (ou «fonction de similarité» de Gower) peut être calculée simultanément à partir de variables (ici les traits) très diverses : des rapports (ratios), des intervalles, des variables qualitatives et même en prenant en compte des données manquantes (Gower, 1971). La formule a été modifiée plus tard par Podani (1999) pour inclure également des données quantitatives. Dans cette formule modifiée, les variables qualitatives et quantitatives sont toutes standardisées par leur gamme de variation (ou *range*), ce qui assure que toutes les

variables/traits ont le même poids dans le calcul de distance. La distance de Gower varie ainsi de 0 à 1, quelque soit le nombre de variables/traits.

Selon moi, le défaut de cette approche pour définir un espace fonctionnel est de définir à priori une métrique sur laquelle basée la comparaison des traits des espèces (la distance de Gower), mais surtout de considérer que l'espace obtenu par la PCoA représente correctement l'espace fonctionnel. En effet, puisque cette méthode d'ordination est appliquée à une matrice de distance non-euclidienne (la distance de Gower), ceci conduit lors du calcul de l'espace réduit (euclidien) à des valeurs propres négatives correspondant à la variabilité ne pouvant être représentée dans un espace euclidien (Gower, 1982; Legendre et Legendre, 2012). Certes, il est possible d'appliquer des corrections, comme ajouter la plus petite valeur constante possible à toutes les mesures de distance (correction dite de Cailliez (1983)), ce qui permet de n'obtenir ensuite que des valeurs propres positives. Cependant, le pourcentage de variance alors associé aux premiers axes de l'analyse est ainsi gonflé artificiellement. Il a certes été montré que si la plus petite des valeurs propres négatives a une valeur absolue plus petite que la plus petite des valeurs propres positives, alors les distances étaient correctement représentées dans l'espace réduit (Cailliez et Pagès, 1976). Or, à ma connaissance, ceci n'est jamais vérifié lorsque les chercheurs utilisent la méthode de Villéger *et al.* (2008) pour estimer l'espace fonctionnel. Ce défaut de l'utilisation d'une PCoA à partir d'une matrice de distance de Gower a pourtant déjà été souligné par Laliberté et Legendre (2010).

Une seconde option pour estimer l'espace fonctionnel est d'utiliser une méthode d'ordination en espace réduit qui s'applique à tout type de variables/traits, comme l'Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM ou MCA en anglais) (Husson *et al.*, 2010). Pour les raisons évoquées plus haut, c'est cette méthode que nous avons utilisé avec Fabio Benedetti pour décrire l'espace fonctionnel des copépodes présents en Méditerranée (Benedetti *et al.*, 2016) (section 2.1.2).

Il serait cependant intéressant de formellement confronter les deux approches : Gower puis PCoA *versus* MCA, en prenant également en compte différentes corrections possibles pour éliminer les valeurs propres négatives (cf. Laliberté et Legendre, 2010). Une telle comparaison (en particulier des distances entre espèces estimées à partir des traits bruts ou estimées dans les différents espaces fonctionnels) devrait être réalisée à la fois sur des données réelles, mais aussi sur des données artificielles, afin de bien comprendre les éventuels biais associés à tel ou tel choix méthodologique.

Utilisation des données d'imagerie pour l'approche fonctionnelle du plancton

Durant ces dernières années, plusieurs systèmes d'imagerie automatique du plancton ont été développés, aussi bien à partir d'échantillons fixés, comme le FlowCam (Sieracki *et al.*, 1998) ou le ZooScan (Gorsky *et al.*, 2010), ou à partir d'organismes *in situ*, comme le VPR (Video Plankton Recorder, Benfield *et al.*, 1996), l'ISIIS (In Situ Ichthyoplankton Imaging System, Cowen et Guigand, 2008), ou encore l'UVP (Underwater Vision Profiler, Picheral *et al.*, 2010). Associés à des méthodes de reconnaissance automatique (*e.g.*, Faillettaz *et al.*, 2016), ces outils permettent d'acquérir de manière automatique des informations sur la distribution des organismes planctoniques à des niveaux taxinomiques relativement faibles (Figure 3.4). Chaque vignette/organisme est ainsi associé(e) à un certain nombre de caractéristiques morphologiques et/ou optiques, en plus d'une identification automatique taxinomique

(à différents degrés de résolution selon les groupes). Ces données pourraient être utilisées pour associer des traits fonctionnels aux vignettes reconnues automatiquement, mais aussi pour définir des traits directement à partir des mesures d'imagerie (la taille bien sûr mais pas seulement : forme, transparence, contenu lipidique ou de réserve, *etc.*). Ces études d'imagerie ont récemment montré qu'elles pouvaient transformer notre vision du monde pélagique. Biard *et al.* (2016) ont ainsi révélé l'importance, jusqu'ici sous-estimée, des Radiolaires, ces protistes de grande taille capable de former des colonies (Figure 3.4I).

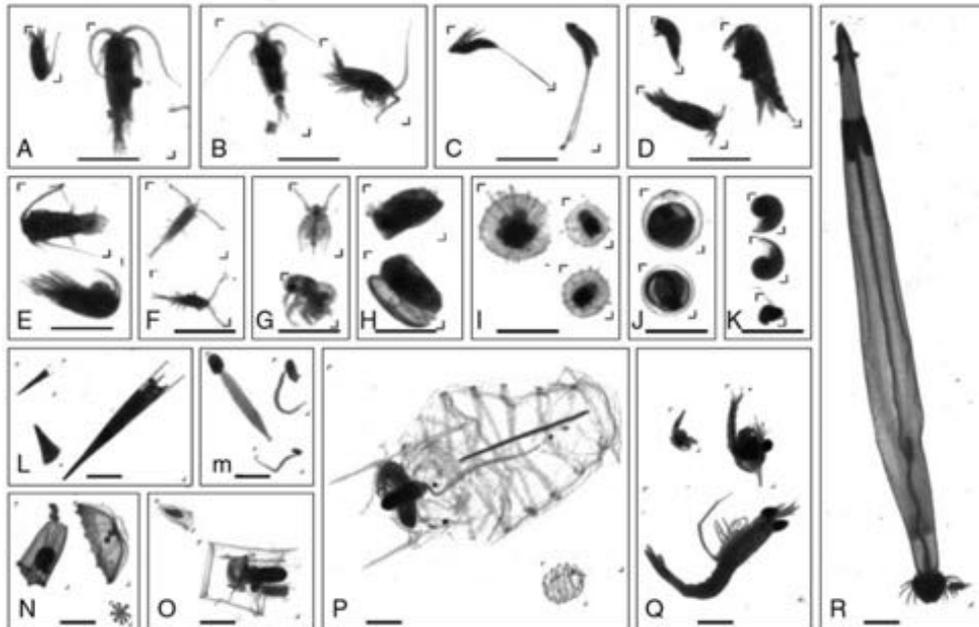


FIGURE 3.4: Reconnaissance automatique du plancton à partir du ZooScan (la barre d'échelle représente 1 mm) : (A) copépodes, (B) copépode *Centropages sp.*, (C) copépode harpacticoïde, (D) copépode poecilostomatoïde, (E) copépode *Temora sp.*, (F) copépode *Oithona sp.*, (G) cladocères, (H) ostracodes, (I) radiolaires, (J) oeufs, (K) papillon de mer (*Limacina*), (L) ptéropodes, (M) appendiculaires, (N) méduses, (O) siphonophores, (P) thalassiacés, (Q) décapodes, (R) chaetognathes. Figure issue de Gorsky *et al.* (2010).

Les données d'imagerie des séries temporelles (*e.g.*, Berline *et al.*, 2012) seraient des jeux de données idéaux pour cela, d'autant qu'elles sont souvent associées à tout un ensemble de mesures de variables environnementales (température, nutriments, *etc.*). Il serait ainsi possible de définir des groupes fonctionnels et de décrire l'évolution temporelle de la diversité fonctionnelle des communautés planctoniques en lien avec les conditions environnementales (*e.g.*, Pomerleau *et al.*, 2015). Ceci était d'ailleurs l'une des perspectives de la thèse de Fabio Benedetti et Fabio travaillera dès le printemps 2017 sur ce type de données en collaboration avec Lars Stemmann et Jean-Olivier Irisson au LOV.

Des données d'imagerie ont également été collectées à l'échelle globale dans le cadre de Tara Oceans et Fabien Lombard travaille actuellement dessus au LOV. À partir des données Tara, il serait donc intéressant de combiner les traits fonctionnels estimés par imagerie à ceux estimés par les approches -omiques (voir section suivante) afin de proposer une vision intégrée de la diversité fonctionnelle du plancton marin (Karsenti *et al.*, 2011).

3.2 Utilisation des données de séquençage haut débit en écologie planctonique

À travers le projet FunOmics financé pour deux ans par le programme LEFE-EC2CO de l'INSU (2016-2017), le projet ModelOmics financé pour 18 mois par le programme Emergence de Sorbonne Universités (2017-2018) et ma demande de délégation CNRS pour rejoindre un an l'UMR Evolution Paris Seine en 2017/2018, je souhaite développer mes thématiques vers l'utilisation des données issues du séquençage haut débit des organismes planctoniques pour améliorer notre compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes pélagiques. Ces travaux s'appuieront sur une collaboration étroite avec des spécialistes des données génomiques et transcriptomiques du plancton marin, et en particulier Lucie Bittner de l'UMR Evolution Paris Seine.

3.2.1 Une porte s'ouvre sur le plancton marin....

La génomique environnementale (ou métagénomique) est une nouvelle méthode de séquençage haut débit permettant de séquencer directement l'ensemble des molécules d'ADN ou d'ARN présentes dans un échantillon. Elle permet de séquencer des séquences particulières (comme le gène codant pour la petite sous-unité du ribosome, l'ARNr 16S chez les procaryotes ou l'ARNr 18S chez les eucaryotes) ce qui permet d'obtenir des informations sur la diversité génétique présente dans un échantillon naturel. Ce «domaine de recherche émergent [...] regroupe l'ensemble des connaissances acquises sur les organismes et les écosystèmes [...] par l'analyse de la séquence et de l'expression des gènes, génomes et métagénomes»(Faure et Joly, 2016). Les données -omiques, couplées à des méthode d'apprentissage automatique (*machine-learning*), peuvent aussi permettent de reconstruire des réseaux d'interactions écologiques et offrent des perspectives pour le suivi des écosystèmes (*biomonitoring*) (Bohan *et al.*, 2017).

Parmi les méthodes de séquençage haut débit, on peut distinguer le métabarcoding, de la métagénomique et de la transcriptomique (Figure 3.5). Le métabarcoding cible certaines séquences très conservées mais très variables entre espèces, comme le gène codant pour la sous-unité du ribosome (ARNr 16S chez les procaryotes ou ARNr 18S chez les eucaryotes). Il permet ainsi d'identifier des organismes ou des taxons à partir d'une ou plusieurs séquences d'ADN appelée(s) marqueur(s) moléculaire(s) (Taberlet *et al.*, 2012). Ces entités taxinomiques sont appelées OTUs ou *Operational Taxonomic Units* (Blaxter *et al.*, 2005). La diversité taxinomique estimée à partir du métabarcoding est en général très proche de la diversité taxinomique estimée avec des méthodes classique d'identification morphologique (Aylagas *et al.*, 2016).

La métagénomique repose sur le séquençage de l'ensemble des molécules d'ADN présentes dans un échantillon environnemental et donne une vision générale de l'ensemble des gènes présents. Elle permet en particulier (et principalement pour les génomes microbiens) de construire des bibliothèques de séquences et d'en analyser les fonctions potentielles (Riesenfeld *et al.*, 2004).

Enfin, la transcriptomique est l'étude des transcriptomes, c'est-à-dire de l'ensemble des séquences d'ARN messager (ARNm) présents dans un échantillon et issus de la transcription de l'ADN. Elle fournit donc une information sur les gènes transcripts et donc potentiellement exprimés.

Depuis la mise au point des premières techniques de séquençage de l'ADN dans les années 70 (le séquençage Sanger en 1977) et le premier séquençage d'un génome entier en 1995 (la bactérie *Haemophilus influenzae* Rd.), les années 2000 ont vu l'avènement de la deuxième génération des technologies de séquençage (*Next Generation Sequencing* ou NGS), aussi appelée séquençage haut débit (*high-throughput sequencing*), grâce aux séquenceurs Solexa d'Illumina, SOLiD de Life-Technologies, ou au pyroséquenceur 454 de Roche (Faure et Joly, 2016). Ces méthodes de séquençage haut débit, en plus d'être beaucoup plus rapides, sont surtout beaucoup moins chères, ce qui explique leur succès. Il est maintenant possible de séquencer les molécules d'ADN ou d'ARN d'une cellule isolée, ou encore d'une communauté toute entière. Malgré les limites associées à l'utilisation de ces méthodes (Zinger *et al.*, 2012), ces approches moléculaires ont révélé ces dix dernières années l'importante diversité des organismes marins ainsi que l'ampleur de ce qui nous restait encore inconnu (*e.g.*, Venter *et al.*, 2004; DeLong *et al.*, 2006; Lovejoy *et al.*, 2006; Vault *et al.*, 2008; Rusch *et al.*, 2007; Edwards et Dinsdale, 2007; Caron *et al.*, 2012; Rinke *et al.*, 2013; de Vargas *et al.*, 2015).

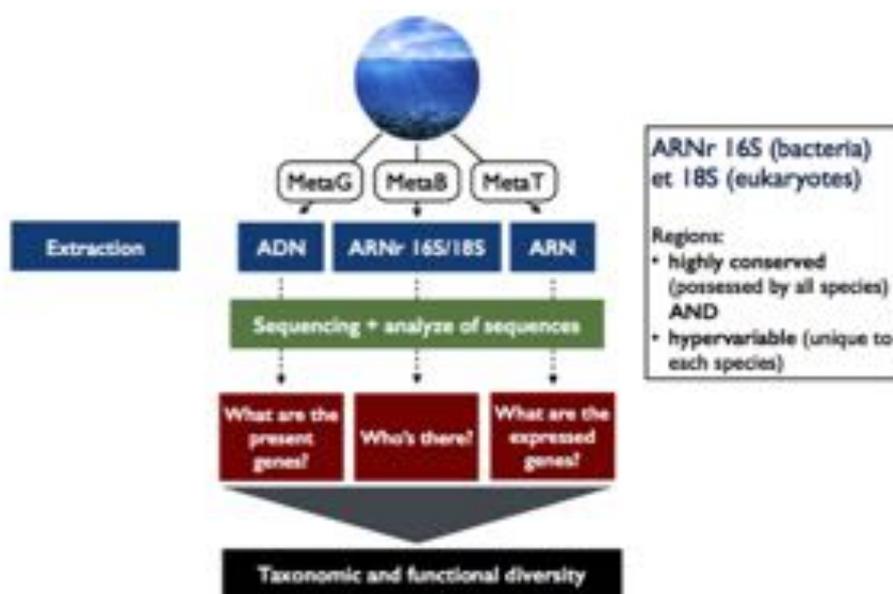


FIGURE 3.5: Techniques de séquençage haut débit des séquences nucléotidiques : MétaGénomique (MetaG), MétaBarcoding (MetaB), MétaTranscriptomique (MetaT). Les types d'acides nucléiques extraits sont indiqués en bleu. Les questions auxquelles ces données permettent de répondre sont mentionnées en rouge. Figure d'Anne-Sophie Benoiston, dont j'ai co-encadré le stage de Master 2 (Benoiston, 2016).

3.2.2 L'exemple des données acquises par l'expédition Tara Oceans

L'exploration des océans à travers l'organisation d'expédition à l'échelle globale a permis des avancées scientifiques considérables, comme ce fût le cas il y a plus de 150 ans lors des voyages du Beagle (1831-1836) ou du Challenger (1872-1876) de la flotte royale britannique. Plus récemment, les expéditions Sorcerer II (2003-2010) et Malaspina (2010-2011) ont permis de décrire les métagénomés procaryotes depuis la surface des océans vers les couches bathypélagiques à plus de 1000 mètres

de profondeur (Rusch *et al.*, 2007; Duarte, 2015). L'expédition Tara Oceans (2009-2013) a permis de compléter ces observations en échantillonnant à l'échelle de l'océan global (Figure 3.6) une large gamme d'organismes planctoniques (des virus aux larves de poissons) de la surface des océans à la zone mésopélagique (de 200 à 1000 mètres de profondeur) (Pesant *et al.*, 2015). Les données récoltées par Tara Oceans couvrent ainsi 210 écosystèmes et 20 provinces biogéographiques (Longhurst, 1998) et comprennent plus de 35 000 échantillons.

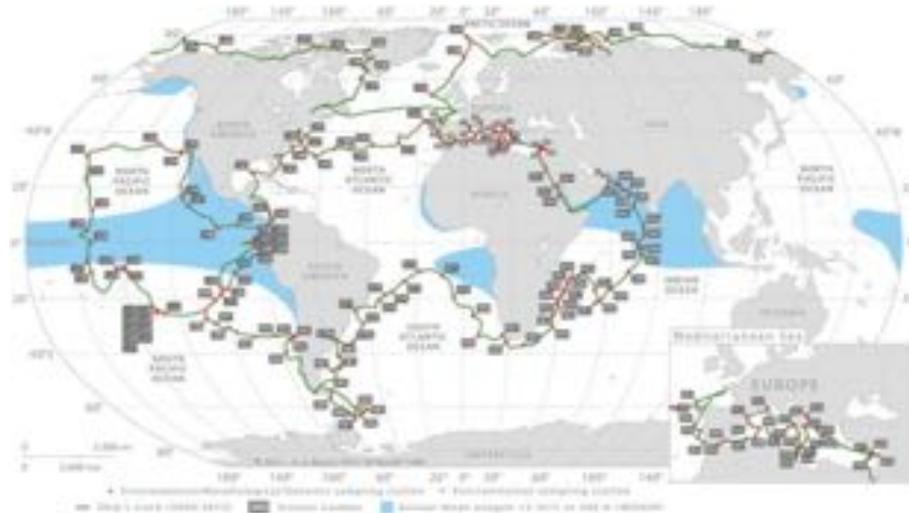


FIGURE 3.6: Trajet d'échantillonnage (ligne verte) et stations échantillonnées (points rouges) par l'expédition Tara Oceans à l'échelle de l'océan global entre 2009 et 2013. Figure issue de Pesant *et al.* (2015).

À partir des échantillons récoltés à l'échelle globale lors de l'expédition Tara Oceans, les données suivantes ont été obtenues par le Génoscope grâce au séquençage haut débit :

- Une collection de plus de 1 milliard de séquences d'ADN ribosomique (MétaBarcoding) extraites des échantillons eucaryotes et représentant plus de 1 000 communautés planctoniques ;
- Des données de réservoir génomique eucaryote (MétaGénomique) et des données d'expression de gène (MétaTranscriptomique) disponibles pour presque toutes les stations d'échantillonnage et les fractions de taille ;
- Une collection de plus de 100 millions de gènes bactériens (MétaGénomique) issus de toutes les stations d'échantillonnage de Tara Oceans et dont plus de la moitié sont complètement nouveaux.

Grâce à ces données, la diversité moléculaire des communautés eucaryotes a été estimée par le séquençage haut débit de la région V9 de l'ADN ribosomal 18S utilisée comme marqueur taxinomique (MétaBarcoding) (de Vargas *et al.*, 2015). Les contenus génomiques des données Tara Oceans ont été décrits pour les lignées virales (Brum *et al.*, 2015; Roux *et al.*, 2016) et les procaryotes (Sunagawa *et al.*, 2015) (cf section 3.2.3). Enfin, les séquences de gènes exprimés spécifiquement au moment de l'échantillonnage (MétaTranscriptomique) sous différentes conditions environnementales et obtenues lors de l'expédition Tara Oceans sont en cours d'analyse et les résultats associés n'ont pour le moment pas encore été publiés.

Cette quantité unique de données -omiques a ainsi révélé certains aspects de la diversité et de la structure des communautés planctoniques à l'échelle globale, et en particulier l'étendue de notre ignorance (Chust *et al.*, 2017). Pour les organismes planctoniques de taille intermédiaire, c'est-à-dire depuis les plus petits des eucaryotes unicellulaires (protistes de plus de 0,8 μm) jusqu'aux petits métazoaires de quelques millimètres, de Vargas *et al.* (2015) ont ainsi montré qu'un tiers des séquences obtenues ne pouvaient être assignées à des groupes taxinomiques connus (Figure 3.7). Il ressort par ailleurs de cette étude que la majorité de la biodiversité marine eucaryote correspond à des lignées peu connues et non cultivées de protistes hétérotrophes, en particulier parasites ou hôtes symbiotiques. L'utilisation de ces données -omiques a aussi permis de mettre en évidence des réseaux d'interaction complexes entre organismes planctoniques (Lima-Mendez *et al.*, 2015), dont certains pouvaient être corrélés à certaines fonctions des écosystèmes comme l'export de carbone (Guidi *et al.*, 2016). Encore plus récemment, elles ont permis de décrire la biogéographie et la dynamique des populations du petit copépode *Oithona nana* à l'échelle globale (Madoui *et al.*, soumis).

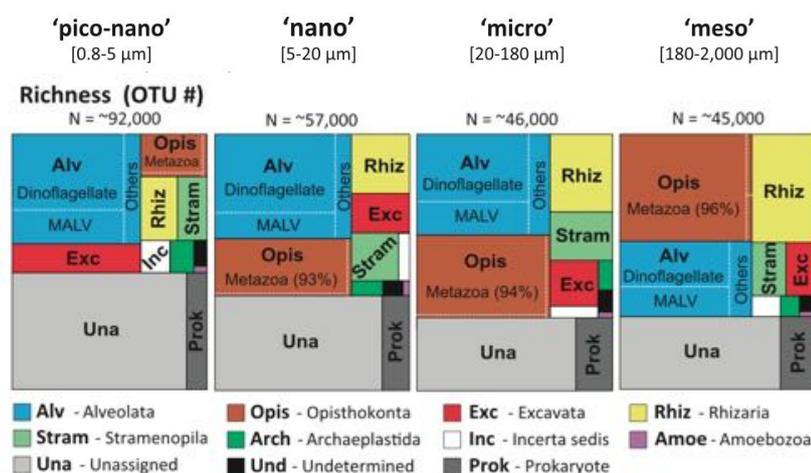


FIGURE 3.7: Composantes connues et inconnues de la biodiversité du plancton eucaryote. Résultats obtenus à partir de l'analyse des séquences d'ADN ribosomique V9 des données Tara Oceans (MétaBarcoding). Les séquences de chaque classe de taille (pico-nano, nano, micro, méso) ont été classées parmi les 7 super-groupes actuellement reconnus pour les organismes eucaryotes : Alvéolés, Opisthocontes, Excavata, Rhizaria, Straménopiles, Archaeplastidiés et Amibozoaires (chacun représenté par une couleur). Les autres séquences ont été classées parmi les groupes connus mais dont la classification est incertaine (*incertae sedis* en blanc), assignées parmi les procaryotes (environ 5 % des séquences, en gris sombre) en raison de l'universalité des primers eucaryotes utilisés pour le séquençage, ou bien correspondent à des séquences non assignées (quand les séquences sont similaires à moins de 80 % d'une séquence connue, en gris clair) ou indéterminées (quand les séquences sont similaires à plus de 80 % d'une séquence connue, en noir). La richesse de chaque groupe est estimée à partir du nombre d'OTUs identifiées. Figure issue de de Vargas *et al.* (2015).

L'utilisation des données issues du séquençage haut débit offre ainsi des possibilités inouïes pour une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème planctonique. Il est cependant à noter que des outils d'analyse spécifiques pour faire face à cette grande quantité de données doivent encore être développés (Pompanon

et Samadi, 2015) pour en tirer pleinement parti et améliorer notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins.

3.2.3 Identifier des traits fonctionnels à partir des données -omiques

Le développement de technologies de séquençage haut débit constitue une opportunité sans précédent pour accéder à des informations détaillées sur les traits fonctionnels du plancton marin (cf section 2.1.2) à partir de données moléculaires. En effet, la génomique environnementale permet d'obtenir des informations sur la taxinomie et les abondances des organismes, mais aussi sur la phylogénie et sur les potentialités et les capacités d'adaptation des espèces, et donc sur leur biologie et leurs traits fonctionnels potentiels (Faure et Joly, 2016). Ainsi, ces données peuvent être utilisées pour une approche fonctionnelle du plancton en inférant à partir du séquençage des génomes et des transcriptomes des traits fonctionnels et/ou des fonctions écologiques associées (production primaire, fixation de l'azote, recyclage de la matière organique, broutage, stratégie de diapause, *etc.*).

Le cas des données métagénomiques

Nous avons vu que l'approche métagénomique permettait de construire des bibliothèques de séquences et d'en analyser les fonctions potentielles (Riesenfeld *et al.*, 2004). Elle est particulièrement adaptée pour les organismes microbiens, et en particulier procaryotes.

Ainsi, à la station BATS, située dans la Mer des Sargasses, un gyre subtropical de l'Atlantique Nord, Venter *et al.* (2004) ont été les précurseurs de la génomique océanique et ont inventorié et annoté plus de 1,2 millions de gènes microbiens. Ils ont ainsi découvert que de nombreux gènes présents étaient impliqués dans la photosynthèse. Ces gènes codaient pour des pigments photorécepteurs, et pour majorité ne correspondaient pas à des chlorophylles mais à des rhodopsines. La métagénomique a aussi montré que de nombreuses bactéries marines présentes à la surface des océans semblaient ubiquistes, qu'il existait aussi des communautés spécifiques à certaines régions de l'océan, et que la diversité des communautés microbiennes marines était plus forte au niveau de l'équateur et suivait donc les mêmes lois biogéographiques que les macroorganismes (Rusch *et al.*, 2007; Pommier *et al.*, 2007).

Deux ans plus tard, DeLong *et al.* (2006) ont décrit à partir du séquençage haut débit de l'ADN microbien prélevé à la station HOT, située dans le gyre subtropical du Pacifique Nord, les variations des groupes taxinomiques, des répertoires fonctionnels de gènes et des métabolismes potentiels le long d'un gradient vertical de la surface à la couche bathypélagique (4000 m). Ces auteurs ont ainsi montré que les séquences associées à la photosynthèse, au métabolisme de la chlorophylle et de la porphyrine (molécule impliquée dans le transport du dioxyde de carbone), ou au métabolisme de la vitamine B6 étaient plus représentées dans les échantillons de la couche photique (10 m et 70 m) et à la base de la couche du maximum profond de chlorophylle (130 m) que dans les échantillons plus profonds (200 m, 500 m, 770 m, 4000 m). L'étude de la distribution verticale des gènes microbiens a ainsi montré l'existence de différentes communautés bactériennes sur la verticale ayant des métabolismes et des modes de vie variés et a initié les études futures sur «l'écologie des gènes microbiens». Il a également été montré que la diversité phylogénétique et la diversité des traits fonctionnels des microorganismes marins diminuaient avec

la profondeur dans une zone de minimum d'oxygène dans le Pacifique Sud (Bryant *et al.*, 2012).

À partir de 243 échantillons collectés lors de l'expédition Tara Oceans au sein de 68 stations couvrant l'ensemble des régions océaniques (à l'exception de l'Arctique), Sunagawa *et al.* (2015) ont réalisé un séquençage haut débit de l'ADN environnemental (métagénomique) et intégré ces données aux génomes et métagénomes publiquement accessibles pour assembler et annoter un catalogue de gènes de référence (OM-RGC, Ocean Microbial Reference Gene Catalog). Ce catalogue comprend plus de 40 millions de gènes, dont 28% n'ont pu être assignés à une entité taxinomique (bactérie, virus, eucaryote, archée, ou dernier ancêtre commun universel^a). Certaines fonctions ont aussi pu être associées à ces gènes, comme par exemple la réplication, la transcription, le cytosquelette, les mécanismes de défense ou le transport et le métabolisme des acides nucléiques, des sucres, des lipides, ou du fer inorganique. Les séquences ont ensuite été divisées en deux groupes. Le premier groupe comprend des gènes orthologues (*i.e.*, issus d'un ancêtre commun) intervenant dans des fonctions ubiquistes (ou *core functions*) et dont plus de 73% de l'abondance est partagée avec le microbiome de l'intestin humain. Le second groupe comprend des gènes orthologues assurant des fonctions non-ubiquistes, et qui résultent donc de mécanismes adaptatifs. Ainsi, parmi ces fonctions non-ubiquistes, Sunagawa *et al.* (2015) ont observé une augmentation du métabolisme des lipides dans les échantillons mésopélagiques récoltés dans les zones de minimum d'oxygène (OMZ) du Pacifique Est et du nord de l'Océan Indien.

Le cas des données de métabarcoding

Le métabarcoding ne permet quant à lui que d'identifier les taxons présents, et ce à différents degrés de résolution taxinomique (*e.g.*, Bucklin *et al.*, 2011; Blanco-Bercial *et al.*, 2014). Cependant, pour chaque taxon ou taxogroupe identifié, il est possible de définir des traits fonctionnels en se basant sur les données de la littérature. C'est ainsi ce que font Anne-Sophie Benoiston (en thèse à l'UMR Evolution Paris Seine) à partir des données Tara Oceans, ou Pierre Ramond (en thèse à l'Ifremer Brest) à partir de séries temporelles de la côte Atlantique. Je participe aux comités de thèse d'Anne-Sophie et de Pierre et cette méthode d'assignation de traits fonctionnels, bien que très fastidieuse, semble également très prometteuse.

Dans le cadre du stage de Master 2 d'Émile Faure que je co-encadre actuellement avec Lucie Bittner, nous travaillons sur les données de métabarcoding et métagénomique des organismes procaryotes et eucaryotes récoltés dans le cadre de l'expédition Tara Oceans (Sunagawa *et al.*, 2015; de Vargas *et al.*, 2015). Émile assigne les taxogroupes (identifiés par métabarcoding) à des groupes fonctionnels correspondant en partie aux PFT décrits par Le Quéré *et al.* (2005) (*e.g.*, picohétérotrophes, picoautotrophes, diazotrophes, phytoplancton calcifiant, phytoplancton siliceux, *etc.*; nous y reviendrons en section 3.3.2). De manière similaire, il est aussi prévu d'assigner à ces taxogroupes des traits fonctionnels parmi ceux communément utilisés pour le plancton (Litchman et Klausmeier, 2008; Litchman *et al.*, 2013; Hébert *et al.*, 2017). Avec Lucie Bittner, nous avons déposé un sujet de thèse au programme IPV (Interfaces Pour le Vivant) de l'UPMC pour qu'Émile Faure puisse continuer ces travaux ces trois prochaines années.

^aLUCA ou *last universal common ancestor*

Le cas des données de transcriptomique

Une des limites de la métagénomique est son application aux organismes eucaryotes pour lesquels les bases de données de gènes de référence sont beaucoup moins fournies que celles des procaryotes. Ceci vient en partie du fait qu'il est plus compliqué de séquencer l'ADN contenu dans un noyau, et que la quantité d'ADN des cellules eucaryotes est plus importante que celle contenue dans les cellules procaryotes. Et à tout ceci s'ajoute le fait que les eucaryotes dont le génome a été décrit sont rarement des organismes marins (Keeling *et al.*, 2014). Une manière alternative de générer des séquences nucléiques de référence serait alors le séquençage des ARN messagers (ARNm) c'est-à-dire la transcriptomique. En effet, celle-ci permet une caractérisation rapide et efficace des gènes qui sont exprimés, sans s'embêter à séquencer de large portion d'ADN non codante (régions intergéniques, introns, répétitions) (Keeling *et al.*, 2014).

Puisque les données de transcriptome donnent accès aux gènes exprimés et donc aux fonctions *a priori* réalisées, elles pourraient permettre de documenter les traits fonctionnels réalisés par les organismes présents dans un échantillon donné (Zinger *et al.*, 2012). Une des limites de cette approche réside dans les bases de données disponibles mais des projets en cours, comme le *Marine Microbial Eukaryotic Transcriptome Sequencing Project* (MMETSP) qui vise à assembler et annoter plus de 650 transcriptomes d'eucaryotes marins (Keeling *et al.*, 2014), devraient permettre le développement de cette approche pour le plancton marin, et ainsi servir les études d'écologie basées sur l'identification et la description de traits fonctionnels des organismes planctoniques.

En s'appuyant sur les données produites dans le cadre du MMETSP et sur la métatranscriptomique du plancton eucaryote récolté à la station ALOHA dans le gyre subtropical (oligotrophe) du Pacifique Nord, Alexander *et al.* (2015) ont décrit le métabolisme des dinoflagellés, des diatomées et des haptophytes ainsi que la réponse de ces métabolismes à un apport de nutriments. Leurs travaux ont montré des réponses métaboliques différentes pour les diatomées et les haptophytes par rapport aux conditions oligotrophes, tandis que le métabolisme des dinoflagellés était peu modifié à la suite de l'apport de nutriments. Enfin, ils ont aussi montré l'importance des colimitations en nutriments, en métaux et en vitamines dans le métabolisme du phytoplancton eucaryote et dans l'apparition d'un bloom. Ce type d'étude devrait donc nous aider dans un futur proche à mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes planctoniques.

L'approche «multi-omique»

Gilbert *et al.* (2010) ont montré la puissance de l'approche «multi-omique» en combinant métabarcoding des séquences d'ARNr 16S, métagénomique et métatranscriptomique aux échantillons issus d'une série temporelle en Manche. Ils ont ainsi montré que les archées suivaient la même dynamique saisonnière que les bactéries mais avec une diversité relativement plus faible, que la diversité des séquences d'ARNr 16S était corrélée à la diversité des transcripts, et que la diversité était plus forte en hiver et la nuit. Une approche «multi-omique» des traits fonctionnels du plancton marin constitue donc une piste de recherche prometteuse.

3.2.4 Pistes de réflexion

Afin de me former à l'utilisation des données issues du séquençage haut débit, j'ai fait une demande de délégation auprès du CNRS pour rejoindre un an l'équipe *Analyse des données à haut débit en génomique* de l'UMR Evolution Paris Seine (UMR 7138) et travailler encore plus étroitement avec Lucie Bittner.

En parallèle aux thèses en cours ou prévues (Anne-Sophie Benoiston, 2016-2019 ; Émile Faure, 2017-2020 ?), plusieurs groupes de réflexion sont en train de se monter pour tirer au mieux parti de la grande quantité de données de séquençage haut débit maintenant disponible sur le plancton marin, en particulier grâce aux données acquises lors de l'expédition Tara Oceans.

Un premier groupe animé par Fabrice Not (AD2M, Roscoff), Lionel Guidi (LOV) et Damien Eveillard (LINA, Nantes) autour de l'océanographie moléculaire devrait déboucher sur la soumission d'un projet ANR fin 2017. Ce groupe de travail vient d'ailleurs d'être financé en 2017 par la mission interdisciplinaire du CNRS (Projet MEGALODOM : *MarinE bioGeochemistry : Advancing the Link between Observations, Data, and Models*, projet piloté par Lionel Guidi).

Un second groupe animé par Chris Bowler (IBENS, Paris) et Maurizio Ribera d'Alcalà (SZN, Naples) est en train de se constituer autour des questions liées à la photosynthèse, au phytoplancton et à la production primaire. Ce groupe de réflexion s'organise en quatre sous-groupes thématiques, à savoir biodiversité, phénotype, génotype et biophysique-biogéochimie. Il est ainsi prévu que je co-anime le sous-groupe biophysique-biogéochimie avec Benjamin Bailleul de l'IBPC (Institut de Biologie Physico-Chimique, UMR 7141, Paris).

Enfin, il serait intéressant de regarder de plus près les données métazoaires collectées dans le cadre de Tara Oceans. Pour cela, un groupe de réflexion dédié pourrait inclure Amin Madoui et Eric Pelletier du Génoscope, qui travaillent actuellement sur ces données -omiques, mais aussi Fabien Lombard et Lars Stemann du LOV qui travaillent sur les données d'imagerie. Je pense en effet qu'une approche concertée pour l'analyse de la diversité fonctionnelle de ces données, à partir de la définition de traits fonctionnels combinant imagerie et données -omiques, serait très prometteuse.

Enfin, une autre piste pour l'exploitation des données -omiques serait leur utilisation pour améliorer la représentation du plancton dans les modèles biogéochimiques marins. Cette perspective de recherche fait l'objet de la section suivante de ce manuscrit (section 3.3).

3.3 Comment améliorer la représentation du plancton dans les modèles biogéochimiques océaniques ?

3.3.1 Les limites des modèles actuels

Nous avons vu en section 2.3.1 que les modèles biogéochimiques océaniques permettaient de simuler la dynamique de Types Fonctionnels Planctoniques ou PFT (Figure 3.8) et que ces PFT avaient été décrits afin de grouper *a priori* les organismes planctoniques selon leur fonction biogéochimique (Le Quéré *et al.*, 2005; Hood *et al.*, 2006; Hofmann, 2010; Thingstad *et al.*, 2010). Les PFT classiquement considérés sont donc : les pico-hétérotrophes (*e.g.*, bactéries et archées hétérotrophes), les pico-autotrophes (*e.g.*, cyanobactéries telles que *Synechococcus* et *Prochlorococcus*), le plancton diazotrophe, le phytoplancton calcifiant (*e.g.*, coccolithophores), le phytoplancton siliceux (*e.g.*, diatomées), le phytoplancton producteur de DMS (diméthylsulfure) (*e.g.* *Phaeocystis*), le phytoplancton mixte (tels que les dinoflagellés autotrophes), le micro-zooplancton (*e.g.* ciliés et flagellés hétérotrophes), le méso-zooplancton (*e.g.* copépodes, appendiculaires, amphipodes) et le macro-zooplancton (*e.g.* euphausiacés, salpes, ptéropodes). L'avantage de cette classification est qu'elle permet de représenter l'ensemble des processus biologiques responsables des grands cycles de la matière (C, N, P, Si, S, ...) et qu'elle est relativement simple puisque basée sur la taille, la distinction autotrophe/hétérotrophe, et éventuellement la capacité à fixer du diazote, de la silice ou à produire de la calcite. Ces raisons expliquent donc que ce formalisme soit à la base de la plupart des modèles biogéochimiques océaniques utilisés actuellement (cf section 2.3.1).

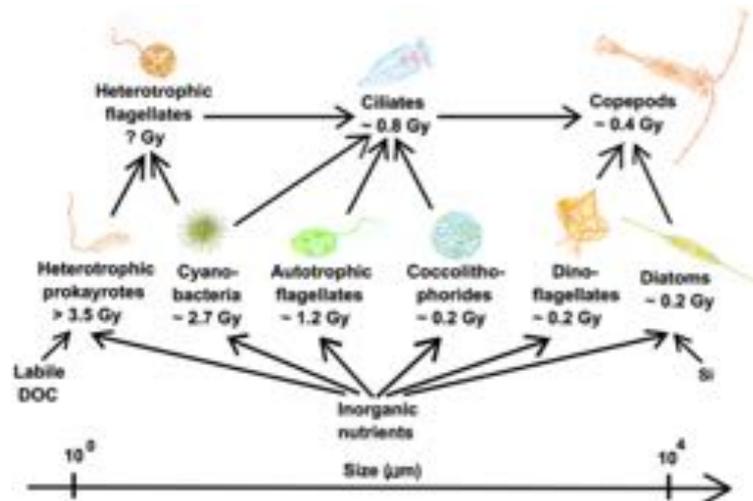


FIGURE 3.8: Types fonctionnels planctoniques (PFT) classiques, réseau trophique associé, échelle de taille des organismes et date d'apparition géologique (Gy = 1 milliard d'année). Figure issue de Thingstad *et al.* (2010).

Des critiques ont cependant été émises quant aux bases biologiques et écologiques justifiant cette classification (Anderson, 2005; Flynn *et al.*, 2015). Anderson (2005) a insisté sur le manque d'information écologique pour caractériser les PFT et sur l'agrégation d'organismes très différents au sein d'un seul PFT. En effet, certains groupes taxinomiques, et donc *a fortiori* les PFT, peuvent regrouper des orga-

nismes ayant des fonctions écologiques très différentes. Ainsi, les copépodes sont généralement inclus parmi le PFT «mészo-zooplancton» alors que les communautés de copépodes regroupent des espèces aux fonctions écologiques variées. Nous avons par exemple vu en section 2.4.2 que l'on pouvait identifier plusieurs groupes fonctionnels au sein des communautés de copépodes méditerranéens (Benedetti *et al.*, 2016) : petits et grands carnivores qui exercent un contrôle bottom-up sur le zooplancton, producteurs secondaires contribuant à l'export de carbone, petits omnivores ubiquistes et détritivores profonds participant au recyclage de la matière organique.

Même lorsque les PFT regroupent des organismes relativement similaires, un autre problème de cette approche est de savoir comment paramétrer ces modèles qui agglomèrent malgré tout une grande diversité au sein de leurs boîtes/variables (*e.g.*, Cropp et Norbury, 2009). Depuis les premiers modèles en PFT, plusieurs études ont certes cherché à prendre en compte la diversité des organismes représentés au sein d'un PFT donné (Follows *et al.*, 2007; Bruggeman et Kooijman, 2007). Dans ces modèles, un très grand nombre de types phytoplanctoniques sont modélisés en faisant varier leurs paramètres physiologiques au sein d'une gamme de variation pré-définie.

Hood *et al.* (2006) ont clairement indiqué que les modèles en PFT reposaient sur des groupes fonctionnels biogéochimiques, composés d'espèces très différentes d'un point de vue phylogénétique mais assurant les mêmes fonctions biogéochimiques. Or, Flynn *et al.* (2015) ont tout aussi clairement souligné que, d'un point de vue écologique, toute fonction biogéochimique est en fait réalisée par des types fonctionnels très différents. Par exemple, la calcification peut être pilotée par le phytoplancton, comme les coccolithophoridés, mais aussi par d'autres organismes planctoniques très divers comme les foraminifères, qui sont des protozoaires, ou les ostracodes, qui sont de petits crustacés.

Un autre problème soulevé par l'approche par PFT est la question de la représentation des organismes mixotrophes (Stickney *et al.*, 2000; Thingstad *et al.*, 2010; Flynn *et al.*, 2013; Mitra *et al.*, 2014, 2016; Ward et Follows, 2016) dont l'importance en milieu marin à récemment fait l'objet de plusieurs articles de synthèse (Caron, 2016; Stoecker *et al.*, 2017). Quant à la manière de représenter le broutage par les niveaux trophiques supérieurs, elle reste une question ouverte (Hood *et al.*, 2006) que les modèles dits *end-to-end* tentent de résoudre (Travers *et al.*, 2007; Fulton, 2010; Shin *et al.*, 2010).

Pour réconcilier la modélisation et la biologie (ou l'écologie), Flynn *et al.* (2015) suggèrent donc de prendre en compte dans nos modèles les capacités d'acclimatation et d'adaptation des organismes planctoniques, ainsi que d'utiliser des traits fonctionnels reliés entre eux par des relations de compromis (*trait-based models*). Mieux prendre en compte la physiologie des organismes et leurs interactions trophiques était aussi souhaité par Allen et Polimene (2011) pour construire une nouvelle génération de modèles d'écosystème marin. Pour cela, ils ont proposé de modéliser une cellule générique, en prenant en compte l'ensemble des fonctions physiologiques connues (photosynthèse, assimilation des nutriments, ingestion, respiration, mécanismes de défense contre le stress oxydatif, ...). Puis, à partir de ce modèle cellulaire, de définir des PFT en fonction de leurs capacités à réaliser telle ou telle fonction physiologique.

Dans l'approche fonctionnelle, les traits fonctionnels sont représentés en prenant en compte leurs relations de compromis, en particulier les relations allométriques reliant certaines caractéristiques des organismes à leur taille et l'allocation des res-

sources énergétiques entre croissance, reproduction et survie (Follows et Dutkiewicz, 2011). Parmi les directions futures à explorer pour la modélisation des communautés planctoniques marines, en plus de la prise en compte de la mixotrophie (Mitra *et al.*, 2016) et des capacités d'acclimatation des organismes, Follows et Dutkiewicz (2011) ont ainsi mentionné : «*We expect to see molecular and genomic studies, along with individual-scale systems biology models, inform parameterizations of the trade-offs that constrain organisms*»^b. C'est cette piste de recherche que je développerai dans la partie suivante.

3.3.2 Comment améliorer les modèles grâce aux données -omiques ?

Il serait donc intéressant de définir des groupes fonctionnels non pas *a priori* et sur des critères biogéochimiques (comme les PFT) mais selon des critères écologiques *ad hoc* à partir de la liste des espèces considérées (ou présentes) et de la description de leurs traits fonctionnels (comme ceci avait été suggéré pour les plantes terrestres, *e.g.*, Weithoff, 2003). Il est par exemple possible de définir des groupes fonctionnels phytoplanctoniques à partir des données satellites (Alvain *et al.*, 2005; Mouw *et al.*, 2017), pourquoi ne pas utiliser les données -omiques pour faire de même mais pour l'ensemble du plancton marin ? En effet, à partir de traits fonctionnels identifiés grâce aux données de séquençage haut débit (cf section 3.2.3) il sera possible de définir des groupes fonctionnels *ad hoc*, effectivement présents *in situ*, et reposant sur des bases écologiques. L'intérêt de ces groupes est qu'ils intégreront l'ensemble de la diversité planctonique (connue). On peut donc penser que ces groupes seraient beaucoup plus informatifs sur le fonctionnement des écosystèmes pélagiques que les PFT classiques, qui eux ont été définis pour les modèles biogéochimiques, et permettraient de représenter plus précisément la dynamique des écosystèmes planctoniques.

Dès 2007, Hood *et al.* ont identifié plusieurs pistes pour modéliser et prédire la dynamique du plancton marin microbien à l'ère de la génomique. En effet, comment représenter dans les modèles biogéochimiques océaniques l'immense diversité planctonique révélée par les données génomiques ? Ces auteurs ont suggéré que les données génomiques pourraient permettre d'informer les modèles traditionnels (comme les modèles en PFT), en particulier sur les organismes et les métabolismes qui sont réellement présents dans les océans. Ils ont aussi reproché aux modèles traditionnels de ne pas prendre en compte explicitement le compartiment bactérien (Hood *et al.*, 2006), d'utiliser des valeurs de paramètres mal connues voire inconnues, et d'être des modèles figés, c'est-à-dire ne pouvant pas «évoluer» au cours des simulations. Pour Hood *et al.* (2007), si les «modèles ont vocation à être à l'avant garde de la révolution en cours de l'océanographie microbienne, ils ont besoin de changements radicaux de leur stratégie et de leur approche de modélisation». Pour cela, ces auteurs ont suggéré 1) de s'appuyer sur des théories écologiques fondamentales pour guider le développement des modèles, comme par exemple le principe d'optimisation des flux d'énergie d'Odum (1983), 2) de développer des approches alternatives de modélisation sans pour autant développer des modèles plus «complexes» et impossible à paramétrer, par exemple en permettant une plus grande «flexibilité» représentant les capacités d'acclimatation des organismes planctoniques

^bUne traduction possible serait : «Nous nous attendons à ce que les études moléculaires et de génomique, associées à l'application à l'échelle de l'individu de modèles issus de la biologie des systèmes, informent la paramétrisation des relations de compromis qui contraignent les organismes.»

(e.g., Ayata *et al.*, 2013, 2014) et 3) d'adopter une perspective totalement nouvelle des interactions microbiennes.

Le modèle DARWIN développé par Follows *et al.* (2007), puis amélioré par la suite pour prendre en compte plusieurs classes de tailles planctoniques (Ward *et al.*, 2012) ou encore la mixotrophie (Ward et Follows, 2016), permet de simuler une grande diversité de paramétrisation, et donc potentiellement d'espèces, au sein de chaque groupe fonctionnel. Il s'appuie sur des relations de compromis entre paramètres/traits et permet de faire «émerger» une biogéographie du plancton marin. Le modèle DARWIN répond donc en partie aux questions soulevées par Hood *et al.* (2007).

Une autre question soulevée par ces auteurs concerne la représentation dans les modèles des processus à petite échelle, comme la dynamique des populations et l'agrégation à micro-échelle qui entraîne la formation de *hot spots* d'activité microbienne (Azam, 1998) qui pourraient être représentés par des modèles individu-centrés (IBM ou *Individual-Based Models*). Mais finalement, en dix ans, j'ai l'impression que le changement radical prôné par Hood *et al.* (2007) n'a pas vraiment eu lieu et que les modèles utilisés par la communauté scientifique (dont le GIEC) ne prennent toujours pas en compte cette immense diversité révélée par les données génomiques.

Plus récemment, Reed *et al.* (2014) ont utilisé des données issues de génomique environnementale pour intégrer explicitement les microorganismes dans les modèles biogéochimiques marins. Pour cela, ils ont adopté une approche fonctionnelle basée sur des données génomiques. Les microorganismes ont ainsi été regroupés en fonction de leurs gènes fonctionnels et donc de leurs métabolismes. L'abondance de ces gènes fonctionnels a ensuite été utilisée comme variable d'état dans un modèle biogéochimique «gène-centré». La structure de ce modèle repose sur une vision mécanistique «classique» dans laquelle la croissance microbienne suit une loi de type Michaelis-Menten avec inhibition en fonction de la disponibilité en nutriments et dépend de la température. L'originalité repose donc sur le choix de gènes fonctionnels comme variables d'état (nitrite réductase, nitrate réductase, sulfite réductase, *etc.*). Ce modèle permet également de prendre en compte explicitement la plasticité métabolique des microorganismes et de calculer la dynamique des variables biogéochimiques (*i.e.*, dioxygène, ammonium, nitrite, nitrate, *etc.*) à partir de relations stœchiométriques reliant les nutriments et autres composés chimiques aux réactions métaboliques associées à chaque gène fonctionnel. Ce modèle a été appliqué avec succès à la modélisation en 1D (une dimension, verticale) du cycle de l'azote dans la zone de minimum d'oxygène (OMZ) de la Mer d'Arabie. Pour cela, les principaux gènes considérés ont été le gène de l'hydrazine oxidoréductase (qui intervient dans l'oxydation anaérobie de l'ammonium) et le gène de l'ammonium monooxygénase.

Une des limites de l'approche proposée par Reed *et al.* (2014) est qu'elle ne permet de simuler que des métabolismes très bien connus, c'est-à-dire pour lesquels les gènes ont été identifiés et les réactions métaboliques correctement décrites, comme par exemple l'oxydation de l'ammonium chez les organismes chémolithoautotrophes. Ceci s'applique donc bien à ces organismes qui peuvent être différenciés selon leur source d'énergie. En revanche, il semble que cette approche soit plus difficilement applicable aux organismes photoautotrophes (comme le phytoplancton) dont les métabolismes sont tous très proches puisqu'ils utilisent la même source d'énergie (*i.e.*, la lumière). Reed *et al.* (2014) suggèrent donc, pour les organismes photo-

trophes et dont la niche écologique varie selon leurs traits fonctionnels^c (Litchman et Klausmeier, 2008) et non selon leur métabolisme énergétique, de considérer des gènes qui seraient spécifiques à ces traits fonctionnels, plutôt que des gènes associés à leur métabolisme photosynthétique.

Encore plus récemment, deux articles de synthèse/prospectives ont été publiés sur la manière de lier données -omiques et modélisation des écosystèmes planctoniques ou microbiens. Mock *et al.* (2016) proposent de considérer une nouvelle échelle pour modéliser les communautés microbiennes : celle de leurs composants macromoléculaires. Ceci rejoint donc en parti l'approche développée par Reed *et al.* (2014). Pour cela, Mock *et al.* (2016) proposent d'allier des approches d'écologie, pour identifier les traits fonctionnels *clefs* des organismes planctoniques, à des approches de biologie des systèmes, afin d'intégrer les mesures physiologiques traditionnelles aux données -omiques. Quant à Stec *et al.* (2017), ils soulignent dans leur article de synthèse la nécessité d'intégrer dans nos modèles biogéochimiques les nouvelles connaissances issues des données -omiques du plancton marin, comme l'importance de la mixotrophie, du parasitisme, de la symbiose, mais aussi des virus. Toutefois, l'importance des séquences non annotées (nommées *unknown*) pose la question de la représentation dans les modèles de cette importante partie de la biodiversité qui demeure encore inconnue.

Dans ce contexte, je souhaite donc utiliser les données -omiques pour 1) identifier des groupes planctoniques à l'échelle globale et les comparer entre provinces biogéographiques, 2) incorporer ces nouveaux groupes planctoniques dans les modèles d'écosystèmes marins et de manière plus générale 3) réfléchir à la façon dont ces données apportent une nouvelle vision des écosystèmes planctoniques et 4) repenser entièrement les modèles que nous utilisons actuellement pour intégrer cette diversité.

Ceci correspond en partie aux objectifs du projet ModelOmics pour lequel je viens d'obtenir un financement Emergence de Sorbonne Universités pour 2017-2018 et qui vise à utiliser les données de séquençage haut débit pour améliorer la représentation du plancton dans les modèles d'écosystèmes marins. Ce travail est en partie amorcé par le stage qu'Émile Faure est en train de réaliser pour son Master 2. Je co-encadre ce stage avec Lucie Bittner de l'UMR Evolution Paris Seine en collaboration avec Olivier Aumont du LOCEAN. Nous espérons qu'Émile obtiendra un financement pour poursuivre en thèse en 2017-2020.

Plus généralement, des réflexions ont démarré avec plusieurs collègues biologistes, bioinformaticiens et océanographes sur ces thématiques : Fabrice Not, Damien Eveillard, Lionel Guidi, Eric Pelletier, Samuel Chaffron et Pascal Hingamp (en plus de Lucie Bittner et Olivier Aumont bien sûr). Ces réflexions n'en sont encore qu'à leurs débuts mais je suis convaincue qu'elles contribueront à terme à une mini-révolution de notre vision du plancton marin et de sa représentation dans les modèles biogéochimiques océaniques.

^cReed *et al.* (2014) suggèrent par exemple de considérer des gènes pouvant être associés à leur source de nutriments inorganiques (diazote ou ammonium pour l'azote), à leurs structures (exosquelette calcaire, frustule de silice), à leurs pigments photosynthétiques, à leur motilité, ou leur taille.

3.4 Dynamique du plancton arctique

Avant de conclure ce chapitre dédié à mes perspectives de recherche, je vais présenter une dernière piste de réflexion pour les années à venir. En effet, j'ai obtenu en 2016/2017 un semestre de CRCT (Congé pour Recherches ou Conversions Thématiques) de la section 67 du CNU afin de mettre en place une nouvelle collaboration avec Frédéric Maps de l'Université Laval à Québec au Canada sur l'étude du plancton arctique. Avec Frédéric Maps nous avons également soumis début 2017 un projet de mobilité à l'appel d'offre franco-québécois Samuel de Champlain. Ces projets portent sur la modélisation du fonctionnement de l'écosystème arctique et de sa réponse au changement global grâce à une approche basée sur les traits fonctionnels. Ils s'inscrivent donc dans la continuité des pistes de réflexion décrites précédemment.

L'objectif est ici de développer des modèles d'écosystèmes planctoniques arctiques basés sur les traits fonctionnels spécifiques aux organismes arctiques, afin de proposer par la suite des simulations plus réalistes du fonctionnement de ces écosystèmes et de mieux prédire leur évolution future. Ces travaux pourront bénéficier des données récemment acquises dans l'Unité Mixte Internationale Takuvik, entre le CNRS et l'Université Laval à Québec, sur la dynamique de la production primaire arctique, la phénologie et la composition des communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques et la physiologie des espèces phytoplanctoniques dominantes. Ils pourront également s'appuyer sur les données de séquençage haut débit acquises lors de l'expédition *Tara Polar Circle* en 2013. Ces travaux permettront ainsi de combiner l'ensemble de ces données et de les intégrer à des modèles dynamiques d'écosystèmes pélagiques, ayant une structure similaire à ceux couramment utilisés en biogéochimie marine, mais reposant sur une meilleure prise en compte des traits fonctionnels du plancton arctique et sur la définition de groupes fonctionnels *ad hoc*.

Le milieu arctique, nouvelle frontière de la connaissance en écologie marine

Les observations récentes suggèrent que l'océan Arctique a subi de profondes modifications au cours des dernières décennies. Les estimations du GIEC prévoient un océan Arctique libre de glace en fin d'été avant le milieu du siècle, une perspective qui laisse entrevoir l'intérêt stratégique sans précédent de cette région. Les écosystèmes arctiques se caractérisent par une forte diversité en lien avec la variété des habitats liée à la glace (glaces de mer, zones marginales de glace, océan libre ; Figure 3.9). Or, sous l'effet des changements environnementaux, certains de ces habitats uniques évoluent rapidement, modifiant la structure, le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes marins arctiques, l'architecture des réseaux trophiques pélagiques, ainsi que la distribution, la biogéographie et l'abondance d'espèces clés pouvant influencer l'ensemble de l'écosystème.

Dynamique de la production primaire en arctique et modifications récentes

La dynamique du phytoplancton arctique est directement liée à celle du couvert de glace (Ardyna *et al.*, 2013) (Figure 3.10). Ainsi, le bloom de printemps est directement induit par la disparition de la banquise qui permet, d'une part, au rayonnement solaire de pénétrer dans l'océan et, d'autre part, un apport de nouveaux nutriments en surface et subsurface induit par le mélange vertical dû au vent. Un second bloom peut également avoir lieu en automne en réponse au mélange vertical induit par

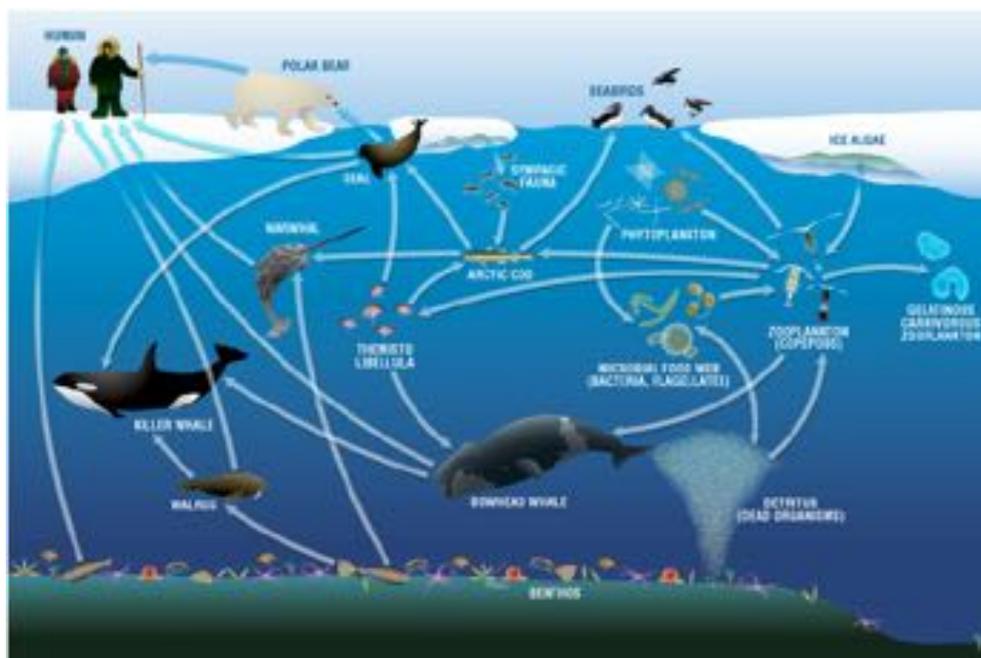


FIGURE 3.9: Schéma général du réseau trophique arctique, avec une transition du milieu côtier à gauche vers l'océan ouvert à droite : le compartiment planctonique joue un rôle pivot dans l'écosystème marin arctique. Figure issue de Darnis et Fortier (2012).

le vent et il a été récemment montré que ce second bloom était de plus en plus fréquent aux hautes latitudes (Ardyna *et al.*, 2013). Une fraction significative de la production primaire est réalisée en subsurface, entre 40 et 70 m de profondeur, où se situe un maximum de biomasse phytoplanctonique (Martin *et al.*, 2013). Ces maximums de chlorophylle de subsurface contribuent fortement à la production primaire et aux flux azotés en raison de la forte efficacité photosynthétique du phytoplancton arctique à faible lumière. En effet, une acclimatation extrême de ces organismes aux très faibles lumières leur permet de croître rapidement malgré des conditions défavorables (Huot *et al.*, 2013). Ainsi, des études expérimentales récentes ont permis de mieux comprendre la physiologie des diatomées arctiques et de quantifier leurs paramètres de croissance (Lacour *et al.*, 2017).

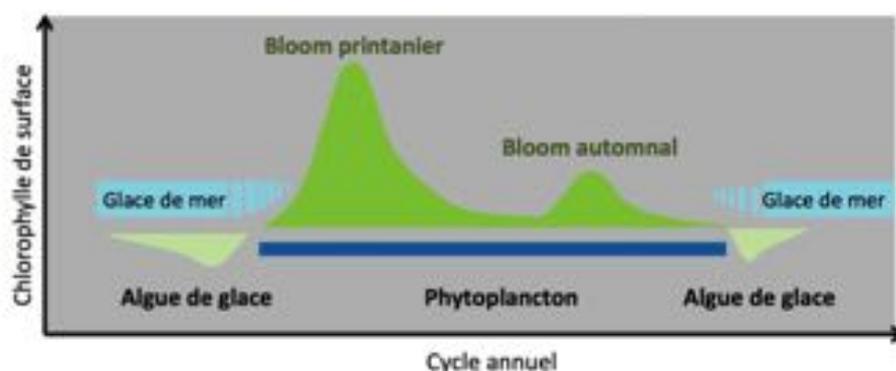


FIGURE 3.10: Dynamique du bloom phytoplanctonique en Arctique. Figure modifiée d'après Ardyna *et al.* (2013).

Le changement climatique entraîne des changements majeurs pour l'écosystème marin arctique. Ainsi, la fonte de la banquise a conduit à une augmentation de 20% de la production primaire pan-arctique au cours des dix dernières années (Bélanger *et al.*, 2013). La phénologie des blooms et la structure des communautés phytoplanctoniques sont également altérées (Ardyna *et al.*, 2014; Tremblay *et al.*, 2012). Ainsi les espèces phytoplanctoniques les plus petites, caractéristiques des conditions oligotrophes, sont de plus en plus abondantes et les espèces habituellement rencontrées dans les eaux plus chaudes migrent vers l'océan Arctique (Tremblay *et al.*, 2012).

Afin de correctement représenter la dynamique de la production primaire arctique dans les modèles biogéochimiques, et dans le but de prédire son évolution à venir, il est donc nécessaire de prendre en compte les traits physiologiques propres au phytoplancton arctique (adaptation aux températures très froides, photoacclimation aux faibles lumières, stratégies de survie dans l'obscurité prolongée, structure en taille des communautés).

Dynamique du zooplancton arctique et transfert vers les échelons trophiques supérieurs

Les copépodes jouent un rôle central dans les écosystèmes marins arctiques en terme de biomasse et de fonctionnement, en particulier en assurant des fonctions de production secondaire (Forest *et al.*, 2011) (Figure 3.11). Ils sont capables de s'affranchir des conditions hivernales défavorables pendant une longue période de diapause et peuvent ainsi fournir une source de nourriture importante pour les échelons trophiques supérieurs. Une méta-analyse récente sur le rôle du métabolisme des lipides chez les copépodes arctiques a permis de révéler les possibles mécanismes contrôlant la diapause chez ces espèces (Maps *et al.*, 2014).

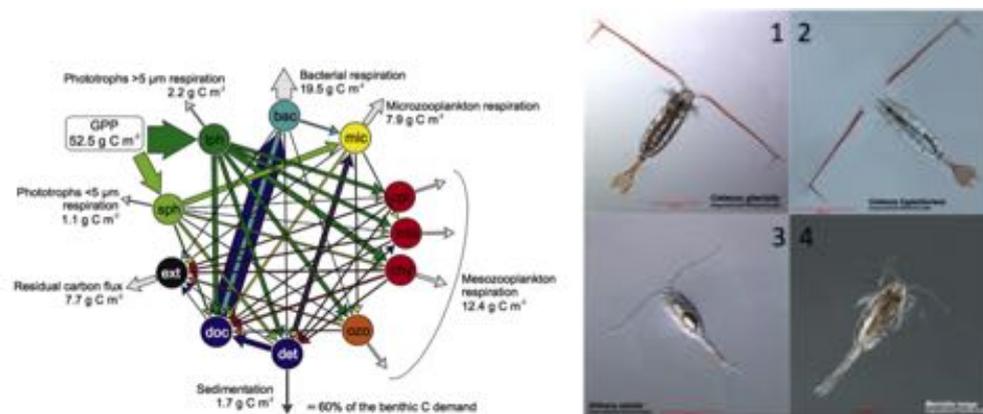


FIGURE 3.11: À gauche : Bilan des flux de carbone au sein du réseau trophique planctonique arctique. On y voit le rôle central joué par trois espèces de copépodes (représentés en rouge sombre : *Calanus glacialis* (cgl), *Metridia longa* (mlo) et *Calanus hyperboreus* (chy)) au sein du mésozooplancton. Figure issue de Forest *et al.* (2011). À droite : Principaux copépodes arctiques : 1) *Calanus glacialis*, 2) *C. hyperboreus*, 3) *Oithona similis* et 4) *Metridia longa*.

Il a également été récemment montré que les migrations verticales saisonnières observées chez sept espèces dominantes de copépodes arctiques ont des conséquences directes sur les conditions de température expérimentées par ces espèces et donc sur leur croissance et/ou leur survie (Darnis et Fortier, 2014). Ces travaux suggèrent que

les traits fonctionnels des copépodes arctiques (comme par exemple leur capacité de diapause ou leur régime de migration) dictent leur distribution (Berge *et al.*, 2015).

Une meilleure prise en compte de ces traits fonctionnels, spécifiques à l'environnement arctique, est donc indispensable dans les modèles d'écosystèmes planctoniques afin de correctement estimer l'impact du changement global sur ces communautés.

Des pistes à explorer

Plusieurs pistes semblent pertinentes pour une approche fonctionnelle du plancton arctique. Par exemple, il serait intéressant de développer un module de photoacclimatation spécifique au phytoplancton arctique, calibré à partir de données expérimentales spécifiques, pour l'incorporer dans les modèles biogéochimiques *classiques* comme le modèle PISCES (Aumont *et al.*, 2015). Il faudrait également décrire les traits fonctionnels des espèces planctoniques arctiques (principalement à partir de recherches bibliographiques) puis identifier des groupes fonctionnels planctoniques arctiques et décrire leur dynamique et la diversité fonctionnelle observées à partir des données collectées à Takuvik, en particulier dans le cadre des projets Malina (2008-2012) et Green Edge (2014-2019) ou des campagnes ArcticNet. Ces groupes pourraient ensuite être inclus dans les modèles biogéochimiques pour en simuler la dynamique. En effet, dans le cadre du projet Green Edge, il est prévu de calibrer le modèle couplé océan-glace-biogéochimie marine NEMO-LIM-PISCES en 1D puis de l'utiliser à des résolutions élevée ($1/32^\circ$) et modérée ($1/4^\circ$) en Baie de Baffin et à l'échelle pan-arctique. En parallèle à ces travaux, il serait donc pertinent de développer une nouvelle configuration spécifique à l'Arctique prenant en compte à la fois la photoacclimatation du phytoplancton arctique et des groupes fonctionnels planctoniques arctiques.

Par ailleurs, les données de séquençage collectées en Arctique sur les organismes planctoniques ont révélé certaines particularités du plancton arctique, comme la quasi absence de cyanobactéries, remplacées par des picoeucaryotes autotrophes du genre *Micromonas* (Pedrós-Alió *et al.*, 2015), dont les capacités de mixotrophie pourraient expliquer leur succès et leur persistance pendant la nuit polaire (Berge *et al.*, 2015). Le séquençage haut débit a aussi révélé l'importante diversité des eucaryotes unicellulaires arctiques et leur dynamique saisonnière complexe (Lovejoy *et al.*, 2006; Lovejoy et Potvin, 2011; Lovejoy, 2014; Monier *et al.*, 2015; Thaler et Lovejoy, 2015; Onda *et al.*, 2017). Il sera donc intéressant d'utiliser les données -omiques collectées en arctiques, et en particulier acquises lors de l'expédition Tara Polar Circle en 2013, pour informer les modèles d'écosystèmes planctoniques arctiques. L'analyse de données métagénomiques a récemment montré que les communautés microbiennes planctoniques arctiques étaient différentes, à la fois d'un point de vue taxinomique mais aussi fonctionnel, des communautés microbiennes de la glace de mer (Yergeau *et al.*, 2017). Ceci offre des perspectives intéressantes pour la modélisation de ces communautés. Par ailleurs, le développement des méthodes de génomiques et de transcriptomiques offrent également des opportunités pour l'étude des copépodes arctiques et subarctiques, en particulier pour étudier l'expression saisonnière de certains gènes spécifiques à la diapause ou au métabolisme lipidique (Bron *et al.*, 2011). Pour toutes ces raisons, l'application des idées formulées précédemment sur l'utilisation des données -omiques pour l'approche fonctionnelle du plancton marin semble donc particulièrement adaptée à l'étude du plancton arctique.

3.5 Conclusions

Mes travaux de recherche de ces prochaines années s'inscrivent donc dans la continuité des thématiques que je suis en train d'initier à l'interface entre biogéographie, écologie fonctionnelle, séquençage haut débit et modélisation des organismes planctoniques. Ces thématiques reposent sur de nouvelles collaborations en France (Lucie Bittner, UMR Evolution Paris Seine; Amin Madoui, Génoscope), en Europe (Astrid Cornils, AWI, Allemagne; Meike Vogt, ETHZ, Suisse) et internationales (Leocadio Blanco-Bercial, BIOS, Bermudes; Frédéric Maps, Université Laval, Canada) en particulier via l'UMI Takuvik, ainsi que sur des collaborations existantes (Olivier Aumont, LOCEAN) ou au sein du LOV (Lionel Guidi). Enfin, le démarrage de ces thématiques est soutenu par des projets financés (FunOmics, ModelOmics, CRCT) et plusieurs projets ont été soumis pour les années à venir (délégation CNRS, projet Samuel de Champlain, sujet de thèse IPV).

Si elle est acceptée, ma demande de délégation CNRS au sein de l'UMR Evolution Paris Seine me permettra d'acquérir de nouvelles compétences en génomique et transcriptomique, afin d'être à même de manipuler des données de séquençage haut débit et de les utiliser pour l'étude du plancton marin. Dans un premier temps, je prévois de me familiariser avec les données existantes et récemment collectées dans le cadre de la campagne Tara Oceans (Pesant *et al.*, 2015) et actuellement analysées au sein de l'UMR Evolution Paris Seine. Ces nouvelles compétences pourront par la suite être appliquées à tout jeu de données similaire de type -omique, dont l'acquisition connaît une croissance exponentielle en milieu marin.

Enfin, je pense que certaines questions présentées ici ne sont pas spécifiques à l'écologie marine mais pourraient aussi intéresser nos collègues qui travaillent en milieu continental, en particulier sur le plancton d'eau douce. De manière plus générale, je pense que des interactions plus fortes entre milieu marin et milieu continental permettraient une dissémination plus rapide des connaissances entre nos deux communautés, ce qui serait bénéfique à nos différentes disciplines.

Les pistes de recherches présentées ici englobent de vastes champs disciplinaires (écologie, océanographie, biologie moléculaire, biogéochimie, bioinformatique). Mais ces champs ne sont pas indépendants les uns des autres et travailler à leurs interfaces permettra de faire avancer notre connaissance du plancton marin. Je crois en effet que les diverses thématiques présentées ici, mais aussi celles que j'ai pu aborder dans le chapitre 2, s'organisent en un réseau fortement connecté. Ce réseau, je l'ai donc construit au fil des ans et je continue à le construire et à l'enrichir quotidiennement. Dans le futur, il s'enrichira aussi des opportunités que je rencontrerai et que je n'entrevois peut-être pas encore. Certaines parties de ce réseau pourraient être attribuées à certains champs disciplinaires, ou même à certains organismes (phytoplancton, zooplancton, eucaryotes, procaryotes, copépodes, méroplancton, *etc.*), ou encore à certains outils d'étude (l'observation *in situ*, la modélisation, les analyses statistiques, la génomique environnementale et le séquençage haut débit, l'expérimentation, *etc.*). Cependant, je crois que c'est le réseau dans son ensemble qui, malgré sa complexité, assurera la richesse et le dynamisme de ma carrière scientifique. Et les noeuds de ce réseau seront renforcés, je l'espère, par la force et la qualité des interactions scientifiques que j'entreprendrai avec mes collègues.

La pensée consciente n'a duré et ne durera qu'un moment. La pensée n'est qu'un éclair au milieu d'une longue nuit, mais c'est cet éclair qui est tout.

Henri Poincaré, *La valeur de la science.*

Chapitre 4

Conclusion générale

Pour conclure mon mémoire d'HDR, j'ai choisi d'en consacrer le dernier chapitre à une brève présentation de ma vision de l'encadrement, du pilotage de projets et de la recherche en général.

4.1 Apprendre à diriger des recherches

En tant que chercheurs, nous sommes quotidiennement amenés à encadrer des stagiaires ou des doctorants. Il est également courant de devoir superviser des chercheurs post-doctorants ou du personnel technique (ingénieurs ou techniciens) mais également de devoir animer une petite équipe de recherche. Or, l'encadrement d'étudiant, la supervision de travaux de recherche et l'animation d'équipe ne font généralement pas partie de notre formation initiale. Et même si l'on peut effectivement apprendre à diriger des recherches par l'expérience, je suis convaincue que la connaissance de certaines techniques managériales de base ne peut que nous aider à mener à bien ces tâches. Pour cela, je pense que les formations sur l'encadrement et la gestion d'équipe constituent de précieuses opportunités et je déplore que de telles formations ne soient pas obligatoires (ou plus largement suivies) car je suis convaincue qu'elles permettraient aux laboratoires de mieux fonctionner et aux doctorants, post-doctorants, et personnels techniques d'être mieux accompagnés mais aussi d'être mieux considérés par leurs collègues. Enfin, elles nous permettraient de mieux accomplir notre travail.

C'est pourquoi j'ai choisi, dès que je l'ai pu, de suivre une formation sur l'encadrement des doctorants. Ainsi, en novembre 2015, j'ai suivi l'atelier "Accompagnement et management d'un projet doctoral" (Formation A-Enc2), organisé par l'Institut de Formations Doctorales (IDF) de l'UPMC. Cet atelier organisé en petit groupe avait pour but de repenser le doctorat et son encadrement comme un projet et donc d'y appliquer les méthodes spécifiques à la conception et à la conduite de projet. J'ai en particulier compris l'importance d'inscrire le projet doctoral (ou le projet de stage) dans le cadre du projet du laboratoire d'accueil. Ceci est en effet essentiel pour assurer l'intégration du doctorant dans le laboratoire et l'équipe de recherche. Nous avons également été formés à l'utilisation d'outils spécifiques au travail d'équipe et à la gestion de projet. En 2017, j'ai prévu de suivre la suite de cet atelier dédiée au retour d'expérience (Formation A-Enc3) que je n'avais pas pu suivre en 2016 en raison de mon congé maternité.

J'applique quotidiennement certaines des techniques de suivi de projet que j'ai apprises lors de cette formation, en particulier pour le co-encadrement d'étudiants avec Lucie Bittner. Ceci nous permet en effet de suivre l'avancement des étudiants que nous co-encadrons, même si l'encadrement se fait à distance. Ainsi, nous organisons des réunions par visioconférence toutes les semaines (et plus souvent si besoin). Nous demandons aux étudiants de remplir un cahier de suivi en ligne (que nous pouvons consulter et annoter régulièrement). Enfin, l'avancée du travail est assurée par la mise en place, d'un commun accord, d'une feuille de route jalonnée d'objectifs précis et de livrables identifiés et accompagnée d'un calendrier à la fois réaliste, ambitieux, et ajustable au fur et à mesure de l'avancée du travail de chacun.

Bien entendu, ces formations ne remplacent pas non plus l'expérience quotidienne qui nous permet de mettre en place, de tester, d'éprouver, d'adapter nos méthodes d'encadrement. Encadrer un étudiant en stage ou un doctorant demande du temps et de l'investissement. Un encadrement de qualité nécessite donc de s'investir sur un nombre restreint d'étudiants. L'encadrement doit aussi être souple et il faut savoir l'adapter à la personne que nous encadrons et à l'évolution de sa maturité scientifique. Je pense que chaque stagiaire ou doctorant que nous encadrons nous apprend aussi quelque chose sur nous-même et que le secret d'un encadrement réussi repose sur une communication et une écoute de qualité et réciproque, et sur la curiosité et la motivation partagées.

Enfin, je pense qu'il serait intéressant que les laboratoires et les universités s'engagent par écrit à promulguer de bonnes pratiques d'encadrement, par exemple à travers la rédaction d'une charte éthique sur l'encadrement et la direction de recherches. Au cours de ma courte carrière, j'ai en effet pu observer certaines situations néfastes aussi bien pour la personne encadrée que pour l'encadrant. Une telle charte proposerait par exemple d'encadrer un nombre limité de stagiaires, de doctorants et/ou de post-doctorants, de les informer sur les suites possibles après la thèse (pas uniquement dans la recherche académique), de leur apprendre à valoriser leurs compétences et de les aider dans leur recherche d'emploi (que deviennent nos étudiants une fois que nous les avons formés ? Aidons-nous suffisamment les post-doctorants de nos laboratoires dans leur recherche d'un poste permanent ?), de les impliquer dans la communauté (en les faisant participer à des workshops ou à des conférences et en leur présentant nos collègues) ou encore de rémunérer à sa juste valeur le travail de chacun (quid des stagiaires dont c'est le deuxième master ? Quant aux post-doctorants, il faudrait leur permettre de négocier leur salaire en fonction de leur expérience professionnelle, éventuellement en diminuant la durée de leur contrat si l'argent est limité, car certains ont déjà accumulé une longue expérience de recherche). La rédaction d'une telle charte serait une excellente opportunité pour que chacun d'entre nous s'interroge sur sa pratique de l'encadrement et pour que nous échangions nos bonnes pratiques.

4.2 Ma vision de la direction de recherche

Diriger des recherches signifie pour moi mener à bien des questionnements et des raisonnements scientifiques, animer une petite équipe de recherche (contenant au minimum un chercheur - soi-même - et un stagiaire ou un doctorant que nous encadrons), et piloter un projet de recherche depuis la phase de gestation et de rédaction

du projet, jusqu'à la phase de valorisation et de publication des résultats obtenus. Ceci nécessite donc de correctement encadrer, mais aussi d'être un *bon chercheur*, c'est-à-dire quelqu'un d'avant tout curieux et inventif, et bien entendu rigoureux et honnête. Dans le contexte actuel où les financements sont parfois difficiles à obtenir, il faut également être persévérant, savoir rebondir, mais aussi saisir les opportunités que nous rencontrons, et garder en tête que la motivation première de notre travail doit être le plaisir que nous y trouvons.

En tant que scientifique, nous avons également un rôle à jouer dans la société. Certains oublient parfois que nous sommes rémunérés par de l'argent public et qu'il est donc normal de communiquer à destination du grand public sur nos travaux de recherche et de s'impliquer dans la dissémination de la connaissance auprès des plus jeunes. L'argent qui finance nos projets est également très souvent de l'argent public, il semble donc normal de publier nos résultats pour les rendre accessibles à la communauté scientifique, mais il en va de même avec les données que nous avons collectées et qui ne nous appartiennent pas. La science moderne, en phase avec la société actuelle, se doit donc de communiquer ses résultats mais aussi ses données, à travers leur publication dans des bases de données en accès libre. Nous nous devons aussi de mieux communiquer sur notre travail, pour contribuer à ce que les chercheurs aient une place reconnue dans nos sociétés contemporaines. Promouvoir la dimension internationale de nos activités pourrait également contribuer à rendre notre monde plus ouvert.

Pour moi, il est également normal de participer à l'animation de la recherche, à travers le *peer-reviewing* d'articles et de projets scientifiques, l'organisation de conférences, la participation à des jurys de thèse ou de concours, et la prise de responsabilités administratives à différents niveaux dans nos laboratoires. Il faut certes rester vigilant à ne pas se disperser, à ne pas s'engager dans trop de projets à la fois, et à ne pas perdre son temps et celui des autres dans des réunions inutiles, mais je pense que toutes ces activités parfois considérées comme *extra-scientifiques* peuvent s'avérer être, lorsqu'elles sont bien menées, des sources d'inspiration et de rencontres avec des collègues et constituent, comme l'enseignement universitaire qui représente la moitié de notre travail d'enseignant-chercheur, une richesse qui ne peut qu'alimenter notre créativité scientifique.

Enfin, je suggérais plus haut la rédaction d'une charte éthique sur l'encadrement. Une telle charte pourrait tout aussi s'appliquer à notre travail de recherche en général, et en particulier inclure des règles claires de co-signature d'article scientifique, mais aussi de promotion de l'égalité des genres au sein de nos laboratoires, qui sont malheureusement encore à la traîne sur certains de ces aspects.

Ma motivation pour mon métier vient de mon envie d'apprendre, de comprendre, de découvrir, mais aussi de partager, d'inspirer, d'ouvrir les yeux, et de faire réfléchir. En ça, le métier d'enseignant-chercheur me correspond parfaitement.

Bien évidemment, j'ai décrit ici une version idéalisée de ma vision de la direction de recherches et de la recherche en général. Cependant, je crois que c'est cette vision idéalisée qui doit être le moteur de notre métier.

4.3 Pour conclure

Pour conclure, si c'est la soif de connaissances, l'amour des sciences et de la rigueur scientifique et surtout la curiosité pour le monde qui nous entoure qui nous font avancer, il me semble important de garder en tête un petit grain de folie qui nous permet de penser en dehors des clous, nous force à continuellement remettre en doute nos certitudes, et nous encourage à nous amuser, à prendre du plaisir dans ce que nous faisons et à le partager.

Mon frère Samir m'a dit un jour : « Bah, tu sais, tant que Jean Claude Ameisen ne cite pas tes articles dans son émission radiophonique *Sur les épaules de Darwin, ...* ». Je terminerai donc ce manuscrit par une citation issue de son livre *Sur les épaules de Darwin - Retrouver l'aube* paru en 2014, que Samir m'a justement offert, et qui pourrait définir ce que je souhaite être mon projet de recherche pour le futur :

*Tenter de distinguer dans le merveilleux
foisonnement de la diversité du vivant, les liens
invisibles qui tissent la trame de ses innombrables
interactions.*

Jean Claude Ameisen, *Retrouver l'aube*.

*We're jammin', I want to jam it with you
We're jammin', jammin', And I hope you like
jammin' too*

Bob Marley, *Jammin'*.

Remerciements

Evidemment, tout ceci n'aurait pas été possible sans la contribution, l'aide, le soutien, ou encore l'inspiration de nombreuses personnes.

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Laurent Bopp, Urania Christaki et Véronique Garçon d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce manuscrit. Merci aussi aux autres membres du jury pour avoir accepté de pendre part à l'évaluation de ce travail.

Merci à Fabrizio d'Ortenzio, à Olivier Aumont, mais aussi à Violaine Llaurens, dont la lecture des manuscrits d'HDR a participé au début de la rédaction du présent manuscrit. J'aurais souhaité faire aussi synthétique que vous, mais je constate que ce n'est peut-être pas tout à fait le cas...

Je remercie chaleureusement mes encadrants et collaborateurs de thèse et de post-doctorat, qui ont grandement contribué à forger ma vision de la recherche. Je pense en particulier à Eric Thiébaud, mais aussi Frédérique Viard, Claire Paris et Dominique Davoult. À Marina Lévy, à Olivier Aumont, mais aussi à Olivier Bernard et à Antoine Sciandra. Merci aussi à Michel Volovitch pour ses conseils avisés au tout début de ma «carrière» sur mon choix de thèse. Ceci a marqué le commencement d'une chouette aventure, aussi bien personnelle que professionnelle. Au-delà de leurs expertises scientifiques, Fred, puis Claire et enfin Marina (mais aussi plus récemment, Cécile Guieu) ont très largement contribué à ma vision du métier de chercheur(e!), en particulier par leur rigueur, leur passion, et leur inspiration.

Depuis mon recrutement à l'UPMC au sein du LOV, mes travaux de recherche n'auraient pas été aussi fructueux sans le soutien précieux de Philippe Koubbi et de Cécile Guieu qui m'ont permis de lancer ma thématique au LOV, d'encadrer un étudiant en M2 dès mon arrivée, puis de proposer un sujet de thèse. Merci à Fabio Benedetti, pour avoir contribué avec autant de ferveur à ce travail. À jamais le premier ! Merci également à mes collaborateurs pour leur motivation et leur implication, en particulier dans le cadre du projet PlankMed. Je pense tout spécialement à Jean-Olivier Irisson, avec qui j'ai également eu le plaisir de partager mon bureau, et à François Guilhaumon, qui s'est énormément investi pour l'encadrement technique de la thèse de Fabio. Merci également à Samuel Somot et Fanny Adloff, qui ont toujours accepté avec plaisir de partager leur expertise sur le changement climatique en Méditerranée, et à Meike Vogt, qui a accueilli Fabio pendant plusieurs mois à Zürich. Merci aussi à Martin Laviale, en particulier pour nos discussions sur nos visions partagées du métier d'(enseignant-)chercheur et pour ses réseaux de neurones, surtout quand les miens me font défaut !

Ce travail a aussi été suscité et porté par plusieurs collaborations récentes, qui, je l'espère, seront tout aussi fructueuses! Je pense tout particulièrement à Lucie Bittner, à Lionel Guidi et à Frédéric Maps, mais aussi à Astrid Cornils, Leocadio Blanco-Bercial, et nos collègues impliqués dans PlankDiv.

Enfin, d'un point de vue plus personnel, mes amis et ma famille ont directement ou indirectement participé à la réussite de ces travaux. Merci à mes amis, qu'ils soient bretons et de longue date (merci Clarisse, Nathalie, Nicolas, Anne) ou bien niçois et plus récents (merci Sarmad, Loïc, Coco, Fanny, Laure, Maïa, merci aux choristes de Corason). Merci à ma famille pour son soutien et son écoute : mes parents Danielle et Slimane, mes frères Samir et Sélim, mais aussi mes belles-soeurs Céline, Caro, et Lolo! Merci aussi à Rachida et à tata Nora.

Enfin, un immense merci à Martin. Merci à toi et à Amalia d'être là. Merci pour ton écoute, ta patience et ta bonne humeur. Martin, l'année prochaine, c'est ton tour!

Bibliographie

- Aiken, C., Navarrete, S., Castillo, M., Castilla, J., 2007. Along-shore larval dispersal kernels in a numerical ocean model of the central chilean coast. *Marine Ecology Progress Series* 339, 13–24.
- Albouy, C., Leprieur, F., Le Loc'h, F., Mouquet, N., Meynard, C.N., Douzery, E.J.P., Mouillot, D., 2015. Projected impacts of climate warming on the functional and phylogenetic components of coastal mediterranean fish biodiversity. *Ecography* 38, 681–689.
- Alexander, H., Rouco, M., Haley, S.T., Wilson, S.T., Karl, D.M., Dyhrman, S.T., 2015. Functional group-specific traits drive phytoplankton dynamics in the oligotrophic ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, E5972–E5979.
- Allen, J., Somerfield, P., Siddorn, J., 2002. Primary and bacterial production in the mediterranean sea : a modelling study. *Journal of Marine Systems* 33-34, 473–495.
- Allen, J.I., Aiken, J., Anderson, T.R., Buitenhuis, E., Cornell, S., Geider, R.J., Haines, K., Hirata, T., Holt, J., Le Quéré, C., Hardman-Mountford, N., Ross, O.N., Sinha, B., While, J., 2010. Marine ecosystem models for earth systems applications : The marQUEST experience. *Journal of Marine Systems* 81, 19–33. Symposium on Advances in Marine Ecosystem Modelling Research, Plymouth, England, Jun 23-26, 2008.
- Allen, J.I., Polimene, L., 2011. Linking physiology to ecology : towards a new generation of plankton models. *Journal of Plankton Research* 33, 989–997.
- Almany, G., Connolly, S., Heath, D., Hogan, J., Jones, G., McCook, L., Mills, M., Pressey, R., Williamson, D., 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* 28, 339–351.
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Breon, F., 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters for global seawifs imagery. *Deep-Sea Research I* 52, 1989–2004.
- Anderson, M., Crist, T., Chase, J., Vellend, M., Inouye, B., Freestone, A., Sanders, N., Cornell, H., Comita, L.S., Davies, K., Harrison, S., Kraft, N., Stegen, J., Swenson, N., 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity : a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates : A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84(2), 511–525.
- Anderson, T., 2005. Plankton functional type modelling : running before we can walk? *Journal of Plankton Research* 27, 1073–1081.
- Anderson, T.R., 2010. Progress in marine ecosystem modelling and the “unreasonable effectiveness of mathematics”. *Journal of Marine Systems* 81, 4–11. Symposium on Advances in Marine Ecosystem Modelling Research, Plymouth, England, Jun 23-26, 2008.
- Andrello, M., Mouillot, D., Beuvier, J., Albouy, C., Thuiller, W., Manel, S., 2013. Low connectivity between mediterranean marine protected areas : A biophysical modeling approach for the dusky grouper *epinephelus marginatus*. *Plos One* 8, 1–15.
- Andrello, M., Mouillot, D., Somot, S., Thuiller, W., Manel, S., 2015. Additive effects of climate change on connectivity between marine protected areas and larval supply to fished areas. *Diversity and Distributions* 21, 139–150.
- Antoine, D., Babin, M., Berthon, J.F., Bricaud, A., Gentili, B., Loisel, H., Maritorena, S., Stramski, D., 2014. Shedding light on the sea : André morel’s legacy to optical oceanography. *Annual Review of Marine Science* 6, 1–21.
- Araújo, M., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 42–47.
- Ardyna, M., Babin, M., Gosselin, M., Devred, E., Bélanger, S., Matsuoka, A., Tremblay, J.E., 2013. Parameterization of vertical chlorophyll a in the arctic ocean : impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal, and annual primary production estimates. *Biogeosciences* 10, 4383–4404.
- Ardyna, M., Babin, M., Gosselin, M., Devred, E., Rainville, L., Tremblay, J.E., 2014. Recent arctic ocean sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms. *Geophysical Research Letters* 41, 6207–6212. 2014GL061047.
- Arnan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2017. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of europe. *Ecography* 40, 448–457.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E., Rothery, P., 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the southern ocean. *Nature* 432, 100–103.
- Atkinson, D., 1994. Temperature and organism size - a biological law for ectotherms. *Advances in Ecological Research* 25, 1–58.
- Aumont, O., Bopp, L., 2006. Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles* 20(2), doi :10.1029/2005GB002591.
- Aumont, O., Ethé, C., Tagliabue, A., Bopp, L., Gehlen, M., 2015. Pisces-v2 : an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geoscientific Model Development Discussions* 8(2), 1375–1509.
- Ayata, S.D., Ellien, C., Dumas, F., Dubois, S., Thiébaud, E., 2009. Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata* : Role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research* 29, 1605–1623.
- Ayata, S.D., Irissou, J.O., Berline, L., Dutay, J.C., Mayot, N., Nieblas, A.E., D’Ortenzio, F., Palmiéri, J., Reygondeau, G., Rossi, V., Guieu, C., in revision. Regionalisation of the mediterranean basin, a mermex synthesis. *Progress in Oceanography* .
- Ayata, S.D., Lazure, P., Thiébaud, E., 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? a case study of larval dispersal between the bay of biscay and the english channel (north-east atlantic). *Progress in Oceanography* 87, 18–36.

- Ayata, S.D., Lévy, M., Aumont, O., Resplandy, L., Tagliabue, A., Sciandra, A., Bernard, O., 2014. Phytoplankton plasticity drives large variability in carbon fixation efficiency. *Geophysical Research Letters* 41, 8994–9000.
- Ayata, S.D., Lévy, M., Aumont, O., Sciandra, A., Sainte-Marie, J., Tagliabue, A., Bernard, O., 2013. Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models : Should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas? *Journal of Marine Systems* 125, 29–40.
- Ayata, S.D., Stolba, R., Comtet, T., Thiébaud, E., 2011. Meroplankton distribution and its relationship to coastal mesoscale hydrological structure in the northern Bay of Biscay (NE Atlantic). *Journal of Plankton Research* 33(8), 1193–1211.
- Aylagas, E., Borja, A., Irigoien, X., Rodríguez-Ezpeleta, N., 2016. Benchmarking dna metabarcoding for biodiversity-based monitoring and assessment. *Frontiers in Marine Science* 3, 96.
- Azam, F., 1998. Microbial control of oceanic carbon flux : The plot thickens. *Science* 280, 694–696.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10, 257–263.
- Bachelet, G., 1990. Recruitment of soft-sediment infaunal invertebrates : the importance of juvenile benthic stages. *La Mer* 28, 199–210.
- Bailly-Bechet, M., Kerszberg, M., Gaill, F., Pradillon, F., 2008. A modeling approach of the influence of local hydrodynamic conditions on larval dispersal at hydrothermal vents. *Journal of Theoretical Biology* 255, 320 – 331.
- Baklouti, M., Diaz, F., Pinazo, C., Faure, V., Queguiner, B., 2006a. Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Progress in Oceanography* 71, 1–33.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., Sciandra, A., 2006b. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (eco3m) dedicated to biogeochemical modelling. *Progress in Oceanography* 71, 34–58.
- Barnett, A.J., Beisner, B.E., 2007. Zooplankton biodiversity and lake trophic state : explanations invoking resource abundance and distribution. *Ecology* 88, 1675–1686.
- Barnett, A.J., Finlay, K., Beisner, B.E., 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities : towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* 52, 796–813.
- Barnett, A.J., Finlay, K., Beisner, B.E., 2013. Functional diversity of crustacean zooplankton communities : towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* 58, 1755–1765.
- Barton, A., Dutkiewicz, S., Andersen, K., Fiksen, O., Follows, M., Mouw, C., Record, N., Rynearson, T., 2016a. Report on the “Trait-based approaches to ocean life” scoping workshop, October 5-8, 2015. Technical Report. U.S. Ocean Carbon and Biogeochemistry Program, 35 pp., DOI : 10.1575/1912/8017.
- Barton, A.D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., Follows, M.J., 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327, 1509–1511.
- Barton, A.D., Irwin, A.J., Finkel, Z.V., Stock, C.A., 2016b. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in north atlantic phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (11), 2964–2969.
- Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N.R., Edwards, K.F., Finkel, Z.V., Kiørboe, T., Ward, B.A., 2013. The biogeography of marine plankton traits. *Ecology* 16, 522–534.
- Barton, A.D., Ward, B.A., Williams, R.G., Follows, M.J., 2014. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography : Fluids and Environments* 4, 34–49.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134–143.
- Basterretxea, G., Jordi, A., Catalán, I.A., Sabatés, A., 2012. Model-based assessment of local-scale fish larval connectivity in a network of marine protected areas. *Fisheries Oceanography* 21, 291–306.
- Baumert, H.Z., Petzoldt, T., 2008. The role of temperature, cellular quota and nutrient concentrations for photosynthesis, growth and light-dark acclimation in phytoplankton. *Limnologica* 38, 313–326.
- Baums, I., Paris, C., Chérubin, M.L., 2006. A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnology and Oceanography* 51, 1969–1981.
- Beauchard, O., Veríssimo, H., Queirós, A., Herman, P., 2017. The use of multiple biological traits in marine community ecology and its potential in ecological indicator development. *Ecological Indicators* 76, 81 – 96.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Alistair Lindley, J., Souissi, S., Reid, P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the north sea. *Nature* 426, 661–664.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Legendre, L., 2010. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 10120–10124.
- Beaugrand, G., Helauouet, P., 2008. Simple procedures to assess and compare the ecological niche of species. *Marine Ecology Progress Series* 363, 29–37.
- Beaugrand, G., Ibañez, F., Lindley, J., Reid, P., 2002b. Diversity of calanoid copepods in the north atlantic and adjacent seas : species associations and biogeography. *Marine Ecology Progress Series* 232, 179–195.
- Beaugrand, G., Mackas, D., Goberville, E., 2013. Applying the concept of the ecological niche and a macroecological approach to understand how climate influences zooplankton : Advantages, assumptions, limitations and requirements. *Progress in Oceanography* 111, 75–90.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002a. Reorganization of north atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692–1694.
- Beaumont, L., Hughes, L., Pitman, A., 2008. Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters* 11, 1135–1146.
- Behl, S., Donval, A., Stibor, H., 2011. The relative importance of species diversity and functional group diversity on carbon uptake in phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography* 56(2), 683–694.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15, 365–377.
- Benedetti, F., 2016. Impacts du changement climatique sur la diversité fonctionnelle du zooplancton, le cas des copépodes planctoniques de Mer Méditerranée. Ph.D. thesis. Université Pierre & Marie Curie - Paris 6. École doctorale des Sciences de l'Environnement de l'Île-de-France (ED 129).
- Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.D., 2015. Mediterranean copepods' functional traits. dataset 854331. doi :10.1594/PANGAEA.854331.
- Benedetti, F., Gasparini, S., Ayata, S.D., 2016. Identifying copepod functional groups from species functional traits. *Journal of Plankton Research* 38(1), 159–166.
- Benedetti, F., Guilhaumon, F., Adloff, F., Ayata, S.D., 2017. Investigating uncertainties in zooplankton composition shifts under climate change scenarios in the mediterranean sea. *Ecography* , doi :10.1111/ecog.02434.

- Benedetti, F., Vogt, M., Righetti, D., Guilhaumon, F., Ayata, S.D., Soumis à *Limnology & Oceanography*. Do functional groups of copepods differ in their ecological niches? .
- Benfield, M.C., Davis, C.S., Wiebe, P.H., Gallagher, S.M., Lough, R.G., Copley, N.J., 1996. Video plankton recorder estimates of copepod, pteropod and larvacean distributions from a stratified region of Georges Bank with comparative measurements from a mooring sampler. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 43, 1925–1945.
- Benoiston, A.S., 2016. Building plankton genomic networks for deciphering the biological carbon pump in the global ocean. Ph.D. thesis. Université de Nantes. Faculté des Sciences et Techniques. Master 2 Biologie-Santé, Spécialité Bioinformatique.
- Berge, J., Renaud, P.E., Darnis, G., Cottier, F., Last, K., Gabrielsen, T.M., Johnsen, G., Seuthe, L., Weslawski, J.M., Leu, E., Moline, M., Nahrgang, J., Søreide, J.E., Øystein Varpe, Lønne, O.J., Daase, M., Falk-Petersen, S., 2015. In the dark : A review of ecosystem processes during the arctic polar night. *Progress in Oceanography* 139, 258–271. Overarching perspectives of contemporary and future ecosystems in the Arctic Ocean.
- Berggreen, U., Hansen, B., Kjørboe, T., 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development : implications for determination of copepod production. *Marine Biology* 99, 341–352.
- Berline, L., Siokou-Frangou, I., Marasović, I., Vidjak, O., de Puelles, M.L.F., Mazzocchi, M.G., Assimakopoulou, G., Zervoudaki, S., Fonda-Umani, S., Conversi, A., Garcia-Comas, C., Ibanez, F., Gasparini, S., Stemann, L., Gorsky, G., 2012. Intercomparison of six mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography* 97–100, 76–91. Global Comparisons of Zooplankton Time Series.
- Bernard, O., 2011. Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO2 mitigation and bio-fuel production. *Journal of Process Control* 21, 1378–1389. Special Issue :Selected Papers From Two Joint IFAC Conferences : 9th International Symposium on Dynamics and Control of Process Systems and the 11th International Symposium on Computer Applications in Biotechnology, Leuven, Belgium, July 5-9, 2010.
- Biard, T., Stemann, L., Picheral, M., Mayot, N., Vandromme, P., Hauss, H., Gorsky, G., Guidi, L., Kiko, R., Not, F., 2016. In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. *Nature* 532, 504–507.
- Bissett, W., Walsh, J., Dieterle, D., Carder, K., 1999. Carbon cycling in the upper waters of the Sargasso Sea : I. numerical simulation of differential carbon and nitrogen fluxes. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 46, 205–269.
- Blackford, J., Allen, J., Gilbert, F., 2004. Ecosystem dynamics at six contrasting sites : a generic modelling study. *Journal of Marine Systems* 52, 191–215.
- Blanco-Bercial, L., Bradford-Grieve, J., Bucklin, A., 2011. Molecular phylogeny of the calanoida (crustacea : Copepoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59, 103–113.
- Blanco-Bercial, L., Cornils, A., Copley, N., Bucklin, A., 2014. Dna barcoding of marine copepods : Assessment of analytical approaches to species identification. *PLOS Currents Tree of Life*. 1, doi :10.1371/currents.tol.cdf8b74881f87e3b01d56b43791626d2.
- Blanke, B., Bonhommeau, S., Grima, N., Drillet, Y., 2012. Sensitivity of advective transfer times across the north atlantic ocean to the temporal and spatial resolution of model velocity data : Implication for european eel larval transport. *Dynamics of Atmospheres and Oceans* 55–56, 22 – 44.
- Blaxter, M., Mann, J., Chapman, T., Thomas, F., Whitton, C., Floyd, R., Abebe, E., 2005. Defining operational taxonomic units using dna barcode data. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 360(1462), 1935–1943.
- Bohan, D.A., Vacher, C., Tamaddon-Nezhad, A., Raybould, A., Dumbrell, A.J., Woodward, G., 2017. Next-generation global biomonitoring : Large-scale, automated reconstruction of ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* , –.
- Bolduc, P., Bertolo, A., Pinel-Alloul, B., 2016. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? a test with a shallow fluvial lake system. *Hydrobiologia* 778, 151–165.
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., Gehlen, M., 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications : A global model study. *Geophysical Research Letters* 32.
- Bopp, L., Monfray, P., Aumont, O., Dufresne, J., Le Treut, H., Madec, G., Terray, L., Orr, J., 2001. Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles* 15, 81–99.
- Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J.C., Doney, S.C., Dunne, J.P., Gehlen, M., Halloran, P., Heinze, C., Ilyina, T., Séférian, R., Tjiputra, J., Vichi, M., 2013. Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century : projections with cmip5 models. *Biogeosciences* 10, 6225–6245.
- Botsford, L., Moloney, C., Hastings, A., Largier, J., Powell, T., Higgins, K., Quinn, J., 1994. The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. *Deep Sea Research I* 41, 107–145.
- Botsford, L., White, J., Coffroth, M.A., Paris, C., Planes, S., Shearer, T., Thorrold, S., Jones, G., 2009. Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas : matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28, 327–337.
- Bougaran, G., Bernard, O., Sciandra, A., 2010. Modeling continuous cultures of microalgae colimited by nitrogen and phosphorus. *J. Theor. Biol.* 265, 443–454.
- Boyd, P., Newton, P., 1995. Evidence of the potential influence of planktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 42, 619 – 639.
- Bradford-Grieve, J., Nodder, S., Jillett, J., Currie, K., Lassey, K., 2001. Potential contribution that the copepod *Neocalanus tonsus* makes to downward carbon flux in the southern ocean. *Journal of Plankton Research* 23, 963–975.
- Bray, L., Kassis, D., Hall-Spencer, J., 2017. Assessing larval connectivity for marine spatial planning in the adriatic. *Marine Environmental Research* 125, 73 – 81.
- Brierley, A.S., 2014. Diel vertical migration. *Current Biology* 24, R1074 – R1076.
- Briggs, J., 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York.
- Briggs, J., 1995. *Global biogeography*. Elsevier, Amsterdam.
- Briggs, J.C., Bowen, B.W., 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39, 12–30.
- Brochier, T., Echevin, V., Tam, J., Chaigneau, A., Goubanova, K., Bertrand, A., 2013. Climate change scenarios experiments predict a future reduction in small pelagic fish recruitment in the Humboldt current system. *Global Change Biology* 19, 1841–1853.
- Bron, J., Frisch, D., Goetze, E., Johnson, S., Lee, C., Wyngaard, G., 2011. Observing copepods through a genomic lens. *Frontiers in Zoology* 8 :22, DOI : 10.1186/1742-9994-8-22.
- Brotans, L., 2014. Species distribution models and impact factor growth in environmental journals : Methodological fashion or the attraction of global change science. *PLoS ONE* 9, DOI : 10.1371/journal.pone.0111996.

- Brown, M.V., Ostrowski, M., Grzyski, J.J., Lauro, F.M., 2014. A trait based perspective on the biogeography of common and abundant marine bacterioplankton clades. *Marine Genomics* 15, 17–28.
- Bruggeman, J., Kooijman, S., 2007. A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling. *Limnology and Oceanography* 52, 1533–1544.
- Brum, J.R., Ignacio-Espinoza, J.C., Roux, S., Doucier, G., Acinas, S.G., Alberti, A., Chaffron, S., Cruaud, C., de Vargas, C., Gasol, J.M., Gorsky, G., Gregory, A.C., Guidi, L., Hingamp, P., Iudicone, D., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Poulos, B.T., Schwenck, S.M., Speich, S., Dimier, C., Kandels-Lewis, S., Picheral, M., Searson, S., Coordinators, T.O., Bork, P., Bowler, C., Sunagawa, S., Wincker, P., Karsenti, E., Sullivan, M.B., 2015. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science* 348, Issue 6237, 1261498.
- Brun, P., Payne, M.R., Kjørboe, T., 2017. A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data* 9, 99–113.
- Brun, P., Payne, M.R., Kjørboe, T., 2016a. Trait biogeography of marine copepods – an analysis across scales. *Ecology Letters* 19, 1403–1413.
- Brun, P., Payne, M.R., Kjørboe, T., 2016b. A trait database for marine copepods. doi :10.1594/PANGAEA.862968. Technical Report.
- Brun, P., Vogt, M., Payne, M.R., Gruber, N., O'Brien, C.J., Buitenhuis, E.T., Le Quéré, C., Leblanc, K., Luo, Y.W., 2015. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. *Limnology and Oceanography* 60, 1020–1038.
- Bryant, J.A., Stewart, F.J., Eppley, J.M., DeLong, E.F., 2012. Microbial community phylogenetic and trait diversity declines with depth in a marine oxygen minimum zone. *Ecology* 93, 1659–1673.
- Bucklin, A., Steinke, D., Blanco-Bercial, L., 2011. Dna barcoding of marine metazoa. *Annual Review of Marine Science* 3, 471–508.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19, 387–400.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16, 1145–1157.
- Buitenhuis, E.T., Rivkin, R.B., Sailley, S., Le Quéré, C., 2010. Biogeochemical fluxes through microzooplankton. *Global Biogeochemical Cycles* 24, GB4015, doi :10.1029/2009GB003601. GB4015.
- Béanger, S., Babin, M., Tremblay, J.E., 2013. Increasing cloudiness in arctic dampens the increase in phytoplankton primary production due to sea ice receding. *Biogeosciences* 10, 4087–4101.
- Cadotte, M.W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T.H., 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLOS ONE* 4, 1–9.
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S.W., Cleland, E., Oakley, T.H., 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities : integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* 13, 96–105.
- Cailliez, F., 1983. The analytical solution of the additive constant problem. *Psychometrika* 48, 305–310.
- Cailliez, F., Pagès, J., 1976. Introduction à l'analyse des données. Société de mathématiques appliquées et de sciences humaines. Paris , 616 p.
- Calbet, A., 2001. Mesozooplankton grazing impact on primary production : a global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 46, 1824–1830.
- Calbet, A., Saiz, E., 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 38, 157–167.
- Caley, M., Carr, M., Hixon, M., Hughes, T., Jones, G., Menge, B., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 477–500.
- Cantarel, A.A.M., Bloor, J.M.G., Soussana, J.F., 2013. Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem. *Journal of Vegetation Science* 24, 113–126.
- Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P.A.V., Carvalho, J.C., 2014a. A new frontier in biodiversity inventory : a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 452–461.
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J., Fortelius, M., Borges, P., Podani, J., Schmera, D., 2014b. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41, 749–761.
- Caron, D.A., 2016. Mixotrophy stirs up our understanding of marine food webs. *Proceedings of the Na* 113 (11), 2806–2808.
- Caron, D.A., Countway, P.D., Jones, A.C., Kim, D.Y., Schnetzer, A., 2012. Marine protistan diversity. *Annual Review of Marine Science* 4, 467–493.
- Carvalho, J., Cardoso, P., Gomes, P., 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 21, 760–771.
- Catalán, I., Tejedor, A., Alemany, F., Reglero, P., 2011. Trophic ecology of atlantic bluefin tuna *thunnus thynnus* larvae. *Journal of Fish Biology* 78, 1545–1560.
- Cetina-Heredia, P., Roughan, M., van Sebille, E., Feng, M., Coleman, M.A., 2015. Strengthened currents override the effect of warming on lobster larval dispersal and survival. *Global Change Biology* 21, 4377–4386.
- Chen, Y.H., Shaw, P.T., Wolcott, T., 1997. Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45, 525–533.
- Cheung, W.W., Lam, V.W., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Pauly, D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries* 10, 235–251.
- Cheung, W.W.L., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frolicher, T.L., Lam, V.W.Y., Deng Palomares, M.L., Watson, R., Pauly, D., 2013. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Clim. Change* 3, 254–258.
- Chia, F.S., Buckland-Nicks, J., Young, C., 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Canadian Journal of Zoology* 62, 1205–1222.
- Chust, G., Allen, J.I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., Daewel, U., Wakelin, S.L., Machu, E., Pushpadas, D., Butenschon, M., Artioli, Y., Petihakis, G., Smith, C., Garçon, V., Goubanova, K., Le Vu, B., Fach, B.A., Salihoglu, B., Clementi, E., Irigoien, X., 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology* 20, 2124–2139.
- Chust, G., Vogt, M., Benedetti, F., Nakov, T., Villéger, S., Aubert, A., Vallina, S., Righetti, D., Not, F., Biard, T., Bittner, L., Benoiston, A.S., Guidi, L., Villarino, E., Gaborit, C., Cornils, A., Buttay, L., Irisson, J.O., Chiarello, M., Lima, A., Blanco-Bercial, L., Basconi, L., Ayata, S.D., 2017. Mare incognitum : A glimpse into future plankton diversity and ecology research. *Frontiers in Marine Science* 4, 68.
- Cloern, J., Grenz, C., Videgar-Lucas, L., 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll :carbon ratio - the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnology and Oceanography* 40, 1313–1321.
- Cornils, A., Blanco-Bercial, L., 2013. Phylogeny of the paracalanidae giesbrecht, 1888 (crustacea : Copepoda : Calanoida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69, 861–872.

- Cornils, A., Held, C., 2014. Evidence of cryptic and pseudocryptic speciation in the paracalanus parvus species complex (crustacea, copepoda, calanoida). *Frontiers in Zoology* 11 :19, DOI : 10.1186/1742-9994-11-19.
- Costalago, D., Palomera, I., Tirelli, V., 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile european anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the gulf of lions. *Journal of Sea Research* 89, 64–72.
- Costello, M.J., Claus, S., Dekeyser, S., Vandepitte, L., Tuama, .E.O., Lear, D., Tyler-Walters, H., 2015. Biological and ecological traits of marine species. *PeerJ* 3, e1201.
- Costello, M.J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P., 2010. A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLOS ONE* 5, 1–15.
- Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., Werner, F., 2007. Population connectivity in marine systems : An overview. *Oceanography* 20, 14–21.
- Cowen, R., Sponaugle, S., 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1, 443–446.
- Cowen, R.K., Guigand, C.M., 2008. In situ ichthyoplankton imaging system (isiis) : system design and preliminary results. *Limnology and Oceanography : Methods* 6, 126–132.
- Cowen, R.K., Lwiza, K.M., Sponaugle, S., Paris, C.B., Olson, D., 2000. Connectivity of marine populations : Open or closed ? *Science* 287, 857–859.
- Cox, B., Moore, P., 2000. *Biogeography : An Ecological and Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications : London. 6ème édition.
- Cropp, R., Norbury, J., 2009. Parameterizing plankton functional type models : insights from a dynamical systems perspective. *Journal of Plankton Research* 31, 939–963.
- Darnis, G., Fortier, L., 2012. Zooplankton respiration and the export of carbon at depth in the amundsen gulf (arctic ocean). *Journal of Geophysical Research* 117, C04013.
- Darnis, G., Fortier, L., 2014. Temperature, food and the seasonal vertical migration of key arctic copepods in the thermally stratified amundsen gulf (beaufort sea, arctic ocean). *Journal of Plankton Research* 36, 1092.
- DeLong, E.F., Preston, C.M., Mincer, T., Rich, V., Hallam, S.J., Frigaard, N.U., Martinez, A., Sullivan, M.B., Edwards, R., Brito, B.R., Chisholm, S.W., Karl, D.M., 2006. Community genomics among stratified microbial assemblages in the ocean's interior. *Science* 311, 496–503.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity : the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13, 1030–1040.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 646–655.
- Dickey, T.D., 1990. Large Marine Ecosystems : Patterns, Processes, and Yields. Sherman, K, Alexander, L. M., and Gold, B. D. (eds) American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C.. chapter Physical-optical-biological scales relevant to recruitment in large marine ecosystems. pp. 82–98.
- Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., Fernando Rangel, T., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography* 32, 897–906.
- Doney, S., Glover, D., Najjar, R., 1996. A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean : Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic time-series study (BATS) site. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 43, 591–624.
- Doney, S.C., Steinberg, D.K., 2013. Marine biogeochemistry : The ups and downs of ocean oxygen. *Nature Geoscience* 6, 515–516.
- Droop, M., 1968. Vitamin B12 and Marine Ecology. IV. The Kinetics of Uptake, Growth and Inhibition in *Monochrysis lutheri*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48, 689–733.
- Droop, M., 1983. 25 years of algal growth kinetics : a personal view. *Bot. Mar.* 26, 99–112.
- Duarte, C., 2007. Marine ecology warms up to theory. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 331–333.
- Duarte, C.M., 2015. Seafaring in the 21st century : The malaspina 2010 circumnavigation expedition. *Limnology and Oceanography Bulletin* 24, 11–14.
- Dubois, M., Rossi, V., Ser-Giacomi, E., Arnaud-Haond, S., López, C., Hernández-García, E., 2016. Linking basin-scale connectivity, oceanography and population dynamics for the conservation and management of marine ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 25, 503–515.
- Ducklow, H.W., 1999. The bacterial component of the oceanic euphotic zone. *FEMS Microbiology Ecology* 30, 1–10.
- Dunstan, P., Bax, N., 2007. How far can marine species go ? influence of population biology and larval movement on future range limits. *Marine Ecology Progress Series* 344, 15–28.
- Durham, W.M., Kessler, J.O., Stocker, R., 2009. Disruption of vertical motility by shear triggers formation of thin phytoplankton layers. *Science* 323, 1067–1070.
- Dutkiewicz, S., Follows, M.J., Bragg, J.G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology and biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 23, doi :10.1029/2008GB003405.
- Eckman, J., 1996. Closing the larval loop : linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200, 207–237.
- Edwards, K., Hare, J., Werner, F., Seim, H., 2007. Using 2-dimensional dispersal kernels to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine Ecology Progress Series* 352, 77–87.
- Edwards, K.F., Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2013. Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology Letters* 16, 56–63.
- Edwards, K.P., Hare, J.A., Werner, F.E., 2008. Dispersal of black sea bass (*Centropristis striata*) larvae on the southeast u.s. continental shelf : results of a coupled vertical larval behavior – 3d circulation model. *Fisheries Oceanography* 17, 299–315.
- Edwards, M., Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881–884.
- Edwards, R., Dinsdale, E., 2007. Marine environmental genomics : Unlocking the ocean's secrets. *Oceanography* 20(2), 56–61.
- Ekman, S., 1935. *Tiergeographie des Meeres*. Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H., Leipzig.
- Ekman, S., 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson, London.
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species distribution models : Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697.
- Ellien, C., Thiébaud, E., Dumas, F., Salomon, J.C., Nival, P., 2004. A modelling study of the respective role of hydrodynamic processes and larval mortality on larval dispersal and recruitment of benthic invertebrates : example of *Pectinaria koreni* (Annelida : Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Plankton Research* 26, 117–132.

- Elliott, D., Tang, K., 2011. Influence of carcass abundance on estimates of mortality and assessment of population dynamics in *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series* 427, 1–12.
- Etter, R.J., Bower, A.S., 2015. Dispersal and population connectivity in the deep north atlantic estimated from physical transport processes. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 104, 159 – 172.
- Failetta, R., Picheral, M., Luo, J.Y., Guigand, C., Cowen, R.K., Irsson, J.O., 2016. Imperfect automatic image classification successfully describes plankton distribution patterns. *Methods in Oceanography* 15–16, 60 – 77. *Computer Vision in Oceanography*.
- Faith, D., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61, 1–10.
- Falkowski, P., 2012. Ocean science : The power of plankton. *Nature* 483, S17–S20.
- Falkowski, P., Barber, R., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281, 200–206.
- Falkowski, P., Katz, M., Knoll, A., Quigg, A., Raven, J., Schofield, O., Taylor, F., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305, 354–360.
- Falkowski, P.G., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research* 39, 235–258.
- Fasham, M., Ducklow, H., McKelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer. *Journal of Marine Research* 48, 591–639.
- Fasham, M.J.R., Sarmiento, J.L., Slater, R.D., Ducklow, H.W., Williams, R., 1993. Ecosystem behavior at bermuda station “s” and ocean weather station “india” : A general circulation model and observational analysis. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 379–415.
- Faure, D., Joly, D., 2016. La génomique environnementale. La révolution du séquençage à haut débit. ISTE editions.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237–240.
- Fields, P., Graham, J., Rosenblatt, R., Somero, G., 1993. Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 361–367.
- Fiksen, O., Jørgensen, C., Kristiansen, T., Vikebø, F., Huse, G., 2007. Linking behavioural ecology and oceanography : larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 347, 195–205.
- Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, T.A.V., Raven, J.A., 2010. Phytoplankton in a changing world : cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32, 119–137.
- Flynn, K., 2003a. Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton ? *Limnology and Oceanography* 48, 2243–2249.
- Flynn, K., 2003b. Modelling multi-nutrient interactions in phytoplankton ; balancing simplicity and realism. *Progress in Oceanography* 56, 249–279.
- Flynn, K., Flynn, K., 1998. The release of nitrite by marine dinoflagellates-development of a mathematical simulation. *Marine Biology* 130, 455–470.
- Flynn, K., St John, M., Raven, J., Skibinski, D., Allen, J.I., Mitra, A., Hofmann, E.E., 2015. Acclimation, adaptation, traits and trade-offs in plankton functional type models : reconciling terminology for biology and modelling. *Journal of Plankton Research* 37(4), 683–691.
- Flynn, K.J., 2001. A mechanistic model for describing dynamic multi-nutrient, light, temperature interactions in phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 23, 977.
- Flynn, K.J., 2008. Use, abuse, misconceptions and insights from quota models - the Droop cell quota model 40 years on. *Oceanography and Marine Biology* 46, 1–23.
- Flynn, K.J., 2010. Ecological modelling in a sea of variable stoichiometry : Dysfunctionality and the legacy of Redfield and Monod. *Progress in Oceanography* 54, 52–65.
- Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Mitra, A., Raven, J.A., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Granéli, E., Burkholder, J.M., 2013. Misuse of the phytoplankton–zooplankton dichotomy : the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35, 3.
- Fogarty, M., Botsford, L., 2007. Population connectivity and spatial management of marine fisheries. *Oceanography* 20, 112–123.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., 2011. Modeling diverse communities of marine microbes. *Annual Review of Marine Science* 3, 427–451.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 1843–1846.
- Forest, A., Tremblay, J.E., Gratton, Y., Martin, J., Gagnon, J., Darnis, G., Sampei, M., Fortier, L., Ardyna, M., Gosselin, M., Hattori, H., Nguyen, D., Maranger, R., Vaqué, D., Marrasé, C., Pedrós-Alió, C., Sallon, A., Michel, C., Kellogg, C., Deming, J., Shadwick, E., Thomas, H., Link, H., Archambault, P., Piepenburg, D., 2011. Biogenic carbon flows through the planktonic food web of the amundsen gulf (arctic ocean) : A synthesis of field measurements and inverse modeling analyses. *Progress in Oceanography* 56, 410–436.
- Forster, J., Hirst, A., Atkinson, D., 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 19310–19314.
- Foster, W.J., Twitchett, R.J., 2014. Functional diversity of marine ecosystems after the late permian mass extinction event. *Nature Geosci* 7, 233–238.
- Frangoulis, C., Christou, E., Hecq, J., 2004. Comparison of marine copepod outfluxes : Nature, rate, fate and role in the carbon and nitrogen cycles. *Advances in marine biology* 47, 253–309.
- Frangoulis, C., Skliris, N., Lepoint, G., Elkalay, K., Goffart, A., Pinnegar, J., Hecq, J.H., 2011. Importance of copepod carcasses versus faecal pellets in the upper water column of an oligotrophic area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 456–463.
- Franks, P.J.S., 2009. Planktonic ecosystem models : perplexing parameterizations and a failure to fail. *Journal of Plankton Research* 31, 1299–1306.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A.J., Halliday, N.C., Wanless, S., 2006. From plankton to top predators : bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75, 1259–1268.
- Fuchs, H.L., Gerbi, G.P., 2016. Seascape-level variation in turbulence- and wave-generated hydrodynamic signals experienced by plankton. *Progress in Oceanography* 141, 109 – 129.
- Fulton, E.A., 2010. Approaches to end-to-end ecosystem models. *Journal of Marine Systems* 81, 171–183. Symposium on Advances in Marine Ecosystem Modelling Research, Plymouth, England, Jun 23–26, 2008.
- Gaines, S., Roughgarden, J., 1985. Larval settlement rate : A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 82, 3707–3711.
- Gaines, S.D., Lester, S., Eckert, G., Kinlan, B., Sagarin, R., Gaylord, B., 2007. Dispersal and geographic ranges in the sea., in : Witman, J., Roy, K. (Eds.), *Marine Macroecology*. University of Chicago Press.

- Gallagher, R.V., Hughes, L., Leishman, M.R., 2013. Species loss and gain in communities under future climate change : consequences for functional diversity. *Ecography* 36, 531–540.
- Garavelli, L., Kaplan, D.M., Colas, F., Stotz, W., Yannicelli, B., Lett, C., 2014. Identifying appropriate spatial scales for marine conservation and management using a larval dispersal model : The case of concholepas concholepas (loco) in chile. *Progress in Oceanography* 124, 42 – 53.
- García, R., Burgess, N., Cabeza, M., Rahbek, C., Araújo, M., 2012. Exploring consensus in 21st century projections of climatically suitable areas for african vertebrates. *Global Change Biology* 18, 1253–1269.
- Gaylord, B., Gaines, S., 2000. Temperature or transport ? Range limits in marine species mediated solely by flow. *American Naturalist* 155, 769–789.
- Geider, R., MacIntyre, H., Kana, T., 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. *Marine Ecology Progress Series* 148, 187–200.
- Geider, R., MacIntyre, H., Kana, T., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography* 43, 679–694.
- Geider, R., Platt, T., 1986. A mechanistic model of photoadaptation in microalgae. *Marine Ecology Progress Series* 30, 85–92.
- van Gennip, S.J., Popova, E.E., Yool, A., Pecl, G.T., Hobday, A.J., Sorte, C.J.B., 2017. Going with the flow : the role of ocean circulation in global marine ecosystems under a changing climate. *Global Change Biology* , doi :10.1111/gcb.13586.
- Gerber, L.R., Mancha-Cisneros, M.D.M., O'Connor, M.I., Selig, E.R., 2014. Climate change impacts on connectivity in the ocean : Implications for conservation. *Ecosphere* 5, 1–18. Art33.
- Gilbert, J.A., Field, D., Swift, P., Thomas, S., Cummings, D., Temperton, B., Weynberg, K., Huse, S., Hughes, M., Joint, I., Somerfield, P.J., Mühling, M., 2010. The taxonomic and functional diversity of microbes at a temperate coastal site : A 'multi-omic' study of seasonal and diel temporal variations. *PLOS ONE* 5, 1–17.
- Gilg, M., Hilbish, T., 2003. Patterns of larval dispersal and their effect on the maintenance of a blue mussel hybrid zone in southwestern England. *Evolution* 57, 1061–1077.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Hautekèete, N., Piquot, Y., Luczak, C., 2015. Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecology and Evolution* 5, 1100–1116.
- Goetze, E., 2003. Cryptic speciation on the high seas ; global phylogenetics of the copepod family eucalanidae. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 270, 2321–2331.
- Golikov, A.N., Dolgolenko, M.A., Maximovich, N.V., Scarlato, O.A., 1990. Theoretical approaches to marine biogeography. *Marine Ecology Progress Series* 63, 89–301.
- Gorsky, G., Ohman, M.D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J.B., Cawood, A., Pesant, S., Garcia-Comas, C., Prejger, F., 2010. Digital zooplankton image analysis using the zooscan integrated system. *Journal of Plankton Research* 32, 285.
- Gower, J.C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27, 857–871.
- Gower, J.C., 1982. Euclidean distance geometry. *Mathematical Scientist* 7, 1–14.
- Gravel, D., Bell, T., Barbera, C., Combe, M., Pommier, T., Mouquet, N., 2012. Phylogenetic constraints on ecosystem functioning. *Nature Communications* 3, 1117. DOI :10.1038/ncomms2123.
- Gray, J., 1997. Marine biodiversity : patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6, 153–175.
- Gregg, E.J., Ahrens, A.L., Perry, R.I., 2012. Reconciling classifications of ecologically and biologically significant areas in the world's oceans. *Marine Policy* 36, 716 – 726.
- Guidi, L., Chaffron, S., Bittner, L., Eveillard, D., Larhlimi, A., Roux, S., Darzi, Y., Audic, S., Berline, L., Brum, J.R., Coelho, L.P., Ignacio-Espinoza, J.C., Malviya, S., Sunagawa, S., Dimier, C., Kandels-Lewis, S., Picheral, M., Poulain, J., Searson, S., Coordinators, T.O., Stemmann, L., Not, F., Hingamp, P., Speich, S., Follows, M., Karp-Boss, L., Boss, E., Ogata, H., Pesant, S., Weissenbach, J., Wincker, P., Acinas, S.G., Bork, P., De Vargas, C., Iudicone, D., Sullivan, J.M., Raes, J., Karsenti, E., Bowler, C., Gorsky, G., 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532, 465–470.
- Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J.A., Douzery, E.J.P., Meynard, C.N., Mouquet, N., Troussellier, M., Araújo, M.B., Mouillot, D., 2015. Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity : new challenges for mediterranean marine-protected areas. *Diversity and Distributions* 21, 175–187.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147–186.
- Gutiérrez-Aguirre, M.A., Cervantes-Martínez, A., Elías-Gutiérrez, M., 2014. An example of how barcodes can clarify cryptic species : The case of the calanoid copepod *Mastigodiatomus albuquerqueensis* (herrick). *Plos One* 9, 1–11.
- Hannah, C., 2007. Future directions in modeling physical-biological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 347, 301–306.
- Hansen, A.N., Visser, A.W., 2016. Carbon export by vertically migrating zooplankton : an optimal behavior model. *Limnology and Oceanography* 61, 701–710.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9, 228–241.
- Harrison, S., 1991. Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 73–88.
- Hastings, A., Botsford, L., 2006. Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 6067–6072.
- Hays, G.C., Richardson, A.J., Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 337–344.
- Heath, M., Lough, R., 2007. A synthesis of large-scale patterns in the planktonic prey of larval and juvenile cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Oceanography* 16, 169–185.
- Heikkinen, R., Luoto, M., Araújo, M., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30, 751–777.
- Helenius, L.K., Leskinen, E., Lehtonen, H., Nurminen, L., 2017. Spatial patterns of littoral zooplankton assemblages along a salinity gradient in a brackish sea : A functional diversity perspective. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* , http ://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.08.031.

- Hensen, V., 1887. Über die bestimmung des planktons oder des im meere treibenden materials an pflanzen und thieren. Bericht der Kommission wissenschaftlichen Untersuchung des deutschen Meere in Kiel für Jahre 1882-1886 5, 1-108.
- Herbert, R.J.H., Willis, J., Jones, E., Ross, K., Hübner, R., Humphreys, J., Jensen, A., Baugh, J., 2012. Invasion in tidal zones on complex coastlines : modelling larvae of the non-native manila clam, *ruditapes philippinarum*, in the uk. *Journal of Biogeography* 39, 585-599.
- Herdnd, G., Reinthaler, T., 2013. Microbial control of the dark end of the biological pump. *Nature Geoscience* 6, 718-724.
- Hickman, A.E., Dutkiewicz, S., Williams, R.G., Follows, M.J., 2010. Modelling the effects of chromatic adaptation on phytoplankton community structure in the oligotrophic ocean. *Marine Ecology Progress Series* 406, 1-17.
- Hidalgo, M., Reglero, P., Álvarez Berastegui, D., Torres, A.P., Álvarez, I., Rodriguez, J.M., Carbonell, A., Zaragoza, N., Tor, A., Goñi, R., Mallol, S., Balbín, R., Alemany, F., 2014. Hydrographic and biological components of the seascape structure the meroplankton community in a frontal system. *Marine Ecology Progress Series* 505, 65-80.
- Hill, A., 1991. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine biology* 111, 485-492.
- Hilário, A., Metaxas, A., Gaudron, S.M., Howell, K.L., Mercier, A., Mestre, N.C., Ross, R.E., Thurnherr, A.M., Young, C., 2015. Estimating dispersal distance in the deep sea : challenges and applications to marine reserves. *Frontiers in Marine Science* 2, doi :10.3389/fmars.2015.00006.
- Hofmann, E.E., 2010. Plankton functional group models - an assessment. *Progress in Oceanography* 84, 16-19.
- Hood, R.R., Laws, E.A., Armstrong, R.A., Bates, N.R., Brown, C.W., Carlson, C.A., Chai, F., Doney, S.C., Falkowski, P.G., Feely, R.A., Friedrichs, M.A.M., Landry, M.R., Moore, J.K., Nelson, D.M., Richardson, T.L., Salihoglu, B., Schartau, M., Toole, D.A., Wiggert, J.D., 2006. Pelagic functional group modeling : Progress, challenges and prospects. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 53, 459-512.
- Hood, R.R., Laws, E.A., Follows, M.J., Siegel, D.A., 2007. Modeling and prediction of marine microbial populations in the genomic era. *Oceanography* 20, 155-165.
- Horne, C., Hirst, A., Atkinson, D., Neves, A., Kiørboe, T., 2016. A global synthesis of seasonal temperature-size responses in copepods. *Global Ecology and Biogeography* 25, 988-999.
- Huang, D., Goldberg, E.E., Roy, K., 2015. Fossils, phylogenies, and the challenge of preserving evolutionary history in the face of anthropogenic extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 4909-4914.
- Humes, A., 1994. How many copepods? *Hydrobiologia* 292, 1-7.
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., 2013. Photosynthetic parameters in the beaufort sea in relation to the phytoplankton community structure. *Biogeosciences* 10, 3445-3454.
- Husson, F., Lê, S., Pagès, J., 2010. *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. Computer Science and Data analysis Series.* Chapman & Hall/CRC, London.
- Huston, M., Wolverton, S., 2011. Regulation of animal size by enpp, bergmann's rule, and related phenomena. *Ecological Monographs* 81, 349-405.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Hébert, M.P., Beisner, B.E., Maranger, R., 2016a. A meta-analysis of zooplankton functional traits influencing ecosystem function. *Ecology* 97(4), 1069-1080.
- Hébert, M.P., Beisner, B.E., Maranger, R., 2016b. A compilation of quantitative functional traits for marine and freshwater crustacean zooplankton. *Ecology* 97(4), 1081.
- Hébert, M.P., Beisner, B.E., Maranger, R., 2017. Linking zooplankton communities to ecosystem functioning : toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research* 39(1), 3-12.
- Höfer, J., Muñoz, C., Weidberg, N., García-Flórez, L., Acuña, J.L., 2017. High densities of stalked barnacle larvae (*Pollicipes pollicipes*) inside a river plumes. *Journal of plankton research* , doi : 10.1093/plankt/fbw093.
- IPCC, 2007. *Climate change 2007 : the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* [Solomon, S. and Qin, D. and Manning, M. and Chen, Z. and Marquis, M. and Averyt, K.B. and Tignor, M. and Miller, H.L. (eds)] Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.. chapter Regional climate projections. p. 296.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp, doi :10.1017/CBO9781107415324.
- Irwin, A.J., Nelles, A.M., Finkel, Z.V., 2012. Phytoplankton niches estimated from field data. *Limnology and Oceanography* 57(3), 787-797.
- Jassby, A., Platt, T., 1976. Mathematical formulation of relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 21, 540-547.
- Jolly, M., Guyard, P., Ellien, C., Gentil, F., Viard, F., Thiébaud, E., Jollivet, D., 2009. Population genetics and hydrodynamic modelling of larval dispersal dissociate contemporary patterns of connectivity from historical expansion into European shelf seas in the polychaete *Pectinaria koreni*. *Limnology and Oceanography* 54, 2089-2106.
- Jones, G., Srinivasan, M., Alemany, G., 2007. Population connectivity and conservation of marine biodiversity. *Oceanography* 20, 100-111.
- Jónasdóttir, S., Visser, A., Richardson, K., Heath, M., 2015. Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep north atlantic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 12122-12126.
- Karsenti, E., Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., De Vargas, C., Raes, J., Sullivan, M., Arendt, D., Benzoni, F., Claverie, J.M., Follows, M., Gorsky, G., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Kandels-Lewis, S., Krzic, U., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Reynaud, E.G., Sardet, C., Sieracki, M.E., Speich, S., Velayoudon, D., Weissenbach, J., Wincker, P., the Tara Oceans Consortium, 2011. A holistic approach to marine eco-systems biology. *PLOS Biology* 9, 1-5.
- Katija, K., 2012. Biogenic inputs to ocean mixing. *Journal of Experimental Biology* 215, 1040-1049.
- Katija, K., Dabiri, J.O., 2009. A viscosity-enhanced mechanism for biogenic ocean mixing. *Nature* 460, 624-626.
- Keeling, P.J., Burki, F., Wilcox, H.M., Allam, B., Allen, E.E., Amaral-Zettler, L.A., Armbrust, E.V., Archibald, J.M., Bharti, A.K., Bell, C.J., Beszteri, B., Bidle, K.D., Cameron, C.T., Campbell, L., Caron, D.A., Cattolico, R.A., Collier, J.L., Coyne, K., Davy, S.K., Deschamps, P., Dyrman, S.T., Edvardsen, B., Gates, R.D., Gobler, C.J., Greenwood, S.J., Guida, S.M., Jacobi, J.L., Jakobsen, K.S., James, E.R., Jenkins, B., John, U., Johnson, M.D., Juhl, A.R., Kamp, A., Katz, L.A., Kiene, R., Kudryavtsev, A., Leander, B.S., Lin, S., Lovejoy, C., Lynn, D., Marchetti, A., McManus, G., Nedelcu, A.M., Menden-Deuer, S., Miceli, C., Mock, T., Montresor, M., Moran, M.A., Murray, S., Nadathur, G., Nagai, S., Ngam, P.B., Palenik, B., Pawlowski, J., Petroni, G., Piganeau, G., Posewitz, M.C., Rengefors, K., Romano, G., Rumpho, M.E., Rynearson, T., Schilling, K.B., Schroeder, D.C.,

- Simpson, A.G.B., Slamovits, C.H., Smith, D.R., Smith, G.J., Smith, S.R., Sosik, H.M., Stief, P., Theriot, E., Twary, S.N., Umale, P.E., Vault, D., Wawrik, B., Wheeler, G.L., Wilson, W.H., Xu, Y., Zingone, A., Worden, A.Z., 2014. The marine microbial eukaryote transcriptome sequencing project (mmetsp) : Illuminating the functional diversity of eukaryotic life in the oceans through transcriptome sequencing. *PLOS Biology* 12, 1–6.
- Keith, S.A., Herbert, R.J., Norton, P.A., Hawkins, S.J., Newton, A.C., 2011. Individualistic species limitations of climate-induced range expansions generated by meso-scale dispersal barriers. *Diversity and Distributions* 17, 275–286.
- Kendall, M., Poti, M., Wynne, T.T., Kinlan, B.P., Bauer, L.B., 2013. Consequences of the life history traits of pelagic larvae on interisland connectivity during a changing climate. *Mar Ecol Prog Ser* 489, 43–59.
- Kendall, M.S., Poti, M., Karnauskas, K.B., 2016. Climate change and larval transport in the ocean : fractional effects from physical and physiological factors. *Global Change Biology* 22, 1532–1547.
- Kenitz, K.M., Visser, A.W., Mariani, P., Andersen, K.H., 2017. Seasonal succession in zooplankton feeding traits reveals trophic trait coupling. *Limnology and Oceanography*, n/a–n/a.
- Kinlan, B., Gaines, S., 2003. A comparative analysis of dispersal scales in marine and terrestrial systems. *Ecology* 84, 2007–2020.
- Kirby, R., Beaugrand, G., Lindley, J., Richardson, A., Edwards, M., Reid, P., 2007. Climate effects and benthic-pelagic coupling in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 330, 31–38.
- Kishi, M.J., Ichi Ito, S., Megrey, B.A., Rose, K.A., Werner, F.E., 2011. A review of the nemuro and nemuro.fish models and their application to marine ecosystem investigations. *Journal of Oceanography* 67 :3, doi :10.1007/s10872-011-0009-4.
- Kishi, M.J., Kashiwai, M., Ware, D.M., Megrey, B.A., Eslinger, D.L., Werner, F.E., Noguchi-Aita, M., Azumaya, T., Fujii, M., Hashimoto, S., Huang, D., Iizumi, H., Ishida, Y., Kang, S., Kantakov, G.A., cheol Kim, H., Komatsu, K., Navrotsky, V.V., Smith, S.L., Tadokoro, K., Tsuda, A., Yamamura, O., Yamanaka, Y., Yokouchi, K., Yoshie, N., Zhang, J., Zuenko, Y.I., Zvalinsky, V.I., 2007. Nemuro—a lower trophic level model for the north pacific marine ecosystem. *Ecological Modelling* 202, 12 – 25. Special Issue on NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography) and NEMURO.FISH (NEMURO for Including Saury and Herring) Modeling of North Pacific Marine Ecosystems Special Issue on NEMURO and NEMURO.FISH.
- Kjørboe, T., 2011a. How zooplankton feed : mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86, 311–339.
- Kjørboe, T., 2011b. What makes pelagic copepods so successful? *Journal of Plankton Research* 33, 677–685.
- Kjørboe, T., Andersen, A., Langlois, V.J., Jakobsen, H.H., 2010. Unsteady motion : escape jumps in copepods, their kinematics and energetics. *Journal of the Royal Society Interface* 7, 1591–1602.
- Kjørboe, T., Bagøien, E., 2005. Motility patterns and mate encounter rates in planktonic copepods. *Limnology and Oceanography* 50, 1999–2007.
- Kjørboe, T., Ceballos, S., Thygesen, U.H., 2015. Interrelations between senescence, life-history traits, and behavior in planktonic copepods. *Ecology* 96(8), 2225–2235.
- Klausmeier, C., Litchman, E., Levin, S., 2004. Phytoplankton growth and stoichiometry under multiple nutrient limitation. *Limnology and Oceanography* 49, 1463–1470.
- Kobari, T., Steinberg, D.K., Ueda, A., Tsuda, A., Silver, M.W., Kitamura, M., 2008. Impacts of ontogenetically migrating copepods on downward carbon flux in the western subarctic pacific ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55, 1648 – 1660. Understanding the Ocean's Biological Pump : results from VERTIGO.
- Koehl, M.A.R., Hadfield, M.G., 2010. Hydrodynamics of larval settlement from a larva's point of view. *Integrative and Comparative Biology* 50, 539.
- Krebs, C., 1972. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, New York.
- Kritzer, J., Sale, P., 2003. Metapopulation ecology in the sea : from Levin's model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries* 4, 1–10.
- Lacour, T., Larivière, J., Babin, M., 2017. Growth, chl a content, photosynthesis, and elemental composition in polar and temperate microalgae. *Limnology and Oceanography* 62, 43–58.
- Lagadeuc, Y., 1992. Répartition verticale des larves de pectinaria koreni en baie de seine orientale : influence sur le transport et le recrutement. *Oceanologica Acta* 15, 109–118.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Lancelot, C., Hannon, E., Becquevort, S., Veth, C., De Baar, H., 2000. Modeling phytoplankton blooms and carbon export production in the Southern Ocean : dominant controls by light and iron in the Atlantic sector in Austral spring 1992. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 47, 1621–1662.
- Lancelot, C., Spitz, Y., Gypens, N., Ruddick, K., Becquevort, S., Rousseau, V., Lacroix, G., Billen, G., 2005. Modelling diatom and phaeocystis blooms and nutrient cycles in the southern bight of the north sea : the miro model. *Marine Ecology Progress Series* 289, 63–78.
- Lancelot, C., Thieu, V., Polard, A., Garnier, J., Billen, G., Hecq, W., Gypens, N., 2011. Cost assessment and ecological effectiveness of nutrient reduction options for mitigating phaeocystis colony blooms in the southern north sea : An integrated modeling approach. *Science of The Total Environment* 409, 2179 – 2191.
- Largier, J., 2003. Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications* 13, 71–89.
- Lawrence, A., Soame, J., 2004. The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates. *Ibis* 146, 29–39.
- Le Noac'h, P., 2016. Modélisation de la croissance de microalgues vertes dans des bassins de culture à haut rendement : impact de la quantité et de la qualité de la lumière. Ph.D. thesis. Université de Rennes 1. Rapport de première année de Master MODE.
- Le Quéré, C., Buitenhuis, E.T., Moriarty, R., Alvain, S., Aumont, O., Bopp, L., Chollet, S., Enright, C., Franklin, D.J., Geider, R.J., Harrison, S.P., Hirst, A.G., Larsen, S., Legendre, L., Platt, T., Prentice, I.C., Rivkin, R.B., Sallay, S., Sathyendranath, S., Stephens, N., Vogt, M., Vallina, S.M., 2016. Role of zooplankton dynamics for southern ocean phytoplankton biomass and global biogeochemical cycles. *Biogeosciences* 13, 4111–4133.
- Le Quéré, C., Harrison, S., Prentice, I., Buitenhuis, E., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A., Wolf-Gladrow, D., 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology* 11, 2016–2040.
- Lefèvre, N., Taylor, A., Gilbert, F., Geider, R., 2003. Modeling carbon to nitrogen and carbon to chlorophyll *a* ratios in the ocean at low latitudes : Evaluation of the role of physiological plasticity. *Limnology and Oceanography* 48, 1796–1807.

- Lefort, S., Aumont, O., Bopp, L., Arsouze, T., Gehlen, M., Maury, O., 2015. Spatial and body-size dependent response of marine pelagic communities to projected global climate change. *Global Change Biology* 21, 154–164.
- Legendre, L., Le Fèvre, J., 1995. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic Microbial Ecology* 09, 69–77.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology. 3rd English edn. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Leis, J., 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae : behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Marine Ecology Progress Series* 347, 185–193.
- Lennert-Cody, C.E., Franks, P.J.S., 1999. Plankton patchiness in high-frequency internal waves. *Marine Ecology Progress Series* 186, 59–66.
- Lenz, P., 2012. The biogeography and ecology of myelin in marine copepods. *Journal of Plankton* 34, 575–589.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P., Bellwood, D., Mouillot, D., 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity : distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE* 7, e42760.
- Letts, C., Ayata, S.D., Huret, M., Irissou, J.O., 2010. Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine population dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography* 87, 106–113.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237–240.
- Lévy, M., Iovino, D., Resplandy, L., Klein, P., Madec, G., Treguier, A.M., Masson, S., Takahashi, K., 2012. Large-scale impacts of submesoscale dynamics on phytoplankton : local and remote effects. *Ocean Modelling* 43-44, 77–93. doi :10.1016/j.ocemod.2011.12.003.
- Lévy, M., Memery, L., Madec, G., 1998. The onset of a bloom after deep winter convection in the northwestern Mediterranean sea : mesoscale process study with a primitive equation models. *Journal of Marine Systems* 16, 7–21. 28th International Liege Colloquium on Ocean Hydrodynamics, Liège, Belgium, May 06-10, 1996.
- Lewin, R., 1986. Supply-side ecology. *Science* 234, 25–27.
- Lima-Mendez, G., Faust, K., Henry, N., Decelle, J., Colin, S., Carcillo, F., Chaffron, S., Ignacio-Espinosa, J.C., Roux, S., Vincent, F., Bittner, L., Darzi, Y., Wang, J., Audic, S., Berline, L., Bontempi, G., Cabello, A.M., Coppola, L., Cornejo-Castillo, F.M., d’Ovidio, F., De Meester, L., Ferrera, I., Garet-Delmas, M.J., Guidi, L., Lara, E., Pesant, S., Royo-Llonch, M., Salazar, G., Sánchez, P., Sebastian, M., Souffreau, C., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandels-Lewis, S., coordinators, T.O., Gorsky, G., Not, F., Ogata, H., Speich, S., Stemmann, L., Weissenbach, J., Wincker, P., Acinas, S.G., Sunagawa, S., Bork, P., Sullivan, M.B., Karsenti, E., Bowler, C., de Vargas, C., Raes, J., 2015. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* 348, Issue 6237, 1262073.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 615–639.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities : scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology Letters* 10, 1170–1181.
- Litchman, E., Ohman, M.D., Kjørboe, T., 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research* 35, 473–484.
- Llopiz, J.K., Cowen, R.K., Hauff, M.J., Ji, R., Munday, P.L., Muhling, B.A., Peck, M.A., Richardson, D.E., Sogard, S., Sponaugle, S., 2014. Early life history and fisheries oceanography : new questions in a changing world. *Oceanography* 27(4), 26–41.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J., Brown, J.H., 2010. Biogeography. Fourth edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Longhurst, A., 1998. Ecological geography of the sea. San Diego : Academic Press.
- Longhurst, A.R., 1985. The structure and evolution of plankton communities. *Progress in Oceanography* 15, 1–35.
- Lovejoy, C., 2014. Changing views of arctic protists (marine microbial eukaryotes) in a changing arctic. *Acta Protozoologica* 53, 91–100.
- Lovejoy, C., Massana, R., C, P.A., 2006. Diversity and distribution of marine microbial eukaryotes in the arctic ocean and adjacent seas. *Applied Environmental Microbiology* 72, 3085–3095.
- Lovejoy, C., Potvin, M., 2011. Microbial eukaryotic distribution in a dynamic beaufort sea and the arctic ocean. *Journal of Plankton Research* 33, 431–444.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., 2014. Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence. *Limnology and Oceanography : Fluids and Environments* 4, 67–84.
- Mace, G.M., Gittleman, J.L., Purvis, A., 2003. Preserving the tree of life. *Science* 300, 1707–1709.
- Madoui, M.A., Poulain, J., Sugier, K., Wessner, M., Noel, B., Berline, L., Labadie, K., Cornils, A., Blanco-Bercial, L., Gasparini, S., Stemmann, L., Jamet, J.L., Wincker, P., soumis en janvier 2017. Comparative and population genomics of the epipelagic copepod *Oithona nana* (crustacea, copepoda). *Molecular Ecology Resources* .
- Magris, R.A., Pressey, R.L., Weeks, R., Ban, N.C., 2014. Integrating connectivity and climate change into marine conservation planning. *Biological Conservation* 170, 207 – 221.
- Mahadevan, A., 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annual Review of Marine Science* 8, 17.1–17.24.
- Maier-Reimer, E., 1993. Geochemical cycles in an ocean general circulation model. preindustrial tracer distributions. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 645–677.
- Maier-Reimer, E., Kriest, I., Segsneider, J., Wetzol, P., 2005. The Hamburg Ocean Carbon Cycle Model HAMOCC5.1 – Technical Description Release 1.1 – Berichte zur Erdsystemforschung 14/2005. Technical Report. Max-Planck-Institut für Meteorologie, Hamburg, Germany.
- Mairet, F., Bernard, O., Masci, P., Lacour, T., Sciandra, A., 2011. Modelling neutral lipid production by the microalga *Isochrysis aff. galbana* under nitrogen limitation. *Bioresource Technol.* 102, 142–149.
- Maps, F., Record, N.R., Pershing, A.J., 2014. A metabolic approach to dormancy in pelagic copepods helps explaining inter- and intra-specific variability in life-history strategies. *Journal of Plankton Research* 36, 18.
- Marinone, S., Ulloa, M., Parés-Sierra, A., Lavín, M., Cudney-Bueno, R., 2008. Connectivity in the northern gulf of California from particle tracking in a three-dimensional numerical model. *Journal of Marine Systems* 71, 149–158.
- Martin, J., Dumont, D., Tremblay, J.E., 2013. Contribution of subsurface chlorophyll maxima to primary production in the coastal beaufort sea (canadian arctic) : A model assessment. *Journal of Geophysical Research : Oceans* 118, 5873–5886.
- Martiny, A.C., Pham, C.T.A., Primeau, F.W., Vrugt, J.A., Moore, J.K., Levin, S.A., Lomas, M.W., 2013a. Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter. *Nature Geoscience* 6, 279–283.

- Martiny, A.C., Vrugt, J.A., Primeau, F.W., Lomas, M.W., 2013b. Regional variation in the particulate organic carbon to nitrogen ratio in the surface ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, <http://dx.doi.org/10.1002/gbc.20061>.
- Mauchline, J., 1998. *The biology of Calanoid Copepods*. Academic Press. 710 pp.
- Mazzocchi, M., Siokou, I., Tirelli, V., Bandelj, V., de Puelles, M.F., Örek, Y.A., de Olazabal, A., Gubanova, A., Kress, N., Protopapa, M., Solidoro, C., Taghialatela, S., Kurt, T.T., 2014. Regional and seasonal characteristics of epipelagic mesozooplankton in the mediterranean sea based on an artificial neural network analysis. *Journal of Marine Systems* 135, 64 – 80. Assessing and modelling ecosystem changes in the Mediterranean and the Black Sea pelagic ecosystem - {SESAME}.
- McGillicuddy, D., Lavelle, J., Thurnherr, A., Kosnyrev, V., Mullineaux, L., 2010. Larval dispersion along an axially symmetric mid-ocean ridge. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 880–892.
- McGillicuddy, D.J., Robinson, A.R., Siegel, D.A., Jannasch, H.W., Johnson, R., Dickey, T.D., McNeil, J., Michaels, A.F., Knap, A.H., 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the sargasso sea. *Nature* 394, 263–266.
- McManus, M.A., Woodson, C.B., 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology* 215, 1008–1016.
- Meerhoff, E., Tapia, F.J., Castro, L.R., 2014. Spatial structure of the meroplankton community along a patagonian fjord – the role of changing freshwater inputs. *Progress in Oceanography* 129, Part A, 125 – 135. *Oceanographic Processes in Chilean Patagonian Fjords*.
- Metaxas, A., 2001. Behaviour in flow : perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 86–98.
- Metaxas, A., Saunders, M., 2009. Quantifying the “bio-” components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates : Advances and pitfalls. *The Biological Bulletin* 216, 257–272.
- Miller, T., 2007. Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology Progress Series* 347, 127–138.
- Mitarai, S., Siegel, D., Winters, K., 2008. A numerical study of stochastic larval settlement in the California current system. *Journal of Marine Systems* 69, 295–309.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Burkholder, J.M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J.A., Granéli, E., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Stoecker, D.K., Thingstad, F., Tillmann, U., Våge, S., Wilken, S., Zubkov, M.V., 2014. The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences* 11, 995–1005.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Fasham, M.J.R., 2007. Accounting for grazing dynamics in nitrogen-phytoplankton-zooplankton models. *Limnology and Oceanography* 52, 649–661.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Tillmann, U., Raven, J.A., Caron, D., Stoecker, D.K., Not, F., Hansen, P.J., Hallegraeff, G., Sanders, R., Wilken, S., McManus, G., Johnson, M., Pitta, P., Våge, S., Berge, T., Calbet, A., Thingstad, F., Jeong, H.J., Burkholder, J., Glibert, P.M., Granéli, E., Lundgren, V., 2016. Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition : Incorporation of diverse mixotrophic strategies. *Protist* 167, 106 – 120.
- Mock, T., Daines, S.J., Geider, R., Collins, S., Metodiev, M., Millar, A.J., Moulton, V., Lenton, T.M., 2016. Bridging the gap between omics and earth system science to better understand how environmental change impacts marine microbes. *Global Change Biology* 22, 61–75.
- Mongin, M., Nelson, D., Pondaven, P., Brzezinski, M., Treguer, P., 2003. Simulation of upper-ocean biogeochemistry with a flexible-composition phytoplankton model : C, N and Si cycling in the western Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 50, 1445–1480.
- Monier, A., Comte, J., Babin, M., Forest, A., Matsuoka, A., Lovejoy, C., 2015. Oceanographic structure drives the assembly processes of microbial eukaryotic communities. *ISME J* 9, 990–1002.
- Monod, J., 1949. The growth of bacterial cultures. *Annu. Rev. Microbiol.* 3, 371–394.
- Monod, J., 1950. La technique de culture continue théorie et applications. *Ann. I. Pasteur Paris* 79, 390–410.
- Morel, A., 1978. Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep Sea Research* 25, 673–688.
- Morel, A., 1988. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content. *Journal of Geophysical Research* 93, 709–722.
- Morel, A., Maritorena, S., 2001. Bio-optical properties of oceanic waters : a reappraisal. *Journal of Geophysical Research - Oceans* 106, 7163–7180.
- Morote, E., Olivar, M., Bozzano, A., Villate, F., Uriarte, I., 2011. Feeding selectivity in larvae of the european hake (*Merluccius merluccius*) in relation to ontogeny and visual capabilities. *Marine Biology* 158, 1349–1361.
- Mouillot, D., Albouy, C., Guilhaumon, F., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Devictor, V., Meynard, C., Pauly, D., Tomasini, J., Troussellier, M., Velez, L., Watson, R., Douzery, E., Mouquet, N., 2011. Protected and threatened components of fish biodiversity in the mediterranean sea. *Current Biology* 21, 1044–1050.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167–177.
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., Jabot, F., Jarne, P., Joly, D., Julliard, R., Kéfi, S., Kergoat, G.J., Lavorel, S., Le Gall, L., Meslin, L., Morand, S., Morin, X., Morlon, H., Pinay, G., Pradel, R., Schurr, F.M., Thuiller, W., Loreau, M., 2015. Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology* 52, 1293–1310.
- Mouw, C.B., Hardman-Mountford, N.J., Alvain, S., Bracher, A., Brevin, R.J.W., Bricaud, A., Ciotti, A.M., Devred, E., Fujiwara, A., Hirata, T., Hirawake, T., Kostadinov, T.S., Roy, S., Uitz, J., 2017. A consumer's guide to satellite remote sensing of multiple phytoplankton groups in the global ocean. *Frontiers in Marine Science* 4, 41.
- Munday, P., Leis, J., Lough, J., Paris, C., Kingsford, M., Berumen, M., Lambrechts, J., 2009. Climate change and coral reef connectivity. *Coral Reefs* 28, 379–395.
- Murphy, E., Cavanagh, R., Hofmann, E., Hill, S., Constable, A., Costa, D., Pinkerton, M., Johnston, N., Trathan, P., Klinck, J., Wolf-Gladrow, D., Daly, K., Maury, O., Doney, S., 2012. Developing integrated models of southern ocean food webs : Including ecological complexity, accounting for uncertainty and the importance of scale. *Progress in Oceanography* 102, 74 – 92. *End-to-End Modeling : Toward Comparative Analysis of Marine Ecosystem Organization*.
- Møller, E., 2005. Sloppy feeding in marine copepods : prey-size-dependent production of dissolved organic carbon. *Journal of Plankton Research* 27, 27–35.
- Møller, E., Thor, P., Nielson, T., 2003. Production of doc by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* through sloppy feeding and leakage from fecal pellets. *Marine Ecology Progress Series* 262, 185–191.
- Naeem, S., Duffy, J.E., Zavaleta, E., 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336, 1401–1406.
- Najjar, R.G., Sarmiento, J., Toggweiler, J., 1992. Downward transport and fate of organic matter in the ocean : Simulations with a general circulation model. *Global Biogeochemical Cycles* 6, 45–76.

- Neuheimer, A., Hartvig, M., Heuschele, J., Hylander, S., Kiørboe, T., Olsson, K., Sainmont, J., Andersen, K., 2015. Adult and offspring size in the ocean over 17 orders of magnitude follows two life history strategies. *Ecology* 96, 3303–3311.
- Nicolle, A., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., Thiébaud, E., 2013. Modelling larval dispersal of the king scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel: examples from the Bay of Saint-Brieuc and the Bay of Seine. *Ocean Dynamics* 63 :661, doi :10.1007/s10236-013-0617-1.
- North, E.W., Schlag, Z., Hood, R.R., Li, M., Zhong, L., Gross, T., Kennedy, V.S., 2008. Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 359, 99–115.
- O'Connor, M., Bruno, J., Gaines, S., Halpern, B., Lester, S., Kinlan, B., Weiss, J., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104, 1266–1271.
- Odum, H., 1983. *Systems Ecology: An Introduction*. John Wiley & Sons, New York, 662 pp.
- Oliver, M.J., Irwin, A.J., 2008. Objective global ocean biogeographic provinces. *Geophysical Research Letters* 35.
- Omta, A.W., Kooijman, S.A.L.M., Dijkstra, H.A., 2008. Critical turbulence revisited: The impact of submesoscale vertical mixing on plankton patchiness. *Journal of Marine Research* 66, 61–85.
- Onda, D., Medrinal, E., Comeau, A., Thaler, M., Babin, M., Lovejoy, C., 2017. Seasonal and interannual changes in ciliate and dinoflagellate species assemblages in the Arctic Ocean (Amundsen Gulf, Beaufort Sea, Canada). *Frontiers in Marine Science* 1 :16, doi : 10.3389/fmars.2017.00016.
- Pahlow, M., Oschlies, A., 2009. Chain model of phytoplankton p, n and light colimitation. *Marine Ecology Progress Series* 376, 69–83.
- Palumbi, S., 2004. Marine reserves and ocean neighborhoods: The spatial scale of marine populations and their management. *Annual Review of Environmental Resources* 29, 31–68.
- Palumbi, S., Gaines, S., Leslie, H., Warner, R., 2003. New wave: high-tech tools to help marine reserve research. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 73–79.
- Paris, C., Chérubin, L., Cowen, R., 2007. Surfing, spinning, or diving from reef to reef: effects on population connectivity. *Marine Ecology Progress Series* 347, 285–300.
- Paris, C., Cowen, R., 2004. Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae. *Limnology and Oceanography* 49, 1964–1979.
- Parker, G.H., 1902. The reactions of copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migrations. *Bulletin of the United States Fish Commission* 21, 103–123.
- Pearson, R., Dawson, T., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361–371.
- Peck, M.A., Hufnagl, M., 2012. Can IBMs tell us why most larvae die in the sea? model sensitivities and scenarios reveal research needs. *Journal of Marine Systems* 93, 77–93. Understanding and Quantifying Mortality in Pelagic, Early Life Stages of Marine Organisms: Experiments, Observations and Models (WKMOR) special issue.
- Pedros-Alíó, C., Potvin, M., Lovejoy, C., 2015. Diversity of planktonic microorganisms in the Arctic Ocean. *Progress in Oceanography* 139, 233–243. Overarching perspectives of contemporary and future ecosystems in the Arctic Ocean.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501.
- Pesant, S., Not, F., Picheral, M., Kandels-Lewis, S., Le Bescot, N., Gorsky, G., Iudicone, D., Karsenti, E., Speich, S., Troublé, R., Dimier, C., Searson, S., 2015. Open science resources for the discovery and analysis of Tara Oceans data. *Scientific Data* 2, 150023.
- Petchey, O., Gaston, K., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741–758.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (fd), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402–411.
- Picheral, M., Guidi, L., Stemann, L., Karl, D.M., Iddaoud, G., Gorsky, G., 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.
- Pineda, J., Hare, J., Sponaugle, S., 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20, 22–39.
- Pinkernell, S., Beszteri, B., 2014. Potential effects of climate change on the distribution range of the main silicate sinker of the southern ocean. *Ecology and Evolution* 4, 3147–3161.
- Platt, T., Gallegos, L., Harrison, W., 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research* 38, 687–701.
- Podani, J., 1999. Extending gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon* 48, 331–340.
- Podani, J., Schmera, D., 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115, 179–185.
- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J., Brander, K., Bruno, J.F., Buckley, L.B., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Holding, J., Kappel, C.V., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S.A., Richardson, A.J., 2013. Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change* 3, 919–925.
- Pomeroy, C., Sastri, A.R., Beisner, B.E., 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research* 37(4), 712–726.
- Pomeroy, L.R., Williams, P.J.I., Azam, F., E, H.J., 2007. The microbial loop. *Oceanography* 20, 28–33.
- Pommier, T., Canback, B., Riemann, L., Bostrom, K., Simu, K., Lundberg, P., Tunlid, A., Hagstrom, A., 2007. Global patterns of diversity and community structure in marine bacterio-plankton. *Molecular Ecology* 16, 867–880.
- Pompanon, F., Samadi, S., 2015. Next generation sequencing for characterizing biodiversity: promises and challenges. *Genetica* 143, 133–138.
- Prairie, J.C., Sutherland, K.R., Nickols, K.J., Kaltenberg, A.M., 2012. Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments* 2, 121–145.
- Pujolar, J.M., Schiavina, M., Di Franco, A., Melià, P., Guidetti, P., Gatto, M., De Leo, G.A., Zane, L., 2013. Understanding the effectiveness of marine protected areas using genetic connectivity patterns and Lagrangian simulations. *Diversity and Distributions* 19, 1531–1542.
- Pulliam, H., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3, 349–361.
- Purvis, A., Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212–219.

- Queiroga, H., Cruz, T., dos Santos, A., Dubert, J., González-Gordillo, J., Paula, J., Peliz, A., Santos, A., 2007. Oceanographic and behavioural processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Iberia upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography* 74, 174–191.
- Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J., Desreumaux, N., 2005-2017. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea water, in : Hill, M.N. (Ed.), *The sea*. Wiley, New York, pp. 26–77.
- Reed, D.C., Algar, C.K., Huber, J.A., Dick, G.J., 2014. Gene-centric approach to integrating environmental genomics and biogeochemical models. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 1879–1884.
- Richardson, A., 2008. In hot water : zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science* 65, 279–295.
- Riesenfeld, C., Schloss, P., Handelsman, J., 2004. Metagenomics : genomic analysis of microbial communities. *Annual Review of Genetics* 38, 525–552.
- Rigal, F., Viard, F., Ayata, S.D., Comtet, T., 2010. Does larval supply explain the low proliferation of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* in a tidal estuary? *Biological Invasions* 12, 3171–3186.
- Rinke, C., Schwientek, P., Sczyrba, A., Ivanova, N.N., Anderson, I.J., Cheng, J.F., Darling, A., Malfatti, S., Swan, B.K., Gies, E.A., Dodsworth, J.A., Hedlund, B.P., Tsiamis, G., Sievert, S.M., Liu, W.T., Eisen, J.A., Hallam, S.J., Kyrpides, N.C., Stepanauskas, R., Rubin, E.M., Hugenholtz, P., Woyke, T., 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. *Nature* 499, 431–437.
- Rivero-Calle, S., Gnanadesikan, A., Del Castillo, C., Balch, W., Guikema, S., 2015. Multidecadal increase in north atlantic coccolithophores and the potential role of rising. *Science* 350, 1533–1537.
- Roberts, C., 1997. Connectivity and management of caribbean coral reefs. *Science* 278, 1454–7.
- Robins, P.E., Neill, S.P., Giménez, L., Jenkins, S.R., Malham, S.K., 2013. Physical and biological controls on larval dispersal and connectivity in a highly energetic shelf sea. *Limnology and Oceanography* 58(2), 505–524.
- Robinson, L.M., Elith, J., Hobday, A.J., Pearson, R.G., Kendall, B.E., Possingham, H.P., Richardson, A.J., 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling : lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography* 20, 789–802.
- Rocchini, D., Hortal, J., Lengyel, S., Lobo, J., Jimenez-Valverde, A., Ricotta, C., Bacaro, G., Chiarucci, A., 2011. Accounting for uncertainty when mapping species distributions : the need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography* 35, 211–226.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibañez, F., Gasparini, S., Chiba, S., Legendre, L., 2010. A multivariate approach to large-scale variation in marine planktonic copepod diversity and its environmental correlates. *Limnology and Oceanography* 55, 2219–2229.
- Ross, O.N., Geider, R.J., 2009. New cell-based model of photosynthesis and photo-acclimation : accumulation and mobilisation of energy reserves in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 383, 53–71.
- Rossi, V., Ser-Giacomi, E., López, C., Hernández-García, E., 2014. Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. *Geophysical Research Letters* 41 (8), 2883–2891.
- Roughgarden, J., Gaines, S., Possingham, H., 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241, 1460–6.
- Roux, S., Brum, J.R., Dutilh, B.E., Sunagawa, S., Duhaime, M.B., Loy, A., Poulos, B.T., Solonenko, N., Lara, E., Poulain, J., Pesant, S., Kandels-Lewis, S., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Cruaud, C., Alberti, A., Duarte, C.M., Gasol, J.M., Vaqué, D., Coordinators, T.O., Bork, P., Acinas, S.G., Wincker, P., Sullivan, M.B., 2016. Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. *Nature* 537, 689–693.
- Rusch, D.B., Halpern, A.L., Sutton, G., Heidelberg, K.B., Williamson, S., Yooseph, S., Wu, D., Eisen, J.A., Hoffman, J.M., Remington, K., Beeson, K., Tran, B., Smith, H., Baden-Tillson, H., Stewart, C., Thorpe, J., Freeman, J., Andrews-Pfannkoch, C., Venter, J.E., Li, K., Kravitz, S., Heidelberg, J.F., Utterback, T., Rogers, Y.H., Falcón, L.I., Souza, V., Bonilla-Rosso, G., Eguarte, L.E., Karl, D.M., Sathyendranath, S., Platt, T., Birmingham, E., Gallardo, V., Tamayo-Castillo, G., Ferrari, M.R., Strausberg, R.L., Nealon, K., Friedman, R., Frazier, M., Venter, J.C., 2007. The sorcerer ii global ocean sampling expedition : Northwest atlantic through eastern tropical pacific. *PLoS Biology* 5, 1–34.
- Russo, E., Franke, K., Hager, H., Espinasse, B., Stibor, H., Schultes, S., 2016. Modifying the functional diversity in the zooplankton assemblage of an oligotrophic lake differentially affects pelagic community structure and biomass. *Food Webs* 8, 23–31.
- Ruzicka, J.J., Brodeur, R.D., Emmett, R.L., Steele, J.H., Zamon, J.E., Morgan, C.A., Thomas, A.C., Wainwright, T.C., 2012. Interannual variability in the northern california current food web structure : Changes in energy flow pathways and the role of forage fish, euphausiids, and jellyfish. *Progress in Oceanography* 102, 19 – 41. End-to-End Modeling : Toward Comparative Analysis of Marine Ecosystem Organization.
- Saba, G., Steinberg, D., Bronk, D., 2009. Effects of diet on release of dissolved organic and inorganic nutrients by the copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series* 386, 147–161.
- Saba, G., Steinberg, D., Bronk, D., 2011. The relative importance of sloppy feeding, excretion, and fecal pellet leaching in the release of dissolved carbon and nitrogen by *Acartia tonsa* copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 404, 47–56.
- Saiz, E., Calbet, A., 2007. Scaling of feeding in marine calanoid copepods. *Limnology and Oceanography* 52, 668–675.
- Salihoglu, B., Garçon, V., Oschlies, A., Lomas, M.W., 2008. Influence of nutrient utilization and remineralization stoichiometry on phytoplankton species and carbon export : A modeling study at BATS. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 55, 73–107.
- Samanta, B., Bhadury, P., 2016. A comprehensive framework for functional diversity patterns of marine chromophytic phytoplankton using rbcL phylogeny. *Scientific Reports* 6, 20783. DOI :10.1038/srep20783.
- Sathyendranath, S., Longhurst, A., Caverhill, C.M., Platt, T., 1995. Regionally and seasonally differentiated primary production in the north atlantic. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 42, 1773–1802.
- Sciandra, A., 1991. Coupling and uncoupling between nitrate uptake and growth rate in *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) under different frequencies of pulsed nitrate supply. *Marine Ecology Progress Series* 72, 261–269.
- Selig, E.R., Turner, W.R., Troëng, S., Wallace, B.P., Halpern, B.S., Kaschner, K., Lascelles, B.G., Carpenter, K.E., Mittermeier, R.A., 2014. Global priorities for marine biodiversity conservation. *Plos One* 9, 1–11.
- Seuront, L., Leterme, S.C., Seymour, J.R., Mitchell, J.G., Ashcroft, D., Noble, W., Thomson, P.G., Davidson, A.T., van den Enden, R., Scott, F.J., Wright, S.W., Schapira, M., Chaperon, C., Cribb, N., 2010. Role of microbial and phytoplanktonic communities in the control of seawater viscosity off east antarctica (30–80° e). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 57, 877 – 886. A Biological/Oceanographic Survey Off the Coast of East Antarctica (30–80°E) Carried Out in January–March 2006.

- Shanks, A., Largier, J., Brink, L., Brubaker, J., Hooff, R., 2002. Observations on the distribution of meroplankton during a downwelling event and associated intrusion of the Chesapeake Bay estuarine plume. *Journal of Plankton Research* 24, 391–416.
- Shanks, A., Largier, J., Brubaker, J., 2003a. Observations on the distribution of meroplankton during an upwelling event. *Journal of Plankton Research* 25, 645–667.
- Shanks, A., McCulloch, A., Miller, J., 2003b. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution of larval invertebrates and holoplankton. *Journal of Plankton Research* 25, 1251–1277.
- Shanks, A.L., 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13, 311–315.
- Shastri, A.A., Morgan, J.A., 2005. Flux balance analysis of photoautotrophic metabolism. *Biotechnology Progress* 21, 1617–1626.
- Sherr, E., Sherr, B., Paffenhöfer, G., 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans : a ‘missing’ trophic link in marine pelagic food webs? *Marine Microbial Food Webs* 1, 61–80.
- Shin, Y.J., Travers, M., Maury, O., 2010. Coupling low and high trophic levels models : Towards a pathways-orientated approach for end-to-end models. *Progress in Oceanography* 54, 105–112.
- Sieburth, J., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23, 1256–1263.
- Siegel, D., Kinlan, P., Gaylord, B., Gaines, S., 2003. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series* 260, 83–96.
- Sieracki, C.K., Sieracki, M.E., Yentsch, C.S., 1998. An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Marine Ecology Progress Series* 168, 285–296.
- Silberberger, M.J., Renaud, P.E., Espinasse, B., Reiss, H., 2016. Spatial and temporal structure of the meroplankton community in a sub-arctic shelf system. *Marine Ecology Progress Series* 555, 79–93.
- Sinha, B., Buitenhuis, E.T., Le Quéré, C., Anderson, T.R., 2010. Comparison of the emergent behavior of a complex ecosystem model in two ocean general circulation models. *Progress in Oceanography* 54, 204–224.
- Six, K., Maier-Reimer, E., 1996. Effects of plankton dynamics on seasonal carbon fluxes in an ocean general circulation model. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 559–583.
- Sorochan, K.A., Quijón, P.A., 2014. Horizontal distributions of dungeness crab (cancer magister) and red rock crab (cancer productus) larvae in the strait of georgia, british columbia. *ICES Journal of Marine Science* 71, 2564–2577.
- Spalding, M., Fox, H., Allen, G., Davidson, N., Ferdana, Z., Finlayson, M., Halpern, B., Jorge, M., Lombana, A., Lourie, S., Martin, K., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C., Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world : a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57(7), 573–582.
- Spalding, M.D., Agostini, V.N., Rice, J., Grant, S.M., 2012. Pelagic provinces of the world : A biogeographic classification of the world’s surface pelagic waters. *Ocean & Coastal Management* 60, 19 – 30.
- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A.M., Marushia, R.G., Mirotchnick, N., 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* 15, 637–648.
- Stec, K.F., Caputi, L., Buttigieg, P.L., D’Alelio, D., Ibarbalz, F.M., Sullivan, M.B., Chaffron, S., Bowler, C., d’Alcalá, M.R., Iudicone, D., 2017. Modelling plankton ecosystems in the meta-omics era. are we ready? *Marine Genomics*, –.
- Steele, J., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography* 7, 137–150.
- Steele, J.H., Henderson, E.W., 1998. Vertical migration of copepods. *Journal of Plankton Research* 20, 787–799.
- Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual Review of Marine Science* 9, DOI : 10.1146/annurev-marine-010814-015924.
- Stickney, H., Hood, R., Stoecker, D., 2000. The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems. *Ecological Modelling* 125, 203 – 230.
- Stoecker, D., Capuzzo, J., 1990. Predation on protozoa : its importance to zooplankton. *Journal of Plankton Research* 12, 891–908.
- Stoecker, D.K., Hansen, P.J., Caron, D.A., Mitra, A., 2017. Mixotrophy in the marine plankton. *Annual Review of Marine Science* 9, DOI : 10.1146/annurev-marine-010816-060617.
- Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B., Paukert, C.P., 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications* 21, 3002–3013.
- Suchanek, T.H., Geller, J.B., Kreiser, B.R., Mitton, J.B., 1997. Zoogeographic distributions of the sibling species *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* (Bivalvia : Mytilidae) and their hybrids in the North Pacific. *Biological Bulletin* 193, 187–194.
- Sunagawa, S., Coelho, L.P., Chaffron, S., Kultima, J.R., Labadie, K., Salazar, G., Djahanschiri, B., Zeller, G., Mende, D.R., Alberti, A., Cornejo-Castillo, F.M., Costea, P.I., Cruaud, C., d’Ovidio, F., Engelen, S., Ferrera, L., Gasol, J.M., Guidi, L., Hildebrand, F., Kokoszka, F., Lepoivre, C., Lima-Mendez, G., Poulain, J., Poulos, B.T., Royo-Llonch, M., Sarmiento, H., Vieira-Silva, S., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandels-Lewis, S., coordinators, T.O., Bowler, C., de Vargas, C., Gorsky, G., Grimsley, N., Hingamp, P., Iudicone, D., Jaillon, O., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Speich, S., Stemann, L., Sullivan, M.B., Weissenbach, J., Wincker, P., Karsenti, E., Raes, J., Acinas, S.G., Bork, P., 2015. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* 348, Issue 6237, 1261359.
- Suttle, C.A., 2007. Marine viruses : major players in the global ecosystems. *Nature Reviews Microbiology* 5, 801–812.
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using dna metabarcoding. *Molecular Ecology* 21, 2045–2050.
- Tagliabue, A., Arrigo, K., 2005. Iron in the Ross Sea : 1. Impact on CO₂ fluxes via variation in phytoplankton functional group and non-Redfield stoichiometry. *Journal of Geophysical Research - Oceans* 110, doi :10.1029/2004JC002531.
- Tang, K., Hutalle, K., Grossart, H., 2006. Microbial abundance, composition and enzymatic activity during decomposition of copepod carcasses. *Aquatic Microbial Ecology* 45, 219–27.
- Tay, Y.C., Todd, P.A., Rosshaug, P.S., Chou, L.M., 2012. Simulating the transport of broadcast coral larvae among the southern islands of singapore. *Aquatic Biology* 15, 283–297.
- Tedetti, M., Sempéré, R., 2006. Penetration of ultraviolet radiation in the marine environment. a review. *Photochemistry and Photobiology* 82, 389–397.
- Thaler, M., Lovejoy, C., 2015. Biogeography of heterotrophic flagellate populations indicates the presence of generalist and specialist taxa in the arctic ocean. *Applied Environmental Microbiology* 81, 2137–2148.
- Thingstad, T.F., Strand, E., Larsen, A., 2010. Stepwise building of plankton functional type (PFT) models : A feasible route to complex models? *Progress in Oceanography* 54, 6–15.

- Thiébaud, E., Dauvin, J.C., Lagadeuc, Y., 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida : Polychaeta) in the Bay of Seine. I. vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migrations. *Marine Ecology Progress Series* 80, 29–39.
- Thiébaud, E., Dauvin, J.C., Wang, Z., 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (annelida : Polychaeta) in the bay of seine (eastern english channel). *Marine Ecology Progress Series* 183, 63–70.
- Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. C.A. Reitzels Forlag, Copenhagen, Denmark.
- Thorson, G., 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* 25, 1–45.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B., Araujo, M.B., 2011. Consequences of climate change on the tree of life in europe. *Nature* 470, 531–534.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M.T., Araújo, M.B., 2006. Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in europe. *Diversity and Distributions* 12, 49–60.
- Thuiller, W., Pironon, S., Psomas, A., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Lavergne, S., Pearman, P.B., Renaud, J., Zupan, L., Zimmermann, N.E., 2014. The european functional tree of bird life in the face of global change. *Nature Communications* 5, 3118. DOI :10.1038/ncomms4118.
- Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., Villéger, S., 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports* 6, 22125. DOI :10.1038/srep22125.
- Travers, M., Shin, Y., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography* 75, 751–770.
- Tremblay, J.E., Robert, D., Varela, D.E., Lovejoy, C., Darnis, G., Nelson, R.J., Sastri, A.R., 2012. Current state and trends in canadian arctic marine ecosystems : I. primary production. *Climatic Change* 115, 161–178.
- Treml, E.A., Halpin, P.N., 2012. Marine population connectivity identifies ecological neighbors for conservation planning in the coral triangle. *Conservation Letters* 5, 441–449.
- Treml, E.A., Halpin, P.N., Urban, D.L., Pratson, L.F., 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* 23, 19–36.
- Treml, E.A., Roberts, J.J., Chao, Y., Halpin, P.N., Possingham, H.P., Riginos, C., 2012. Reproductive output and duration of the pelagic larval stage determine seascape-wide connectivity of marine populations. *Integrative and Comparative Biology* 52, 525.
- Turner, J., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39, 395–403.
- Turner, J., 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies* 43, 255–266.
- Turner, J., 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pumps. *Progress in Oceanography* 130, 205–248.
- de Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahé, F., Logares, R., Lara, E., Berney, C., Le Bescot, N., Probert, I., Carmichael, M., Poulain, J., Romac, S., Colin, S., Aury, J.M., Bittner, L., Chaffron, S., Dunthorn, M., Engelen, S., Flegontova, O., Guidi, L., Horák, A., Jaillon, O., Lima-Mendez, G., Lukeš, J., Malviya, S., Morard, R., Mullet, M., Scalco, E., Siano, R., Vincent, F., Zingone, A., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandels-Lewis, S., Coordinators, T.O., Acinas, S.G., Bork, P., Bowler, C., Gorsky, G., Grimsley, N., Hingamp, P., Iudicone, D., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Raes, J., Sieracki, M.E., Speich, S., Stemmann, L., Sunagawa, S., Weissenbach, J., Wincker, P., Karsenti, E., 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* 348, Issue 6237, 1261605.
- Vaulot, D., Eikrem, W., Viprey, M., Moreau, H., 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leq 3 \mu\text{m}$) in marine ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews* 32, 795–820.
- Vaz, A.C., Paris, C.B., Olascoaga, M.J., Kourafalou, V.H., Kang, H., Reed, J.K., 2016. The perfect storm : Match-mismatch of bio-physical events drives larval reef fish connectivity between pulley ridge mesophotic reef and the florida keys. *Continental Shelf Research* 125, 136 – 146.
- Vaz, A.C., Richards, K.J., Jia, Y., Paris, C.B., 2013. Mesoscale flow variability and its impact on connectivity for the island of hawai'i. *Geophysical Research Letters* 40, 332–337.
- Venter, J.C., Remington, K., Heidelberg, J.F., Halpern, A.L., Rusch, D., Eisen, J.A., Wu, D., Paulsen, I., Nelson, K.E., Nelson, W., Fouts, D.E., Levy, S., Knap, A.H., Lomas, M.W., Neelson, K., White, O., Peterson, J., Hoffman, J., Parsons, R., Baden-Tillson, H., Pfannkoch, C., Rogers, Y.H., Smith, H.O., 2004. Environmental genome shotgun sequencing of the sargasso sea. *Science* 304, 66–74.
- Verity, P., Smetacek, V., 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 130, 277–293.
- Veríssimo, H., Patrício, J., Érica Gonçalves, Moura, G.C., Barbosa, J.E.L., Gonçalves, A.M., 2017. Functional diversity of zooplankton communities in two tropical estuaries (ne brazil) with different degrees of human-induced disturbance. *Marine Environmental Research*, DOI :10.1016/j.marenvres.2017.04.011.
- Vichi, M., Masina, S., 2009. Skill assessment of the pelagos global ocean biogeochemistry model over the period 1980–2000. *Biogeosciences* 6, 2333–2353.
- Vikebø, F., Jørgensen, C., Kristiansen, T., Fiksen, O., 2007. Drift, growth and survival of larval northeast arctic cod with simple rules of behaviour. *Marine Ecology-Progress Series* 347, 207–219.
- Vikebø, F., Sundby, S., Ådlandsvik, B., Fiksen, O., 2005. The combined effect of transport and temperature on distribution and growth of larvae and pelagic juveniles of arcto-norwegian cod. *ces Journal of Marine Science* 62, 1375–1386.
- Villarino, E., Chust, G., Licandro, P., Butenschön, M., Ibaibarriaga, L., Larrañaga, A., Irigoien, X., 2015. Modelling the future biogeography of north atlantic zooplankton communities in response to climate change. *Marine Ecology Progress Series* 531, 121–142.
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in european fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22, 671–681.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M., Mouillot, D., 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters* 14, 561–568.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Visser, A., 1997. Using random walk models to simulate the vertical distribution of particles in a turbulent water column. *Marine Ecology Progress Series* 158, 275–281.
- Visser, A., Kiorboe, T., 2006. Plankton motility patterns and encounter rates. *Oecologia* 148, 538–546.

- Visser, A.W., 2007. Biomixing of the oceans? *Science* 316, 838–839.
- Visser, A.W., 2008. Lagrangian modelling of plankton motion : From deceptively simple random walks to fokker-planck and back again. *Journal of Marine Systems* 70, 287–299. 2nd Warnemunde Turbulence Days Conference, Warnemunde, Germany, Sep. 28-30, 2005.
- Vogt, R.J., Beisner, B., Prairie, Y.T., 2010. Functional diversity is positively associated with biomass for lake diatoms. *Freshwater Biology* 55, 1636–1646.
- Vogt, R.J., Peres-Neto, P.R., Beisner, B., 2013. Using functional traits to investigate the determinants of crustacean zooplankton community structure. *Oikos* 122, 1700–1709.
- Walter, T., Boxshall, G., 2017. World of Copepods database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/copepoda> on 2017-03-17. Technical Report.
- Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Jahn, O., Follows, M.J., 2012. A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnology and Oceanography* 57, 1877–1891.
- Ward, B.A., Follows, M.J., 2016. Marine mixotrophy increases trophic transfer efficiency, mean organism size, and vertical carbon flux. *Proceedings of the N 113* (11), 2958–2963.
- Ward, B.A., Friedrichs, M.A.M., Anderson, T.R., Oschlies, A., 2010. Parameter optimisation techniques and the problem of underdetermination in marine biogeochemical models. *Journal of Marine Systems* 81, 34–43. Symposium on Advances in Marine Ecosystem Modelling Research, Plymouth, England, Jun 23-26, 2008.
- Ware, D.M., Thomson, R.E., 2005. Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the northeast pacific. *Science* 308, 1280–1284.
- Webb, W., Newton, M., Starr, D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra* : a mathematical model. *Oecologia* 17, 281–291.
- Weidberg, N., Lobón, C., López, E., García Flórez, L., del Pino Fernández Rueda, M., Largier, J., Acuña, J.L., 2014. Effect of nearshore surface slicks on meroplankton distribution : role of larval behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 506, 15–30.
- Weithoff, G., 2003. The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’ in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology* 48, 1669–1675.
- Werner, F., Cowen, R., Paris, C., 2007. Coupled biological and physical models : Present capabilities and necessary developments for future studies of population connectivity. *Oceanography* 20, 54–69.
- Werner, F., Quinlan, A., Lough, R., Lynch, D., 2001. Spatially-explicit individual based modeling of marine populations : A review of the advances in the 1990’s. *Sarsia* 86, 411–421.
- Willis, J., 2011. Modelling swimming aquatic animals in hydrodynamic models. *Ecological Modelling* 222, 3869 – 3887.
- Wilson, L.J., Fulton, C.J., Hogg, A.M., Joyce, K.E., Radford, B.T.M., Fraser, C.I., 2016. Climate-driven changes to ocean circulation and their inferred impacts on marine dispersal patterns. *Global Ecology and Biogeography* 25, 923–939.
- Winter, M., Devictor, V., Schweiger, O., 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation : where are we? *Trends in Ecology & Evolution* 28, 199–204.
- Woodin, S.A., Wethey, D.S., Dubois, S.F., 2014. Population structure and spread of the polychaete diopatra biscayensis along the french atlantic coast : Human-assisted transport by-passes larval dispersal. *Marine Environmental Research* 102, 110 – 121. Special Issue : Managing Biodiversity in a Changing Ocean.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., and, M.M.T., 2002. Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic pacific (WEST-COSMIC). *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 49, 1007–1025.
- Yang, C., Hua, Q., Shimizu, K., 2000. Energetics and carbon metabolism during growth of microalgal cells under photoautotrophic, mixotrophic and cyclic light-autotrophic/dark-heterotrophic conditions. *Biochemical Engineering Journal* 6, 87 – 102.
- Yergeau, E., Michel, C., Tremblay, J., Niemi, A., King, T.L., Wyglinski, J., Lee, K., Greer, C.W., 2017. Metagenomic survey of the taxonomic and functional microbial communities of seawater and sea ice from the canadian arctic. *Scientific Reports* 7, 42242.
- Young, C.M., He, R., Emler, R.B., Li, Y., Qian, H., Arellano, S.M., Van Gaest, A., Bennett, K.C., Wolf, M., Smart, T.I., Rice, M.E., 2012. Dispersal of deep-sea larvae from the intra-american seas : Simulations of trajectories using ocean models. *Integrative and Comparative Biology* 52, 483–496.
- Zacherl, D., Gaines, S., Lonhart, S., 2003. The limits to biogeographical distributions : Insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii*. *Journal of Biogeography* 30, 913–324.
- Zinger, L., Gobet, A., Pommier, T., 2012. Two decades of describing the unseen majority of aquatic microbial diversity. *Molecular Ecology* 21, 1878–1896.
- Zonneveld, C., 1998. Light-limited microalgal growth : a comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling* 113, 41–54. 1st European Ecological Modelling Conference, Pula, Croatia, Sep 16-19, 1997.